

**CONTROLE GENÉTICO DA FREQUÊNCIA DE QUIASMAS EM  
MILHO (*Zea mays* L.)**

**MARIA SUELY PAGLIARINI**

**Orientadora: DRA. MARGARIDA L. R. DE AGUIAR PERECIN**

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

**PIRACICABA**  
Estado de São Paulo - Brasil  
Março - 1980

A meus pais pelo carinho e apoio. A meu esposo, pela compreensão, dedicação e estímulo, um agradecimento muito especial.

BIOGRAFIA DA AUTORA

MARIA SUELY PAGLIARINI, filha de Aurélio Pagliarini e Aparecida Fregonezi Pagliarini, nasceu em Cambé, Estado do Paraná, aos 25 dias do mês de janeiro de 1952. Iniciou e completou seus estudos básicos em Engenheiro Beltrão, PR. Graduou-se em Ciências Biológicas em julho de 1977, pela Universidade Estadual de Maringá. Em março de 1978, com bolsa de estudos concedida pela Universidade Estadual de Maringá, iniciou o curso de Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas, na Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo, em Piracicaba, SP. Atualmente é professora no Departamento de Biologia da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Meus agradecimentos:

À Dra. Margarida Lopes Rodrigues de Aguiar Pere  
cin pela orientação, confiança e estímulos demonstrados no de-  
correr deste trabalho.

Aos Professores Roland Vencovsky, Natal Antônio  
Vello e José Branco de Miranda Filho e aos colegas Lázaro José  
Chaves e Luís Alberto Rocha Batista pelas sugestões nas análi-  
ses estatísticas.

Ao Dr. Luís T. de Miranda e à Dra. Marlene Lima,  
pesquisadores do Instituto Agronômico de Campinas, por coloca-  
rem a nossa disposição parte do material estudado.

À colega Rosita Benitez Portillo pela companhia,  
amizade e colaboração.

Aos professores e funcionários do Instituto de  
Genética da ESALQ, que de várias maneiras colaboraram para a  
realização deste trabalho.

Aos professores do Curso de Ciências Biológicas  
da Universidade Estadual de Maringá, pelos estímulos constan-  
tes durante a época de graduação.

À Universidade Estadual de Maringá pela oportunidade concedida para realização deste curso.

Aos colegas da Pós-Graduação pela convivência, alegrias e esperanças compartilhadas.

Ao Sr. José Bróglia pela atenção dispensada na fase final deste trabalho.

Í N D I C E

	<u>Página</u>
1. RESUMO .....	1
2. INTRODUÇÃO .....	4
3. REVISÃO DA LITERATURA .....	7
3.1. Relação entre permuta genética e quiasmas .....	7
3.2. Frequência de quiasmas e sistema reprodutivo ..	9
3.3. Controle genético da formação de quiasmas .....	13
3.3.1. Espécies alógamas e autofecundação .....	13
3.3.2. Genes maiores e pareamento .....	16
3.3.3. Quiasmas e regiões heterocromáticas ....	20
3.4. Fatores ambientais e frequência de quiasmas ..	24
4. MATERIAL E MÉTODOS .....	25
4.1. Material .....	25
4.2. Métodos .....	28
4.2.1. Preparações citológicas de anteras e coleta de dados .....	28
4.2.2. Análise estatística dos dados .....	30
4.2.2.1. Análises para avaliar o ti- po de herança para frequên- cias de quiasmas .....	30
4.2.2.2. Análises da variância para com- parações entre os experimentos ...	35

5. RESULTADOS .....	40
5.1. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas em plantas colhidas em diferentes épocas e locais .....	40
5.2. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas nos experimentos .....	42
5.2.1. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas no experimen <u>t</u> to I .....	42
5.2.2. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas no experimen <u>t</u> to II .....	44
5.2.3. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas no experimen <u>t</u> to III .....	49
5.2.4. Frequência de qui <sup>u</sup> asmas no experimen <u>t</u> to IV .....	51
5.3. Comparações entre os experimentos .....	58
5.3.1. Comparação da frequê <sup>u</sup> ncia de qui <sup>u</sup> asmas entre os tratamentos .....	58
5.3.2. Estabilidade na formação de qui <sup>u</sup> asmas dentro de plantas .....	59
5.3.3. Homogeneidade na formação de qui <sup>u</sup> asmas entre plantas .....	62
5.3.4. Relação entre knobs e frequê <sup>u</sup> ncia de qui <sup>u</sup> asmas .....	62
6. DISCUSSÃO .....	63
6.1. Influência ambiental na frequê <sup>u</sup> ncia de qui <sup>u</sup> asmas .	63

6.2. Frequência de quiasmas nos tratamentos (linhas gens, híbridos e gerações $F_2$ ) .....	65
6.2.1. Segregação gênica .....	65
6.2.2. Estabilidade para formação de quiasmas .	71
6.2.3. Homogeneidade na formação de quiasmas ..	74
6.3. Irregularidades meióticas .....	76
6.3.1. Ocorrência de univalentes .....	76
6.3.2. Outras irregularidades meióticas .....	78
6.4. Relação entre knobs e frequência de quiasmas ...	79
7. CONCLUSÕES .....	81
8. SUMMARY .....	84
9. LITERATURA CITADA .....	86
APÊNDICE 1 .....	96

LISTA DE TABELAS

<u>TABELA</u>		<u>Página</u>
1	Freqüência de quiasmas e sistema reprodutivo em vários grupos de plantas .....	10
2	Designações empregadas para os híbridos e gerações $F_2$ , número de experimento e natureza do material .....	27
3	Análise da variância para heterose e epistase da freqüência de quiasmas dos dados originais em microsporócitos de milho .....	34
4	Esperanças matemáticas dos quadrados médios e número de graus de liberdade correspondentes à análise da variância da freqüência de quiasmas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , em microsporócitos de milho .....	37
5	Análise da variância das variâncias dentro de planta, logaritmicamente transformadas em $\log(\hat{\sigma}^2 + 1,0)$ , da freqüência de quiasmas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , em microsporócitos de milho ....	38
6	Análise da variância da freqüência de quiasmas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , da linhagem 2, com plantas colhidas no campo e em casa de vegetação .....	98

TABELAPágina

7	Análise da variância para frequência de quiassas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , do híbrido 701 x 103 colhido em duas épocas (janeiro e maio) e dois locais (Campinas e Piracicaba) .....	98
8	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) de frequência de quiassas dos dados originais, em microsporócitos de três plantas da linhagem 1 e dez plantas das linhagens 2 e 78 .....	99
9	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiassas dos dados originais, em microsporócitos de dez plantas das linhagens 5824, 103 e 701 ...	100
10	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiassas dos dados originais, em microsporócitos de dez plantas dos híbridos $F_1 - 78 \times 2$ , $F_1 - 78 \times 1$ , $F_1 - 5824 \times 2$ e $F_1 - 701 \times 103$ .....	101
11	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiassas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração $F_2 - 78 \times 1$ .	102
12	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiassas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração $F_2 - 78 \times 2$ .	103

TABELAPágina

13	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da freqüência de quiasmas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração $F_2$ -5824 x 2	104
14	Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da freqüência de quiasmas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração $F_2$ -701 x 103	105
15	Média ( $\bar{X}$ ) e coeficiente de variação (C.V.), entre e dentro de plantas, da freqüência de quiasmas dos dados originais, nas linhagens, híbridos e gerações $F_2$ .....	106
16	Análise da variância para heterose e epistase no experimento I .....	107
17	Análise da variância para heterose e epistase no experimento II .....	107
18	Análise da variância para heterose e epistase no experimento III .....	108
19	Análise da variância para heterose e epistase no experimento IV .....	108
20	Variabilidade genética adicional nas quatro gerações $F_2$ analisadas .....	109

TABELAPágina

21	Análise da variância da freqüência de quiasmas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , nas linhagens, híbridos e gerações $F_2$ .....	110
22	Análise da variância das variâncias dentro de plantas transformadas em $\log(\sigma^2 + 1,0)$ , da freqüência de quiasmas dos dados transformados em $\sqrt{x}$ , nas linhagens, híbridos e gerações $F_2$ ..	111
23	Número (N) de plantas e células com pares de cromossomos univalentes nas linhagens, híbridos e gerações $F_2$ analisadas .....	112
24	Relação entre knobs e freqüência de quiasmas ...	113

LISTA DE FIGURAS

<u>FIGURA</u>		<u>Página</u>
1	Distribuição da frequência média de quiasmas no experimento I .....	43
2	Distribuição da frequência média de quiasmas no experimento II .....	46
3	Microsporócito binucleado, na fase de paquíteno, encontrado na geração $F_2 - 78 \times 2$ .....	47
4	Microsporócito gigante, em Telófase I, encontrado na geração $F_2 - 78 \times 2$ .....	47
5	Microsporócito na fase de paquíteno, encontrado na geração $F_2 - 78 \times 2$ , mostrando falta de emparelhamento em diversos pontos dos cromossomos .....	48
6	Dois microsporócitos com falta de divisão meiótica ao lado de um microsporócito normal, observados na geração $F_2 - 78 \times 2$ .....	48
7	Distribuição da frequência média de quiasmas no experimento III .....	50
8	Distribuição da frequência média de quiasmas no experimento IV .....	52

FIGURAPágina

9	Diacinese em microsporócito da linhagem 103 mostrando pares de cromossomos univalentes .....	56
10	Anáfase I em microsporócito da linhagem 103 mostrando disjunção irregular de alguns cromossomos .....	56
11	Anáfase I em microsporócitos da linhagem 103 mostrando cromossomos adiantados e retardatários .....	57
12	Telófase I em microsporócitos da linhagem 103 mostrando micronúcleos .....	57
13	Distribuição da frequência de quiasmas em 100 microsporócitos de uma planta de cada tratamento do experimento II .....	60
14	Distribuição da frequência média de quiasmas das linhagens, híbridos e gerações F <sub>2</sub> .....	61

## 1. RESUMO

O presente trabalho foi desenvolvido, comparando-se a frequência de quiasmas em linhagens autofecundadas de milho, seus respectivos híbridos e gerações  $F_2$  de diferentes germoplasmas, a fim de se verificar, especialmente, se os dados obtidos poderiam ser interpretados como herança poligênica. Procurou-se, também, como estudo preliminar, relacionar a frequência de quiasmas com o número de posições de knobs, uma vez que as raças utilizadas diferiram entre si para este caráter.

Foram cruzadas seis linhagens, resultando quatro híbridos e respectivas gerações  $F_2$ . A contagem de quiasmas foi feita na diacinese tardia, utilizando-se dez plantas

para cada linhagem e híbrido e quarenta e três plantas para cada geração  $F_2$ . Para cada planta contaram-se os quiasmas em vinte células.

As diferenças estatísticas observadas entre os tratamentos refletem controle genotípico para frequência de quiasmas. É possível, contudo, que os knobs estejam contribuindo para estas diferenças, pois nos híbridos e gerações  $F_2$  pareceu haver uma correlação positiva entre os knobs e frequência de quiasmas.

A frequência média de quiasmas foi menor nas linhagens e gerações  $F_2$  do que nos híbridos, enquanto, a variação na frequência de quiasmas entre e dentro de plantas foi maior nas plantas autofecundadas. Linhagens com o mesmo número de ciclos de autofecundação diferiram em estabilidade na formação de quiasmas, sugerindo diversidades genotípicas entre elas. Isto é assumido baseando-se no fato de que, em algumas linhagens, existem knobs homozigóticos e heterozigóticos, devendo haver também heterizigose gênica. Nas gerações  $F_2$ , a variação entre plantas inclui um componente herdável.

Todas as gerações  $F_2$  apresentaram distribuição normal para frequência de quiasmas, mostrando valores transgressivos em relação à distribuição das linhagens parentais. Estes valores transgressivos, provocando um aumento significativo de variabilidade, refletem segregação gênica para frequência de quiasmas, sendo, portanto, indicadores de caráter poligênico.

Pares de cromossomos univalentes foram frequentes nas gerações  $F_2$  e em algumas linhagens. Quando a frequência de univalentes era alta, como na linhagem 103, observaram-se micronúcleos nas díades, como resultado da ascensão irregular para os polos. Na geração  $F_2 - 78 \times 2$ , além de pares de cromossomos univalentes, ocorreram células binucleadas, células gigantes, falta de emparelhamento em algumas regiões cromossômicas e falta de divisão celular.

## 2. INTRODUÇÃO

Inúmeras evidências têm demonstrado que os quiasmas são expressões citológicas da permuta genética. Desta forma, a frequência de quiasmas pode ser considerada como um dos índices que podem estimar o grau de recombinação genética em uma população (STEBBINS, 1971). De acordo com isto, uma alta frequência de quiasmas significaria a formação de uma grande quantidade de gametas diferentes. Esta variabilidade, segundo DARLINGTON (1939), produziria flexibilidade em populações e permitiria a ocupação de novos habitats. Por outro lado, uma baixa frequência de quiasmas significaria a formação de gametas semelhantes aos gametas parentais e isto produziria estabilidade genética. DARLINGTON sugeriu, também, que há sempre um equilíbrio entre estabilidade e flexibilidade. Neste

equilíbrio, os sistemas de reprodução seriam importantes. Em plantas autógamas, o excesso de estabilidade conferido pela autofecundação seria compensado por uma alta taxa de recombinação. Em alógamas, a flexibilidade seria obtida pela mistura do material genético através dos cruzamentos. Neste caso, o equilíbrio estabilidade - flexibilidade seria mantido pela baixa frequência de quiasmas.

A fim de se conhecer melhor o controle genético da formação de quiasmas, alguns estudos têm sido realizados. REES (1955), em centeio, e DAYAL (1977a), em rabanete, demonstraram que a frequência de quiasmas foi variável entre as linhagens autofecundadas de mesma origem, tendo o último autor demonstrado que a frequência de quiasmas nas linhagens foi sempre menor que na população original. Demonstrou-se, também, que os híbridos obtidos de cruzamentos entre as linhagens sempre restauraram o alto valor para frequência de quiasmas e que, na família  $F_2$ , houve sempre uma queda na frequência de quiasmas em relação ao híbrido (REES e THOMPSON, 1956, 1958; DAYAL, 1977a, 1977b). Estes autores sugeriram que a ampla variação na frequência de quiasmas entre as linhagens autofecundadas de mesma origem e nas famílias  $F_2$  deveria refletir o controle poligênico para o referido caráter.

Em milho, os estudos realizados por ZECEVIC (1960, 1962) e VILLAMIZAR (1976) mostraram que a frequência de quiasmas em linhagens autofecundadas foi sempre menor que na

população original. ZECEVIC, observando que as linhagens extraídas de uma mesma população apresentavam grandes variações na frequência de quiasmas, inferiu que isto deveria ocorrer devido à segregação dos poligenes para frequência de quiasmas.

Em milho, a inexistência de dados tão detalhados quanto aos já obtidos em centeio e rabanete despertou o interesse de se realizar um estudo semelhante, como uma contribuição ao conhecimento dos fatores genéticos que afetam a formação de quiasmas.

O presente estudo foi desenvolvido, comparando-se a frequência de quiasmas em linhagens autofecundadas, seu respectivo híbrido e geração  $F_2$  de diferentes germoplasmas, a fim de se verificar, especialmente, se os dados obtidos poderiam ser interpretados como herança poligênica, conforme os resultados descritos na literatura sobre centeio e rabanete.

Procurou-se, também, como estudo preliminar e numa forma bastante simples, relacionar a frequência de quiasmas com o número de posições knobs, uma vez que as raças utilizadas, neste trabalho, diferiam entre si para este caráter.

### 3. REVISÃO DA LITERATURA

#### 3.1. Relação entre permuta genética e quiasmas

A maioria dos citologistas e geneticistas tem aceitado que a permuta genética entre cromossomos homólogos, que ocorre provavelmente no paquíteno, é, mais tarde, revelada citologicamente na forma de quiasmas.

Alguns estudos têm sido realizados a fim de se correlacionar esta troca física de partes entre os cromossomos homólogos com a frequência de quiasmas. Neste sentido, destaca-se o trabalho realizado por BROWN e ZOHARY (1955), em lírio, empregando um bivalente cujos membros diferiam em tamanho. Os autores verificaram íntimas correlações entre a formação de

quiasmas no braço cromossômico heteromórfico e a ocorrência de díades heteromórficas na anáfase I, pois, uma permuta neste bivalente daria origem a díades com cromátides de tamanhos desiguais.

Da mesma forma, o trabalho de PEACOCK (1970), utilizando métodos auto-radiográficos em espermatozóitos de gafanhoto, mostrou resultados que estão de acordo com o esperado, assumindo-se que os quiasmas são locais de permuta genética.

STEBBINS (1971), após uma revisão sobre o assunto, inferiu que a relação entre a frequência de quiasmas e a de permuta genética é tão estreita que a quantidade de recombinação possível em uma população que se reproduz sexualmente por alogamia, pode ser estimada pela frequência de quiasmas.

Embora a função física dos quiasmas seja manter a associação entre cromossomos homólogos até a anáfase I, há espécies que são aquiasmáticas. Apesar da ausência de quiasmas, estas espécies não são estéreis, nem apresentavam univalentes, pois possuem um tipo excepcional de pareamento na metáfase I que facilita a segregação regular dos homólogos. Esta associação pode caracterizar machos ou fêmeas, mas, em nenhum caso, tem sido encontrada em ambos os sexos (JOHN e LEWIS, *apud* HENDERSON, 1969).

### 3.2. Frequência de quiasmas e sistema reprodutivo

Vários são os trabalhos citados na literatura correlacionando o sistema reprodutivo com a frequência de quiasmas. GRANT (1958) organizou alguns destes dados, comparando o número de quiasmas por bivalente em espécies do mesmo gênero com sistemas reprodutivos diferentes. Estes dados são apresentados na Tabela 1, na qual foram acrescentados os resultados encontrados por VED BRAT (1965) e ZARCHI *et alii* (1972). Esta tabela mostra que, em todos os casos, uma baixa frequência de quiasmas esteve correlacionada com alogamia e uma alta frequência com autogamia.

STEBBINS (1971) inferiu que um baixo índice de recombinação e reprodução autogênica seriam duas formas alternativas de se assegurar redução na quantidade de recombinação. Afirmou, ainda, que isto garantiria a fixação de combinações genéticas adaptativas em situações onde a sua retenção teria valor particularmente alto, o que seria muito importante na colonização de um novo habitat. Inferiu, também, que se uma nova população adquirisse baixo índice de recombinação e reprodução autogâmica, sua capacidade de variação genética seria tão reduzida que variações no seu ambiente poderiam eliminá-la.

Tabela 1. Frequência de quiemasas e sistema reprodutivo em vários grupos de plantas.

Gêneros e Espécies	Sistema Reprodutivo	Número de quiemasas por bivalente		Autor
		Diacinese	Metáfase I	
<i>Agropyron parishi</i>	Alógama	-	2,01	STEBBINS,
<i>Agropyron pauciflorum</i>	Parcialmente autógena	-	2,14	VALENCIA
<i>Elymus glaucus</i>	Autógama	-	2,21	e VALENCIA
<i>Sitarianum jubatum</i>	Autógama	-	2,79	(1946)
<i>Sorghum intrans, brevicallosum stipoidem</i>	Autoincompatível	1,14	1,08	.
<i>Sorghum leiocladium</i>	Autoincompatível	1,90	-	GARBER
<i>Sorghum purpureo-sericum</i>	Autocompatível	2,02	1,90	(1950)
<i>Sorghum versicolor</i>	Autocompatível	2,25	2,04	
<i>Collinsia tinctoria</i>	Predominantemente alógama	-	1,20	

continua

Tabela 1. Continuação

Gêneros e Espécies	Sistema Reprodutivo	Número de quiasmas por bivalente		Autor
		Diacinese	Metáfase I	
<i>Collinsia heterophylla, concolor</i>	Predominantemente alógama	-	1,3	GARBER
<i>Collinsia corymbosa</i>	Predominantemente alógama	-	1,75	(1956)
<i>Collinsia sparsiflora, chilidii,</i> <i>violacea, verna</i>	Autógama	-	1,85	
<i>Gilia capitata chamissonis</i>	Predominantemente alógama	1,84	1,12	GRANT
<i>Gilia schilloae folia</i>	Predominantemente alógama	-	1,16	(1952,
<i>Gilia millefoliata</i>	Autógama	2,30	1,85	1954)
<i>Allium suaveolens</i>	Alógama	-	1,56	
<i>Allium monanthum</i>	Alógama	-	1,73	
<i>Allium heldreichii</i>	Alógama	-	1,82	VED BRAT
<i>Allium olympicum</i>	Alógama	-	1,85	(1965)
<i>Allium kochii</i>	Alógama	-	1,87	

continua

Tabela 1. Continuação

Gêneros e Espécies	Sistema Reprodutivo	Número de quiasmas		Autor
		por bivalente	Metáfase I	
<i>Allium hirsutum</i>	Alógama	-	1,92	
<i>Allium lilacinum</i>	Alógama	-	1,97	VED BRAT
<i>Allium darvasicum</i>	Autógama	-	2,03	(1965)
<i>Allium schoenoprasum</i>	Autógama	-	2,19	
<i>Allium fuscum</i>	Autógama	-	2,76	
<i>Allium senescens</i>	Autógama	-	2,06	
<i>Allium macranthum</i>	Autógama	-	3,02	
<i>Triticum spetoides</i>	Alógama	1,89	-	ZARCHI et
<i>Triticum longissimum</i>	Autógama	1,93	-	alii (1972)

### 3.3. Controle genético da formação de quiasmas

#### 3.3.1. Espécies alógamas e autofecundação

Foram os estudos de autofecundação em espécies alógamas, principalmente em centeio e rabanete, que forneceram grande parte das informações hoje existentes para se esclarecer a natureza do controle genético da formação de quiasmas.

Estes estudos começaram com LAMM (1936), em centeio, demonstrando que a frequência de quiasmas em linhagens autofecundadas era sempre menor que nas populações de onde provieram. O autor demonstrou, ainda, que a variabilidade na frequência de quiasmas era maior nas linhagens onde ocorreram vários distúrbios meióticos como: falta de pareamento, não-disjunção, segregação anafásica imperfeita e fragmentação. Uma correlação negativa entre frequência de quiasmas e número de univalentes por célula também foi observada nas linhagens.

Analisando os distúrbios citológicos na primeira geração de autofecundação em centeio, MÜNTZING e AKDIK (1948) encontraram correlações positivas entre pareamento cromossômico, fertilidade e vigor. Os autores sugeriram que a segregação dos genes responsáveis pelas irregularidades meióticas fosse responsável pela degeneração do organismo autofecundado. Estas irregularidades levariam à esterilidade e contribuiriam para a extinção de algumas linhagens. Inferiram, ain

da, que homozigose absoluta e constância poderiam ser obtidas, somente, em linhagens com uma meiose estável. No entanto, um certo grau de instabilidade meiôtica caracterizaria a maioria das linhagens.

REES (1955), dando início a um extenso programa que visava esclarecer o controle genético da formação de quiasmas em centeio, encontrou os mesmos resultados descritos por LAMM para as linhagens autofecundadas.

Estes dois autores assumiram que esta variabilidade na frequência de quiasmas entre linhagens de mesma origem deveria refletir a segregação dos genes envolvidos na formação de quiasmas. Seria, portanto, de natureza quantitativa a formação de quiasmas. Admitiram, também, que um ou mais genes maiores poderiam estar envolvidos no pareamento dos cromossomos.

Esta mesma conclusão, a de que a frequência de quiasmas é controlada tanto por poligenes como por genes qualitativos, foi obtida, também, por PARKER (1975), em *Hypochoeris radicata*. Este autor admitiu que estes genes operam num sistema hierárquico, ou seja, alguns genes afetam o comportamento do complemento inteiro, enquanto a ação de outros é específica para cromossomos individuais.

Dando continuidade aos estudos do controle genotípico da formação de quiasmas em centeio, REES e THOMPSON (1956) cruzaram quatro linhagens autofecundadas num experimento dialélico. Verificaram que os híbridos exibiram heterose

positiva para frequência de quiasmas, a qual foi explicada como devida, em parte, a interações não-alélicas. Verificaram, também, que os híbridos eram muito mais estáveis na formação de quiasmas que as linhagens.

Esta mesma heterose e estabilidade para frequência de quiasmas nos híbridos foram encontradas por PANTULU e MANGA (1972), em milho e por DAYAL (1977a), em rabanete.

REES e THOMPSON (1958), ao compararem os híbridos de centeio, já citados, com suas respectivas famílias  $F_2$ , observaram que a frequência média de quiasmas nas famílias  $F_2$  era sempre menor que nos híbridos correspondentes, porém, com uma maior variância dentro e entre plantas.

Comparações semelhantes foram feitas, em rabanete, por DAYAL (1977b), obtendo-se os mesmos resultados.

Em ambos os casos, a natureza contínua da distribuição da frequência de quiasmas nas plantas da geração  $F_2$ , observada pelos autores, foi atribuída ao controle poligênico para frequência de quiasmas.

O programa de estudo do controle genético da formação de quiasmas, em centeio, foi conduzido até a geração  $F_5$ . REES (1957) verificou diferenças significativas na frequência média de quiasmas entre as famílias  $F_3$ ,  $F_4$  e  $F_5$ . Cada família tinha significativamente menor número de quiasmas que aquela de onde proveio. O autor inferiu que esta diminuição na

freqüência de quiasmas, em sucessivas gerações de autofecundação, foi devida à diminuição da freqüência de heterozigotos.

Em milho, não existem estudos tão detalhados quanto aos de centeio e rabanete, no sentido de esclarecer o controle genético da formação de quiasmas. Contudo, os poucos dados disponíveis, obtidos de trabalhos realizados em linhagens autofecundadas, são consistentes com os resultados encontrados em centeio, conforme descreveu ZECEVIC (1960, 1962). Este autor também afirmou que a considerável diferença na freqüência de quiasmas entre linhagens autofecundas de mesma origem foi devida à segregação dos poligenes para este caráter.

O estudo comparativo da freqüência de quiasmas, realizado por VILLAMIZAR (1976) e VILLAMIZAR e AGUIAR (1976), em variedades de milho e linhagens autofecundadas obtidas de cada variedade, revelou que a freqüência de quiasmas nas linhas endogâmicas foi sempre menor que nas populações das quais estas linhagens provieram. Os autores verificaram, também, que nem sempre as autofecundações sucessivas provocaram redução na freqüência de quiasmas. Houve casos em que, apesar de quatorze gerações de autofecundação, a freqüência de quiasmas foi alta e, em contraste, uma linhagem com apenas duas gerações de autofecundação apresentou uma drástica redução na freqüência de quiasmas.

Quanto ao grau de dominância dos genes que controlam a freqüência de quiasmas, as opiniões dos autores são variadas.

Neste sentido, todos os trabalhos já citados nesta revisão sobre centeio, rabanete, milho e mais os realizados em *Drosophila* por LAW (1961) e LAWRENCE (1963), demonstraram que os genes que condicionam alta frequência de quiasmas são dominantes em relação aos genes que condicionam baixa frequência.

Apesar de todos estes dados já se encontrarem disponíveis na literatura, PANDEY (1972) apresentou uma teoria contraditória para explicar o controle genético da variabilidade nos organismos superiores. Dentro do modelo proposto, os genes dominantes suprimiriam a recombinação e os recessivos incrementá-la-iam. Desta forma, a polinização cruzada diminuiria a recombinação entre cromossomos homólogos. Com a autogamia, seria produzida homozigose nos locos recessivos, estimulando a recombinação e produzindo nova variação.

Não concordando, nem com os autores que admitiram que os genes para alta frequência de quiasmas seriam dominantes em relação aos que condicionariam baixa frequência e nem com a teoria proposta por PANDEY, os resultados dos trabalhos realizados por GALE e REES (1970) em cevada, e os realizados por SHAW (1974) em *Schistocerca gregaria*, revelaram que nestas espécies a frequência de quiasmas é controlada, principalmente, por genes com efeitos aditivos e que um controle menos pronunciado é exercido por genes com efeitos não aditivos incluindo dominância.

Em termos de anormalidades meiôticas advindas da autofecundação, os resultados de CLARK (1942), MAGUIRE (1961), ISIKAN (1964) e BUTNARU (1974) demonstraram que, em milho, houve muita similaridade com as anormalidades, já descritas em centeio, ou seja, falta de pareamento, não disjunção, segregação anafásica imperfeita e fragmentação.

Torna-se interessante considerar que, além destas anormalidades meiôticas, a ocorrência de microsporócitos plurinucleados e células gigantes parece ser um fato comum entre as plantas autofecundadas. JOHNSSON (1944), em *Alopecurus myosuroides* sugeriu que a formação de células plurinucleadas seria causada pela falta de formação de parede nas divisões premeiôticas.

### 3.3.2. Genes maiores e pareamento

Genes maiores têm sido descritos numa grande quantidade de espécies como disruptores da associação de cromossomos homólogos em fases que antecedem a meiose.

Estes genes são classificados em: assinâptico "as" e dessinâptico "dy". O primeiro influencia o contato inicial dos cromossomos homólogos, não havendo permuta, enquanto o segundo influencia a manutenção do pareamento entre os cromossomos pareados e permutados.

A assinapse foi descrita, pela primeira vez, por BEADLE (1930), em milho. O autor constatou que o fenótipo de plantas assinápticas era altamente variável e que a falta de pareamento cromossômico levou a drásticas reduções na frequência de quiasmas. Também, constitui um dado interessante, a informação do autor de que as células responsáveis pela produção de gametas normais seriam aquelas com pareamento completo e frequência de quiasmas relativamente alta.

MILLER (1963) confirmou a resposta variável encontrada no homozigoto "as" de milho.

A primeira descrição sobre os efeitos do gene "dy" também foi feita por BEADLE (1933), em milho. O autor descreveu que a falta parcial de associação, na metáfase I, não foi devida à falta de sinapse inicial, mas, devido à separação precoce dos cromossomos homólogos pareados. Observou que o valor de permuta genética para a região sh-wx, nestas plantas, foi aproximadamente normal. Em outras palavras, o gene comportou-se como um dessináptico. Contudo, BEADLE o considerou assináptico.

Em milho, o termo "dessinapse" foi adequadamente empregado, pela primeira vez, por NELSON e CLARY (1952, *apud* MAGUIRE, 1978).

Um estudo mais detalhado sobre o gene "dy" foi feito por MAGUIRE (1978), utilizando um estoque de milho com um bivalente heterozigótico para um knob distal e portador do

gene "dy". A autora conseguiu provar que este gene atua após a ocorrência de permuta genética, mostrando que na diacinese os univalentes sempre apresentavam uma cromátide com um knob e outra sem knob. Este trabalho mostrou que o controle genético da permutação é separado do controle genético para manutenção de quiasmas.

A distinção entre estes genes é difícil de ser feita na prática. Baseando-se nisto, SOOST (1951) havia sugerido que o termo "assinapse" deveria ser usado, em todos os casos, onde o pareamento fosse afetado.

### 3.3.3. Quiasmas e regiões heterocromáticas

Desde há muitos anos, os geneticistas e citologistas vêm se preocupando em estudar a influência de regiões heterocromáticas na formação de quiasmas.

Os primeiros trabalhos, na tentativa de avaliar a influência de knobs na frequência de quiasmas, foram de forma indireta. Neste sentido, os estudos realizados por BROWN (1949), em linhagens autofecundadas de milho, mostraram correlações entre determinadas características morfológicas e knobs. Estas associações não foram quebradas após vários ciclos de reprodução. Segundo o autor, isto indicaria que os genes que controlam as referidas características estariam altamente ligados aos knobs.

Estudos semelhantes aos realizados por BROWN, foram feitos também por BLUMENSCHHEIN (1964) e MOLL *et alii* (1972), obtendo-se os mesmos resultados.

Os estudos, na tentativa de se correlacionar diretamente a frequência de quiasmas com knobs, são mais recentes.

Os resultados das pesquisas de CHANG e KIKUDOME (1971, 1974), usando genes marcadores para avaliar a percentagem de permuta genética em estoques com e sem knobs demonstraram, também, que os knobs inibem a permuta genética em suas proximidades.

O trabalho de GUPTA e JAIN (1971) trouxe um novo enfoque para o problema, mostrando que um alto número de knobs estaria associado com poucos quiasmas por célula, enquanto que knobs de maior tamanho aumentariam a frequência de quiasmas.

Desta forma, quer a informação tenha sido obtida de maneira direta ou indireta, os resultados sugerem que os knobs tenham função regulatória na formação de quiasmas.

Recentemente, começaram a surgir na literatura trabalhos realizados em diversas espécies animais correlacionando as frequências de quiasmas com regiões heterocromáticas.

Análises da frequência de quiasmas com relação a blocos heterocromáticos intersticiais ou terminais, em *Stethophyma gracile*, realizadas por SHAW (1971) e FONTANA e VICKERY

(1974), demonstraram que um aumento no número de segmentos heterocromáticos levou a um aumento no número de quiasmas por célula. Na ausência de segmentos heterocromáticos, a frequência de quiasmas foi a mínima possível para manter os bivalentes. Os autores verificaram que, em uma percentagem substancial de células, os quiasmas pareciam estar localizados dentro dos blocos heterocromáticos.

Os dados apresentados por JOHN (1973), comparando a frequência de quiasmas em segmentos heterocromáticos em estado heterozigótico em gafanhoto, *Chorthippus jacundus*, são bastante interessantes. Estes segmentos produziram um significativo aumento na frequência de quiasmas, quando comparadas aos homozigotos sem segmentos heterocromáticos da mesma população.

Com o advento das técnicas de bandeamento Q, C e G, alguns trabalhos já têm sido realizados na tentativa de se identificar a verdadeira localização dos quiasmas.

FOX *et alii* (1973) verificaram que, em machos de gafanhoto, as regiões cromossômicas que apresentavam bandas G formavam poucos quiasmas ou nenhum. EVANS (*apud* FOX *et alii*, 1973), descreveu que fato semelhante pareceu ocorrer em cromossomos humanos, onde os cromossomos com mais bandas G apresentaram menor frequência de quiasmas que os cromossomos de tamanho semelhante com poucas bandas. Convém, no entanto, salientar que bandas G não estão confinadas a regiões de heterocromatina constitutiva.

Também KLÁSTERSKÁ *et. alii* (1974), empregando técnicas de bandeamento C e Q, em gafanhoto, obtiveram evidências de que a presença e a distribuição de regiões heterocromáticas pareceram influenciar na localização dos quiasmas no sentido de eliminar suas ocorrências em tais regiões.

A técnica de tratamento de células, em cultura com BrdU por duas gerações e, posteriormente, tratadas com colchicina antes da coleta, tem contribuído muito para se identificar, com precisão, os locais de trocas entre cromátides irmãs após coloração com solução de Giemsa.

Tais técnicas, empregadas por CARRANO e WOLF (1975), revelaram que em *Muntiacus muntjak*, houve uma alta frequência de trocas entre cromátides irmãs nos pontos de junção entre regiões eucromáticas com regiões heterocromáticas.

Em *Microtus agrestis*, NATARAJAN e KLÁSTERSKÁ (1975) demonstraram que a taxa de troca entre cromátides irmãs foi muito maior nas regiões heterocromáticas que nas eucromáticas. Em *M. montanus*, resultado contraditório a este foi observado por HSU e PATHAK (1976).

Os resultados obtidos com estas novas técnicas colocam em dúvida a antiga suposição de que quiasmas não ocorreriam em regiões heterocromáticas, conforme haviam afirmado BROWN (1949), BARTON (1951), BAKER (1958), JOHN e LEWIS (1965) e ROBERTS (1965) ao avaliar a taxa de recombinação entre genes marcadores, localizados próximos de tais regiões.

### 3.4. Fatores ambientais e frequência de quiasmas

Inúmeros trabalhos têm demonstrado que a frequência de quiasmas pode ser influenciada por fatores ambientais. Dentre eles, serão citados apenas alguns por serem representativos para este trabalho.

SAX (1935) verificou que plantas de centeio e *Vicia faba*, cultivadas no Japão e U.S.A., apresentaram diferentes frequências de quiasmas.

LAMM (1936) descreveu que a frequência de quiasmas em plantas de centeio cultivadas em casa de vegetação foi sempre menor que nas plantas cultivadas no campo. Isto ocorreu tanto nas linhagens quanto nas populações.

Estudos realizados por PANTULU e MANGA (1972), em milheto, demonstraram diferenças significativas na frequência de quiasmas de plantas endógamas, cultivadas em diferentes estações do ano, enquanto os híbridos não mostraram nenhuma variação.

#### 4. MATERIAL E MÉTODOS

##### 4.1. Material

A fim de se comparar a frequência de quiasmas em diferentes germoplasmas, utilizaram-se três híbridos interraciais e um híbrido comercial, suas respectivas linhagens e gerações  $F_2$ .

As linhagens parentais utilizadas eram pertencentes a diferentes raças de milho e diferiam entre si no grau de endogamia e na composição e knos.

Foram as seguintes as linhagens analisadas:

Linhagem 1 e 2: linhagens com sete ciclos de autofecundação, pertencentes à raça Zapalote Chico, originária

do México, com alta frequência de Knobs, conforme AGUIAR-PERECIN (1979).

Linhagem 78: linhagem com quatro ciclos de autofecundação, pertencente à raça Avati Djakaira, originária do Brasil, com baixa frequência de knobs, conforme AGUIAR - PERECIN (1979).

Linhagem 5824: linhagem com quatro ciclos de autofecundação, pertencente à raça Cateto, originária da Colômbia, com frequência de knobs intermediária à das raças Avati Djakaira e Zapalote Chico.<sup>(a)</sup>

Linhagem 103: linhagem comercial com grande número de ciclos de autofecundação, originária da raça Tuxpeño, com frequência de knobs intermediária à das raças Avati Djakaira e Zapalote Chico.

Linhagem 701: linhagem comercial com grande número de ciclos de autofecundação, originária da raça Tuxpan, com frequência de knobs intermediária à das raças Avati Djakaira e Zapalote Chico.

Os materiais de origem racial (linhagens, híbridos e gerações  $F_2$ ) foram obtidos no Instituto de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universi-

---

(a) A classificação das raças Cateto, Tuxpeño e Tuxpan, em "frequência de knobs intermediária à das raças Zapalote Chico e Avati Djakaira", foi feita através de observações preliminares em célula paquitênicas.

dade de São Paulo (ESALQ/USP), cedidos pela Dra. Margarida Lopes Rodrigues de Aguiar - Perecin.

Tabela 2. Designações empregadas para os híbridos e gerações  $F_2$ , número de experimento e natureza do material.

Cruzamento	Híbrido	Geração $F_2$	Número do experimento	Natureza do material
78 x 1	$F_1 - 78 \times 1$	$F_2 - 78 \times 1$	I	Interracial
78 x 2	$F_1 - 78 \times 2$	$F_2 - 78 \times 2$	II	Interracial
5824 x 2	$F_1 - 5824 \times 2$	$F_2 - 5824 \times 2$	III	Interracial
701 x 103	$F_1 - 701 \times 103$	$F_2 - 701 \times 103$	IV	Comercial

Os materiais de origem comercial (linhagens e híbrido) foram obtidas no Instituto Agrônomo de Campinas (IAC). As linhagens foram cedidas pela Dra. Marlene Lima, da Seção de Genética, estando as inflorescências já fixadas em Carnoy. O híbrido foi cedido pelo Dr. Luiz Torres Miranda, da Seção de Cereais, em forma de sementes. A geração  $F_2$  deste híbrido foi obtida a partir de autofecundação realizadas em casa de vegetação, no Instituto de Genética da ESALQ, em janeiro de 1979.

As sementes foram plantadas no campo experimental do Instituto de Genética da ESALQ, em Piracicaba, durante o ano agrícola de 1978/1979.

O número de sementes plantadas foi de 50 para

cada linhagem, sendo retiradas de uma única espiga; 100 para cada híbrido, sendo retiradas 20 sementes de cada espiga e misturadas para o plantio; 200 para cada geração  $F_2$ , sendo retiradas 40 sementes de cada espiga e plantadas separadamente no campo.

Embora as sementes tenham sido plantadas na mesma época, exceto a geração  $F_2$  do híbrido comercial, alguns problemas de germinação ocorreram, principalmente, entre as linhagens, de modo que novos plantios foram feitos, desta vez, em casa de vegetação.

Devido ao problema acima citado, as inflorescências das linhagens 1 e 2 foram colhidas de plantas cultivadas em casa de vegetação. As inflorescências das linhagens comerciais, 701 e 103, e seu híbrido foram colhidas nas parcelas experimentais da Seção de Genética do IAC, em Campinas, durante o mês de janeiro, enquanto, devido ao problema de obtenção de sementes, as plantas da respectiva geração  $F_2$  foram colhidas em maio, no Instituto de Genética da ESALQ, em Piracicaba.

#### 4.2. Métodos

##### 4.2.1. Preparações citológicas de anteras e coleta de dados

A metodologia empregada, para fixação das in-

florescências e preparação das lâminas para análise citológica, foi a mesma utilizada por McCLINTOCK (1930).

As inflorescências foram fixadas em Carnoy, 3 partes de álcool absoluto e uma parte de ácido acético, durante 24 horas. Após este período, foram transferidas duas vezes para álcool 70%. O material foi conservado a  $-5^{\circ}\text{C}$ , até o momento de ser utilizado.

Os microsporócitos foram preparados por esmagamento e corados por carmin propiônico 1%.

A contagem de quiasmas foi feita, imediatamente após o preparo da lâmina, utilizando-se 10 plantas para cada linhagem, exceto para a linhagem 1 que foram conseguidas apenas 3 plantas, 10 plantas para cada híbrido e 43 plantas para cada geração  $F_2$ .

Foram contados os quiasmas em 20 células, por planta, na fase de diacinese tardia, ou seja, quando na lâmina aparecia a proporção de uma célula, em diacinese, para uma célula, em metáfase. Estas células foram tomadas, ao acaso, nas duas ou três lâminas preparadas com uma antera grande, (a) retirada de diferentes ramos laterais da inflorescência, fossem eles: basais, intermediários ou apicais.

Os valores obtidos nas contagens foram expressos como frequência média de quiasmas por planta.

---

(a) A flor de milho possui três anteras grandes e três pequenas.

#### 4.2.2. Análise estatística dos dados

##### 4.2.2.1. Análises para avaliar o tipo de herança para frequências de quiasmas

Os materiais empregados nas análises citológicas permitiram que se investigasse, estatisticamente, se o tipo de herança para frequência de quiasmas em milho se amolda a um modelo poligênico.

Antes, porém, de se estabelecer os esquemas de análises para uma melhor compreensão convém que se apresente a terminologia empregada:

Tratamento: refere-se a cada material genético utilizado nas análises, isto é, linhagens, híbridos e gerações  $F_2$ .

Linhagem: material autofecundado utilizado como progenitor.

Híbrido: produto do cruzamento entre linhagens.

Geração  $F_2$ : plantas resultantes da autofecundação do híbrido.

Grupo: conjunto de linhagens, de híbridos ou gerações  $F_2$ .

Experimento: conjunto formado por duas linhagens, seu respectivo híbrido e geração  $F_2$ .

a) Coefficiente de variação

Como uma medida de dispersão dos dados, foi calculado o coeficiente de variação da frequência de quiassmas dos dados originais para cada linhagem, híbrido e geração F<sub>2</sub> da seguinte maneira:

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

onde:

$\hat{\sigma}$  = estimativa do desvio padrão da frequência de quiassmas dos dados originais, entre ou dentro de plantas.

$\bar{X}$  = estimativa da média da frequência de quiassmas dos dados originais.

b) Organização de histogramas

Com o objetivo de se visualizar comparativamente a distribuição da frequência de quiassmas entre as plantas dos diferentes experimentos, construíram-se histogramas para cada tratamento.

Utilizou-se como intervalo de classe o valor de 0,5, de acordo com SPIEGEL (1977), onde é sugerido que o número de classes deve variar de 5 a 20. A organização preliminar de alguns histogramas mostrou que este valor era adequado.

c) Distribuição normal

Construídos os histogramas, houve interesse de se verificar se as frequências de quiasmas nas gerações  $F_2$  se ajustavam a uma distribuição normal. Para isto, utilizou-se a metodologia proposta por PIMENTEL GOMES (1968), a qual faz uso do teste  $\chi^2$ .

d) Análise para heterose e epistase

Para se verificar se ocorria heterose e epistase em cada experimento, utilizou-se o método dos quadrados mínimos, assumindo-se os seguintes modelos:

$$P_1 = \mu + l_1$$

$$P_2 = \mu + l_2$$

$$F_1 = \mu + 1/2 l_1 + 1/2 l_2 + h$$

$$F_2 = \mu + 1/2 l_1 + 1/2 l_2 + 1/2 h$$

onde:

$P_1$  = média da frequência de quiasmas da linhagem 1.

$P_2$  = média da frequência de quiasmas da linhagem 2.

$F_1$  = média da frequência de quiasmas do híbrido resultante do cruzamento entre as linhagens 1 e 2.

$F_2$  = média da frequência de quiasmas da geração segregante do cruzamento entre as linhagens 1 e 2.

$\mu$  = média da frequência de quiasmas.

$l_1$  = efeito genético fixo da linhagem 1 para frequência de quiasmas.

$l_2$  = efeito genético fixo da linhagem 2 para frequência de quiasmas.

$h$  = heterose.

Com as estimativas dos parâmetros obtidos na resolução das matrizes, montou-se o esquema de análise da variância que se vê na Tabela 3.

e) Variabilidade genética adicional

A variação transgressiva na geração segregante é uma indicação de caráter poligênico. Testou-se a significância estatística desta transgressão com um teste F, partindo-se da seguinte hipótese:

$$H_0 : \hat{\sigma}_1^2 = \hat{\sigma}_2^2$$

onde:

$\hat{\sigma}_1^2$  = estimativa da variância da frequência de quiasmas entre plantas na geração  $F_2$ .

$\hat{\sigma}_2^2$  = estimativa da variância média ( $\tilde{\sigma}^2$ ) da frequência de quiasmas entre plantas nas linhagens e híbridos, obtida a partir da seguinte fórmula:

$$\tilde{\sigma}^2 = \frac{\sum g_i \sigma^2}{\sum g_i}$$

onde:

$g_i$  = número de graus de liberdade das linhagens parentais e do híbrido.

$\sigma_i^2$  = variância das linhagens parentais e do híbrido.

Tabela 3. Análise da variância para heterose e epistase da frequência de quiasmas dos dados originais em microsporócitos de milho.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.	F
Total	3	Q <sub>1</sub>	
Linhagens	1	Q <sub>2</sub>	Q <sub>2</sub> /Q <sub>5</sub>
Heterose	1	Q <sub>3</sub>	Q <sub>3</sub> /Q <sub>5</sub>
Desvio	1	Q <sub>4</sub>	Q <sub>4</sub> /Q <sub>5</sub>
Resíduo/11,68 <sup>(b)</sup>	251	Q <sub>5</sub>	

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

(b) Pelo teste de Bartlett (STEEL e TORRIE, 1960), os resíduos das análises de cada experimento mostraram-se homogêneos. Devido a isto, utilizou-se o resíduo da análise global do delineamento inteiramente casualizado das médias das frequências de quiasmas por planta, dos dados não transformados, ajustados pelo fator 11,68, calculado de acordo com STEEL e TORRIE (1960) para números diferentes de plantas analisadas em cada amostra.

#### 4.2.2.2. Análises da variância para comparações entre os experimentos

##### a) Análise da variância para frequência de quiasmas

A análise da variância para frequência de quiasmas foi realizada com o objetivo de se comparar as linhagens, os híbridos, as gerações  $F_2$  e estes três grupos entre si, quanto às possíveis diferenças para frequência de quiasmas, considerando-se que os materiais utilizados diferiam entre si na composição de knobs.

Antes de se proceder a análise estatística dos dados, o número de quiasmas por célula foi transformado em  $\sqrt{x}$ , conforme STEEL e TORRIE (1960).

A estrutura da análise foi hierárquica (tratamento, planta dentro de tratamento e célula dentro de planta dentro de tratamento).

Considerou-se o seguinte modelo matemático misto:

$$Y_{ijk} = m + t_i + p_j(i) + d_{k(j,i)}$$

onde:

$Y_{ijk}$  = frequência de quiasmas da célula  $k$ , localizada na planta  $j$ , do tratamento  $i$ .

$m$  = valor médio da frequência de quiasmas.

$t_i$  = efeito fixo inerente ao tratamento  $\underline{i}$ .

$p_{j(i)}$  = efeito aleatório da planta  $\underline{j}$ , dentro do tratamento  $\underline{i}$ .

$\epsilon_{k(j,i)}$  = efeito aleatório da célula  $k$ , dentro da planta  $\underline{j}$ , dentro do tratamento  $\underline{i}$ .

Para a realização do teste F, houve necessidade de se desenvolver as esperanças matemáticas dos quadrados médios, de acordo com BENNET e FRANKLIN (1963), conforme Tabela 4.

#### b) Comparação de médias pelo teste de Tukey

As médias da frequência de quiasmas transformadas em  $\sqrt{x}$ , foram comparadas pelo teste de Tukey, conforme metodologia descrita por PIMENTEL GOMES (1977). As comparações foram feitas entre linhagens, entre híbridos e entre gerações  $F_2$ .

#### c) Análise da variância das variâncias da frequência de quiasmas

Uma característica genética adicional do fenótipo citogenético é a estabilidade para a formação de quiasmas dentro de plantas. A fim de se comparar os tratamentos dos diferentes grupos quanto a este caráter, foi realizada uma análise

Tabela 4. Esperanças matemáticas dos quadrados médios e número de graus de liberdade correspondentes à análise da variância da frequência de quiasmas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , em microsporócitos de milho.

F.V. (a)	G.L.	E(Q.M.)
Tratamentos	(T - 1)	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2 + NRK_t^2$
Linhagens	(P - 1)	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2 + NRK_p^2$
Híbridos	(F - 1)	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2 + NRK_f^2$
Gerações F <sub>2</sub>	(G - 1)	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2 + NRK_g^2$
Entre grupos	(J - 1)	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2 + NRK_j^2$
Entre plantas	$\sum_i^T (N_i - 1)$	$\sigma_d^2 + R\sigma_p^2$
Dentro de plantas	$\sum_i^T N_i (R - 1)$	$\sigma_d^2$
T O T A L	$R\sum_i^T N_i - 1$	

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

lise da variância das variâncias das frequências de quiasmas transformadas em  $\sqrt{x}$ , dentro de plantas. Essa medida de estabilidade já foi usada por HEWITT (1964, 1965), ZARCHI *et alii* (1972) e VILLAMIZAR (1976).

Antes de se proceder à análise estatística dos dados, as variâncias dentro de plantas foram transformadas logaritmicamente. A transformação empregada foi  $\log(\hat{\sigma}^2 + 1,0)$ , onde  $\hat{\sigma}^2$  é a estimativa da variância dentro de planta. O esquema de análise é apresentado na Tabela 5.

Tabela 5. Análise da variância das variâncias dentro de planta, logaritmicamente transformadas em  $\log(\hat{\sigma}^2 + 1,0)$  da frequência de quiasmas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , em microsporócitos de milho.

F.V. (a)	G.L.	E . (Q.M.)
Tratamentos	(T - 1)	$\sigma_d^2 + RK_t^2$
Linhagens	(P - 1)	$\sigma_d^2 + RK_p^2$
Híbridos	(F - 1)	$\sigma_d^2 + RK_f^2$
Gerações F <sub>2</sub>	(G - 1)	$\sigma_d^2 + RK_g^2$
Entre grupos	(J - 1)	$\sigma_d^2 + RK_j^2$
Entre plantas	$\sum_i^T (N_i - 1)$	$\sigma_d^2$
T O T A L	$\sum_i^T N_i - 1$	

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

d) Percentagem de pares de cromossomos univalentes

Com a finalidade de se avaliar as diferenças entre os tratamentos para o número de pares de cromossomos univalentes, calculou-se a percentagem de plantas com univalentes, bem como a percentagem de células com um, dois ou mais pares de cromossomos univalentes para cada tratamento.

## 5. RESULTADOS

### 5.1: Freqüência de quiasmas em plantas colhidas em diferentes épocas e locais

As plantas analisadas no presente trabalho, em quase sua totalidade, foram colhidas durante o mês de janeiro de 1979, no campo experimental do Instituto de Genética da ESALQ. Foi devido a problemas de germinação e dificuldades de obtenção de sementes que alguns tratamentos variaram em época e local de coleta.

As sementes da linhagem 2 apresentaram problemas de germinação em condições de campo, sendo o número de plantas colhidas inferior ao desejado. Ao se verificar as falhas

na germinação, um novo plantio foi feito, porém, em casa de vegetação.

Testou-se a diferença entre as plantas cultivadas no campo e as plantas cultivadas na casa de vegetação. A análise da variância, apresentada na Tabela 6, não mostrou diferenças significativas entre os tratamentos. Desta forma usaram-se as plantas cultivadas em casa de vegetação como representantes da linhagem 2.

Por problemas de obtenção de sementes, as plantas da geração  $F_2$  do híbrido comercial foram colhidas durante o mês de maio, no campo experimental do Instituto de Genética da ESALQ, em Piracicaba, enquanto suas linhagens parentais haviam sido colhidas durante o mês de janeiro, nas parcelas experimentais do IAC, em Campinas. Como controle para variação na frequência de quismas, usou-se o híbrido correspondente, ou seja,  $F_1 - 701 \times 103$ , cujas plantas foram colhidas nas duas épocas e nos dois locais. Não havendo diferenças entre as amostras usadas como controle, como mostra a Tabela 7, pôde-se assumir que os resultados obtidos para as linhagens 701 e 103 e para a geração  $F_2$  do cruzamento entre tais linhagens, poderiam ser utilizadas com maior segurança.

## 5.2. Frequência de quiasmas nos experimentos

### 5.2.1. Frequência de quiasmas no experimento I

As Tabelas 8, 10 e 11 mostram a frequência de quiasmas e o desvio padrão para cada planta analisada nas linhagens 1 e 78, seu respectivo híbrido e geração  $F_2$ .

Os valores da frequência média de quiasmas e o coeficiente de variação entre e dentro de plantas para cada um destes tratamentos são apresentados na Tabela 15.

Para cada tratamento envolvido no experimento, as médias de frequência de quiasmas foram distribuídas em classes, sendo os histogramas apresentados na Figura 1, os quais mostram que a geração  $F_2$  apresentou maior variabilidade na frequência de quiasmas que as linhagens e o híbrido.

O coeficiente de variação entre e dentro de plantas foi menor nas linhagens e no híbrido que na geração  $F_2$ .

A frequência média de quiasmas do híbrido foi superior à das linhagens e da geração  $F_2$ . A Tabela 16 mostra que este acréscimo na frequência média de quiasmas do híbrido representou uma heterose de 5,94% em relação à média dos pais. Esta heterose não foi devida a interações não-alélicas, pois não se detectou significância do quadrado médio de "Desvio" (Tabela 16).

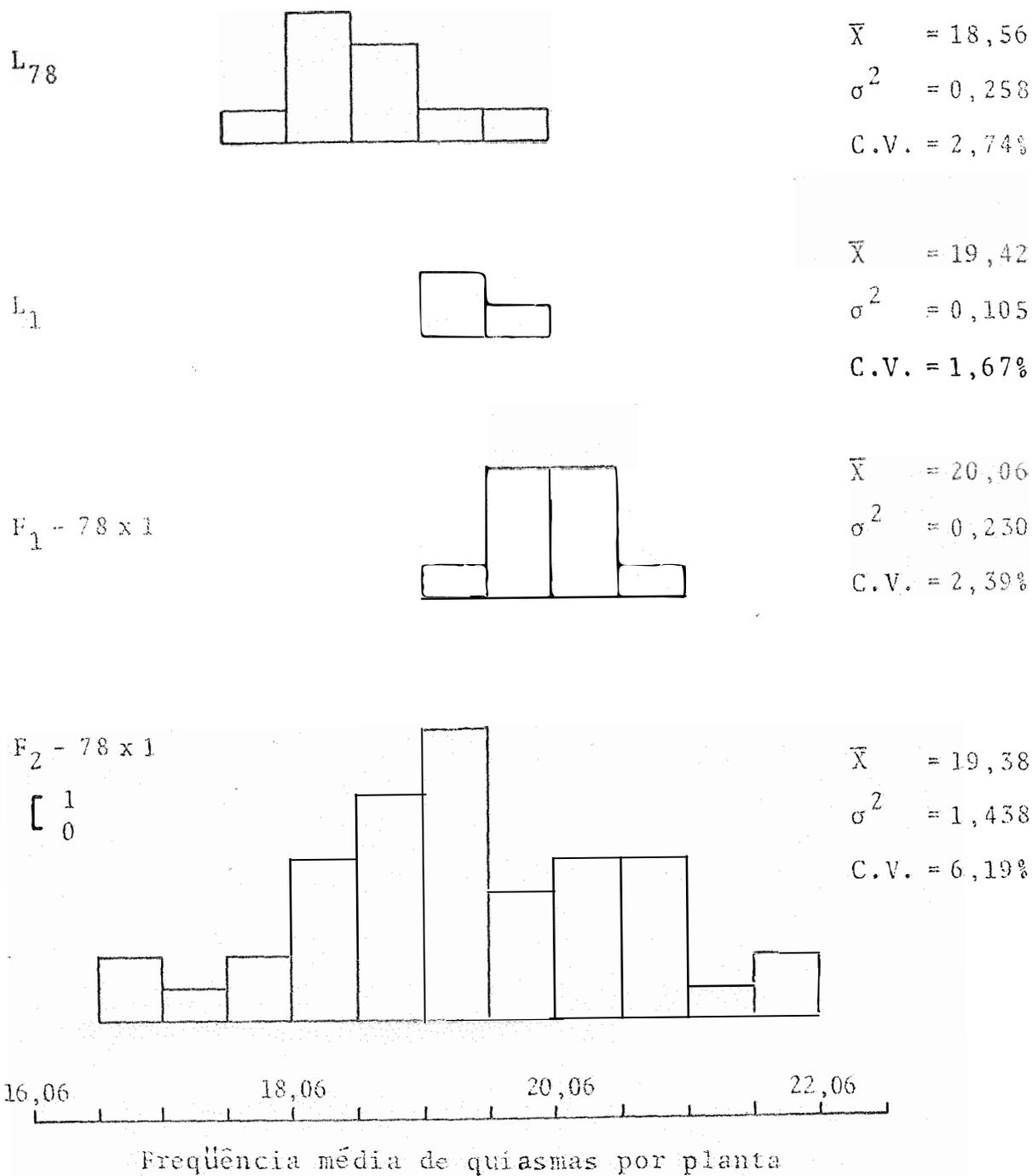


Figura 1. Distribuição da frequência média de quiásmas no experimento I.

A geração  $F_2$  apresentou distribuição normal para frequência de quiasmas, mostrando valores transgressivos em relação aos pais, tanto no sentido da baixa como da alta frequência de quiasmas. Esta transgressão foi responsável pelo aumento significativo de variabilidade genética, conforme mostra a Tabela 20.

Todas as plantas das linhagens 1 e 78 apresentaram meiose assincrônica, ou seja, diversas fases da meiose eram encontradas numa mesma antera. Nas plantas do híbrido e da geração  $F_2$  a meiose foi sincrônica.

Nas plantas da linhagem 1 e da geração  $F_2$  foi frequente a ocorrência de pares de cromossomos univalentes (Tabela 23). Nenhuma outra anormalidade meiótica foi observada neste experimento.

#### 5.2.2. Frequência de quiasmas do experimento II

As Tabelas 8, 10 e 12 mostram a frequência de quiasmas e o desvio padrão para cada planta analisada nas linhagens 2 e 78, seu respectivo híbrido e geração  $F_2$ .

Os valores da frequência média de quiasmas e coeficiente de variação entre e dentro de plantas para cada um desses tratamentos são apresentados na Tabela 15.

O histograma para cada tratamento envolvido no experimento é apresentado na Figura 2, mostrando que, na geração  $F_2$ , houve maior variabilidade na frequência de quiasmas.

O coeficiente de variação entre e dentro de plantas foi alto na linhagem 2 e geração  $F_2$ , refletindo a maior variação na frequência de quiasmas destes tratamentos, em relação à linhagem 78 e ao híbrido.

A frequência média de quiasmas do híbrido foi superior à das linhagens e da geração  $F_2$ . Este acréscimo, na frequência de quiasmas do híbrido, representou uma heterose de 5,70, em relação à média dos pais (Tabela 17). Esta mesma tabela mostra que esta heterose não foi devida a interações não-alélicas dos genes para frequência de quiasmas.

A frequência de quiasmas da geração  $F_2$  apresentou distribuição normal, mostrando valores transgressivos para alta e baixa frequência, em relação às distribuições parentais da frequência de quiasmas. Esta transgressão foi responsável pelo acréscimo significativo de variabilidade genética na geração  $F_2$ , conforme mostra a Tabela 20.

Considerando-se todas as plantas analisadas neste experimento, apenas as plantas da linhagem 78 apresentaram meiose assincrônica.

Algumas plantas da linhagem 2 e da geração  $F_2$  apresentaram pares de cromossomos univalentes (Tabela 23). Além destes univalentes, outras anormalidades meióticas ocorreram na geração  $F_2$ . Dentre elas, ocorreram células binucleadas (Figura 3) e células gigantes (Figura 4) em várias plantas, falhas de emparelhamento de regiões cromossômicas em algumas células de uma única planta (Figura 5) e falta de divisão meiótica em várias células de inúmeras plantas (Figura 6). A fim de descobrir se o fenô-

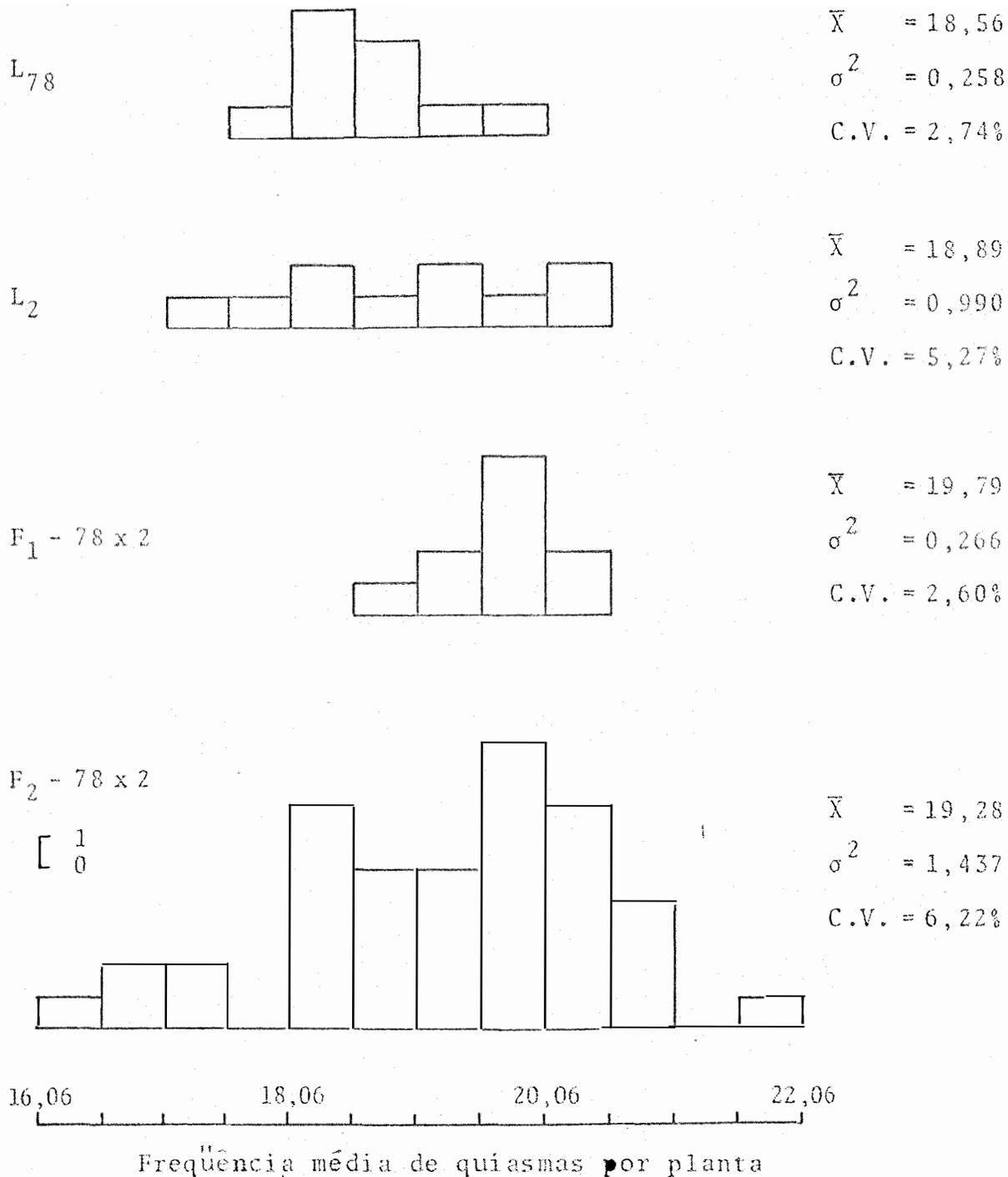


Figura 2. Distribuição da frequência média de quiassmas no experimento II.

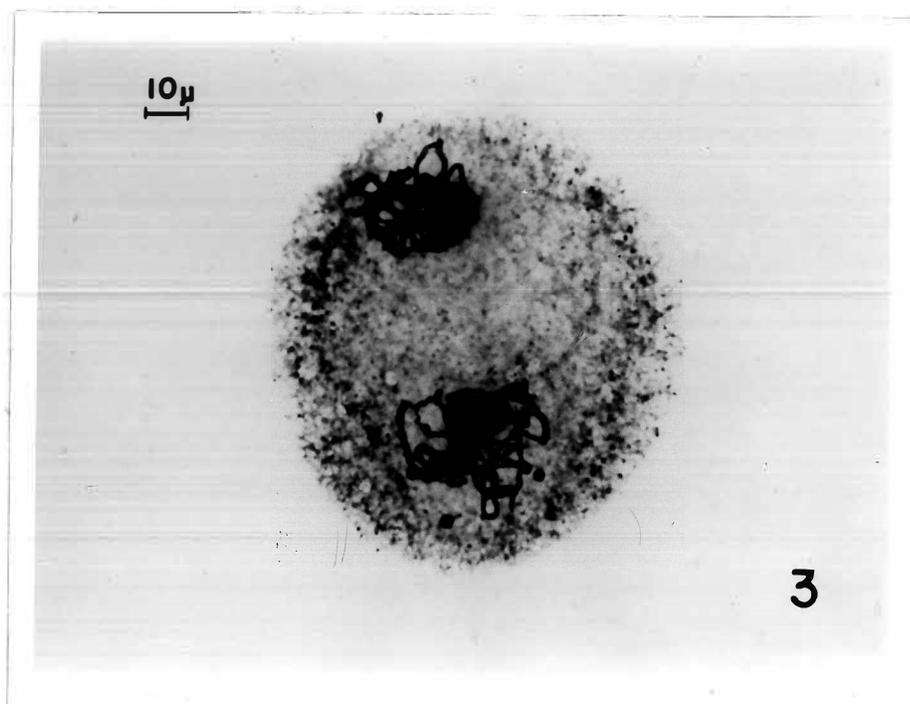


Figura 3. Microsporócito binucleado, na fase de paquíteno, encontrado na geração  $F_2$  - 78 x 2.

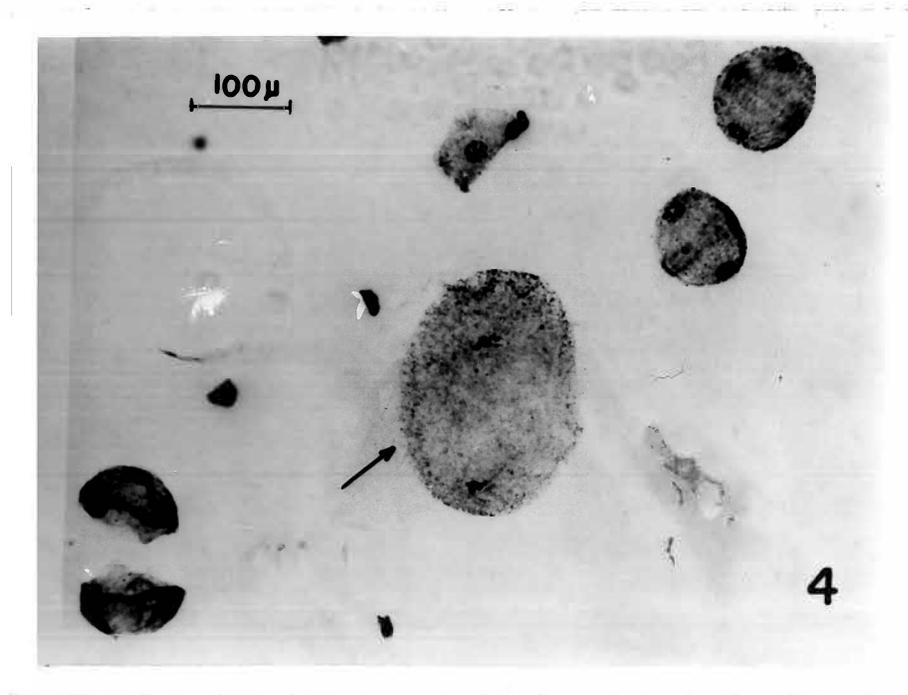


Figura 4. Microsporócito gigante, em Telófase I, encontrado na geração  $F_2$  - 78 x 2.

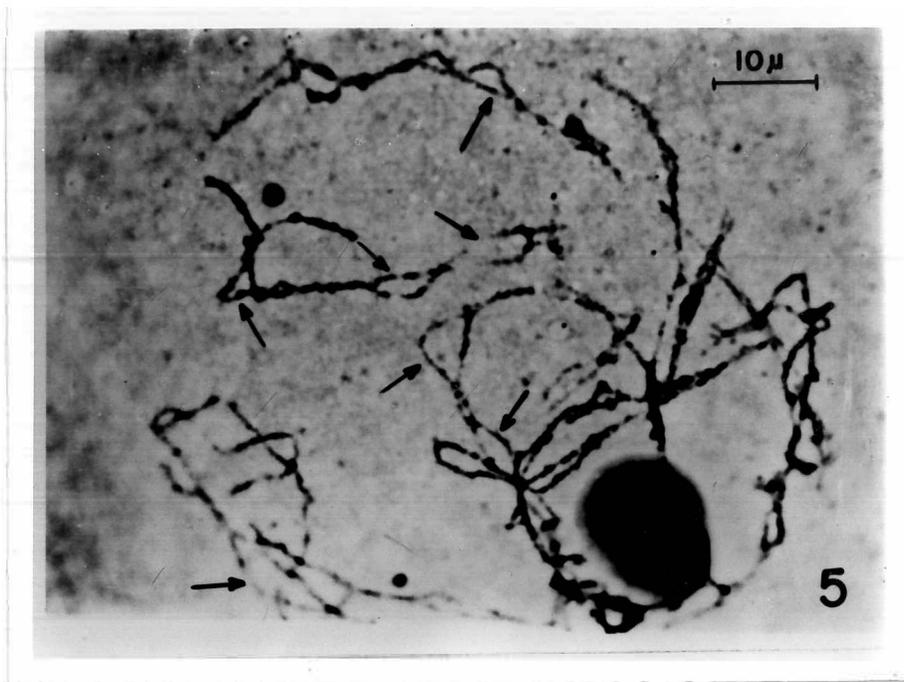


Figura 5. Microsporócito na fase de paquíteno, encontrado na geração  $F_2$  - 78 x 2, mostrando falta de emparelhamento em diversos pontos dos cromossomos.

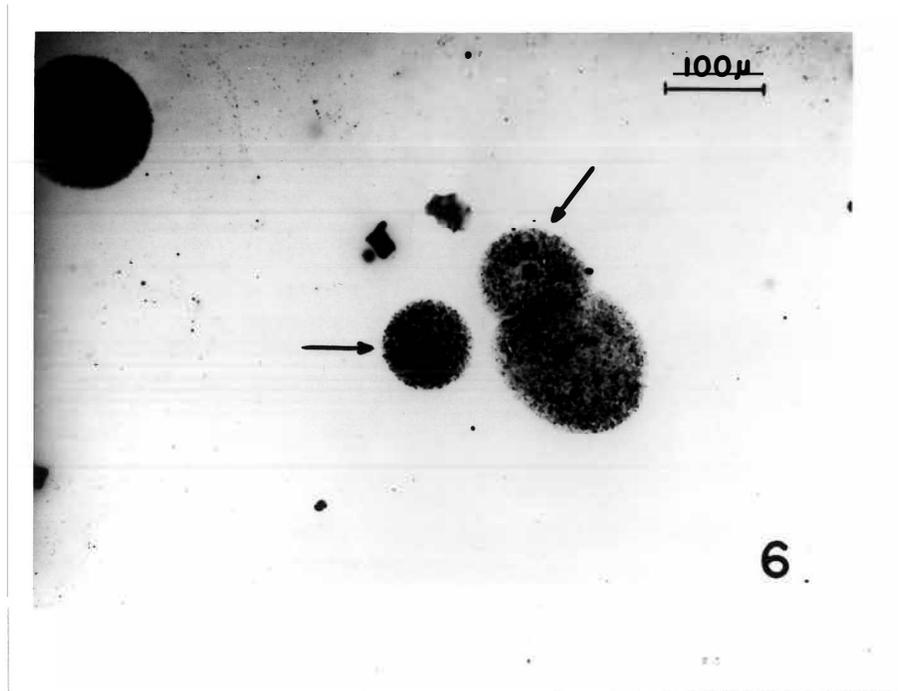


Figura 6. Dois microsporócitos com falta de divisão meiótica ao lado de um microsporócito normal, observados na geração  $F_2$  - 78 x 2.

meno observado era assinapse ou dessinapse, assumiram-se, de acordo com MAGUIRE (1978), as seguintes hipóteses: se as células no paquíteno precoce manifestassem assinapse, o gene envolvido seria o assinápico e, se a assinapse aparecesse somente no final do paquíteno, o gene envolvido seria dessinápico. Os resultados sugeriram que se tratava de dessinápse.

### 5.2.3. Frequência de quiasmas no experimento III

As Tabelas 8, 9, 10 e 13 mostram a frequência de quiasmas e o desvio padrão, para cada planta analisada nas linhagens 5824 e 2, seu respectivo híbrido e geração  $F_2$ .

Os valores da frequência média de quiasmas e o coeficiente de variação entre e dentro de plantas, para cada um destes tratamentos, são apresentados na Tabela 15.

A Figura 7 mostra a distribuição de frequência de quiasmas para cada tratamento envolvido no experimento, podendo-se verificar que, neste experimento, as linhagens tiveram uma grande variação na frequência de quiasmas, entre plantas, enquanto a geração  $F_2$  apresentou uma redução na variabilidade.

Nas linhagens, o coeficiente de variação entre e dentro de plantas foi alto, enquanto, na geração  $F_2$  e no híbrido foi comparativamente menor.

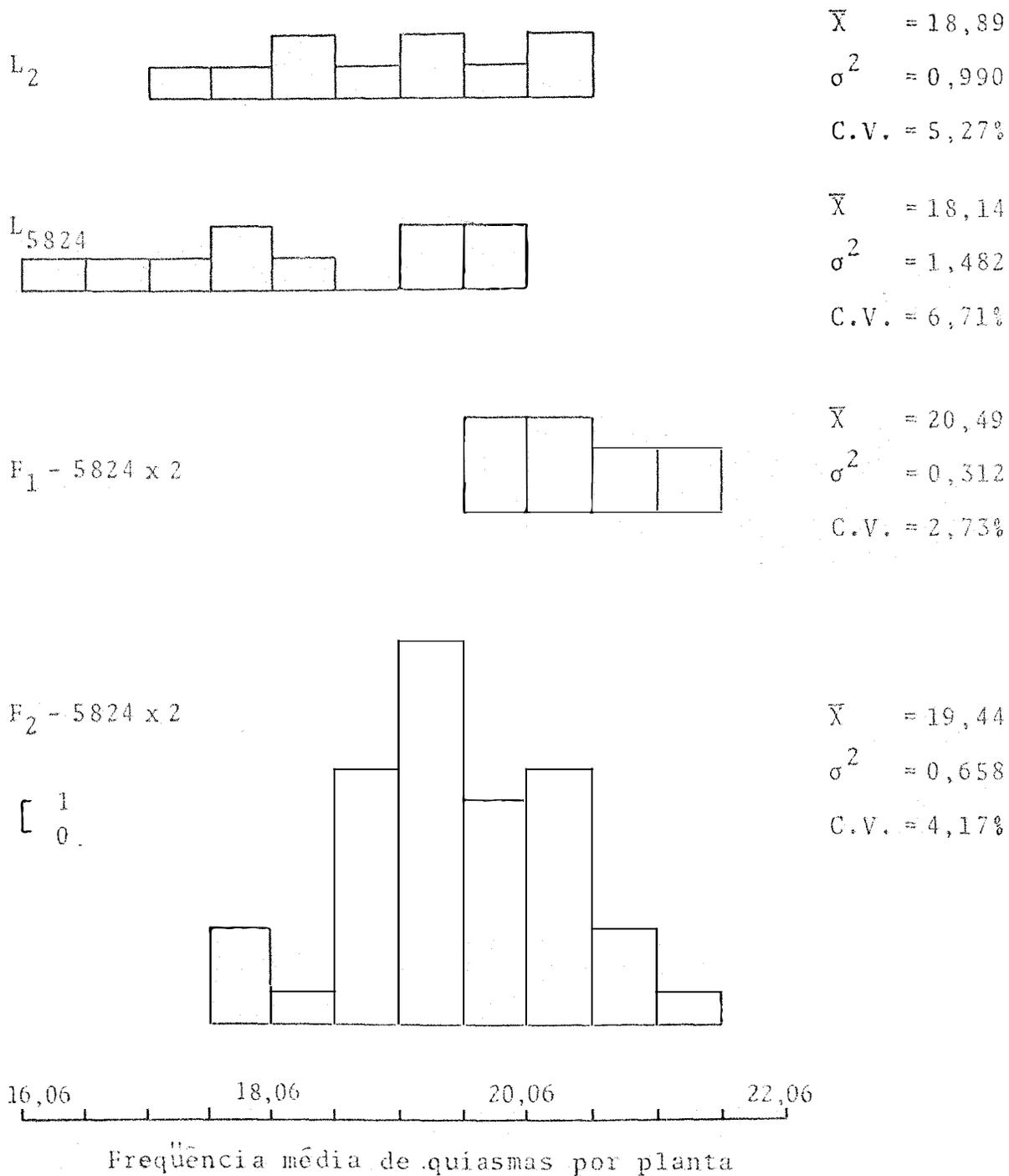


Figura 7. Distribuição da freqüência média de quismas no experimento III.

A frequência média de quiasmas nas linhagens foi inferior à do híbrido e da geração  $F_2$ . A superioridade do híbrido para frequência de quiasmas representou uma heterose de 10,64%, em relação à média dos pais, conforme mostra a Tabela 18. Esta mesma tabela mostra que a heterose não foi devida a interações não-alélicas dos genes para frequência de quiasmas.

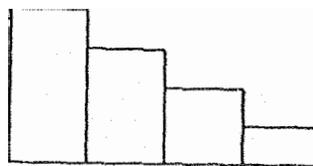
A frequência de quiasmas na geração  $F_2$  mostrou distribuição normal. Valores transgressivos, em relação às distribuições parentais, só foram observados no sentido da alta frequência de quiasmas, sendo que no sentido da baixa frequência, a distribuição da geração  $F_2$  não alcançou os valores parentais. Esta pequena transgressão, no sentido da alta frequência, não foi suficiente para provocar um aumento significativo de variabilidade na geração  $F_2$ , conforme mostra a Tabela 20.

Plantas, com meiose assincrônica, foram observadas apenas na linhagem 5824.

Com relação a anormalidades meióticas, apenas alguns pares de cromossomos univalentes foram observados em algumas plantas das linhagens 5824 e 2 da geração  $F_2$  (Tabela 23).

#### 5.2.4. Frequência de quiasmas no experimento IV

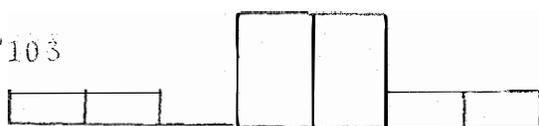
As Tabelas 9, 10 e 14 mostram a frequência de

L<sub>701</sub>

$$\bar{X} = 18,82$$

$$\sigma^2 = 0,273$$

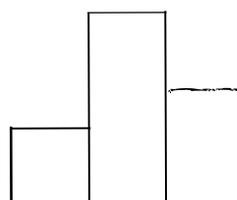
$$C.V. = 2,78\%$$

L<sub>103</sub>

$$\bar{X} = 16,52$$

$$\sigma^2 = 0,858$$

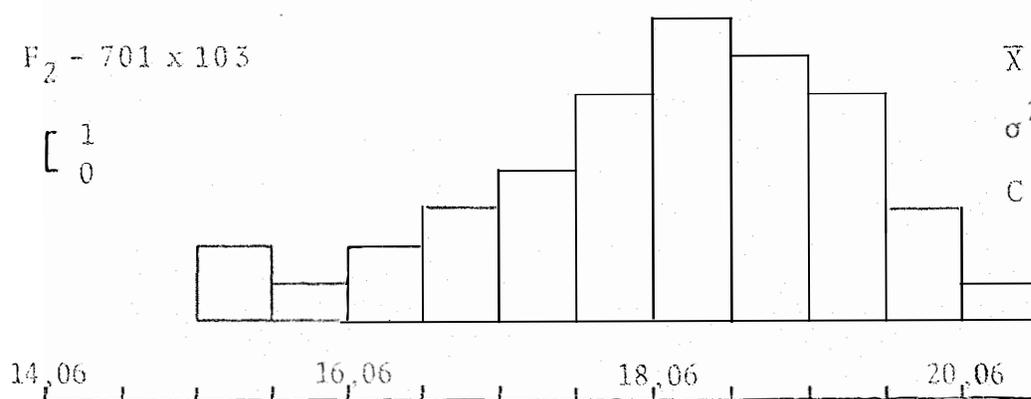
$$C.V. = 5,61\%$$

F<sub>1</sub> - 701 x 103

$$\bar{X} = 19,32$$

$$\sigma^2 = 0,101$$

$$C.V. = 1,64\%$$

F<sub>2</sub> - 701 x 103
$$\left[ \begin{array}{l} 1 \\ 0 \end{array} \right]$$


$$\bar{X} = 18,63$$

$$\sigma^2 = 1,441$$

$$C.V. = 6,44\%$$

Freqüência média de qüasmas por planta

Figura 8. Distribuição da freqüência média de qüasmas no experimento IV.

quiasmas e o desvio padrão para cada planta analisada nas linhagens 103 e 701, seu híbrido comercial e geração  $F_2$ .

Os valores da frequência média de quiasmas e coeficiente de variação entre e dentro de plantas, para cada tratamento envolvido no experimento, são apresentados na Tabela 15.

A Figura 8 mostra o histograma para cada tratamento utilizado no experimento. Uma observação destes histogramas mostra que os pais são contrastantes na distribuição da frequência de quiasmas e que a geração  $F_2$  apresentou um grande acréscimo de variabilidade, em relação às linhagens e ao híbrido.

O coeficiente de variação, entre e dentro de plantas, foi baixo na linhagem 701 e no híbrido, refletindo a grande estabilidade destes tratamentos na formação de quiasmas entre plantas. Em contraste, a linhagem 103 e a geração  $F_2$  apresentaram alto coeficiente de variação.

As linhagens foram contrastantes na frequência média de quiasmas. A frequência média de quiasmas, no híbrido, foi superior à das linhagens e da geração  $F_2$ . A Tabela 19 mostra que esta superioridade do híbrido representou uma heterose de 9,50%, em relação à média dos pais. Esta tabela mostra, também, que a causa da heterose não foi devida a interações não-alélicas dos genes para frequência de quiasmas.

A frequência de quiasmas da geração  $F_2$  apresen-

tou distribuição normal, mostrando valores transgressivos no sentido da alta frequência em relação às duas linhagens e, no sentido da baixa frequência, somente, em relação à linhagem 701, pois, a linhagem 103 apresentou valores baixos de frequência de quiasmas. A Tabela 20 mostra que, na geração  $F_2$ , houve um acréscimo significativo de variabilidade genética.

Neste experimento, três plantas do híbrido apresentaram meiose assincrônica, enquanto as linhagens e geração  $F_2$  tiveram meiose sincrônica.

Quanto a anormalidades meióticas, somente, pares de cromossomos univalentes foram encontrados em diversas plantas da linhagem 103 e da geração  $F_2$  e em uma única planta do híbrido (Tabela 23). A linhagem 103 apresentou várias células com um ou mais pares de cromossomos univalentes (Figura 9). Observações de células, em anáfase I, mostraram que, na maioria das vezes, os cromossomos univalentes não passavam por uma perfeita disjunção, dirigindo-se, então, para um mesmo polo (Figura 10). Observou-se também que, em algumas células, os cromossomos univalentes não acompanhavam, normalmente, o movimento de ascensão aos polos, tornando-se adiantados ou atrasados em relação aos demais (Figura 11) e como consequência, micronúcleos foram observados nas díades (Figura 12).

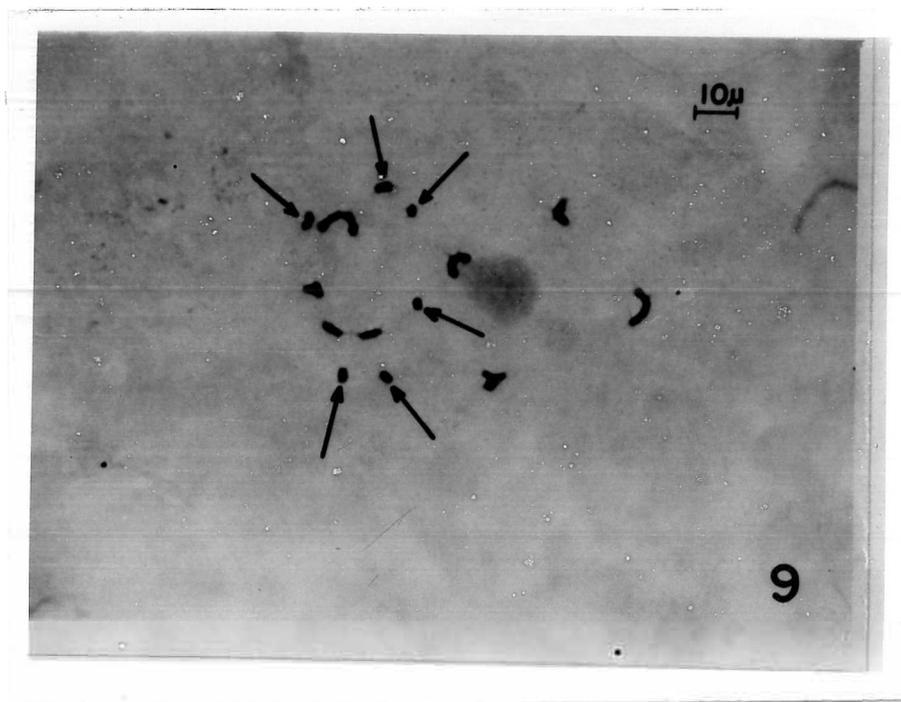


Figura 9. Diacinese em microsporócito da linhagem 103 mostrando pares de cromossomos univalentes.

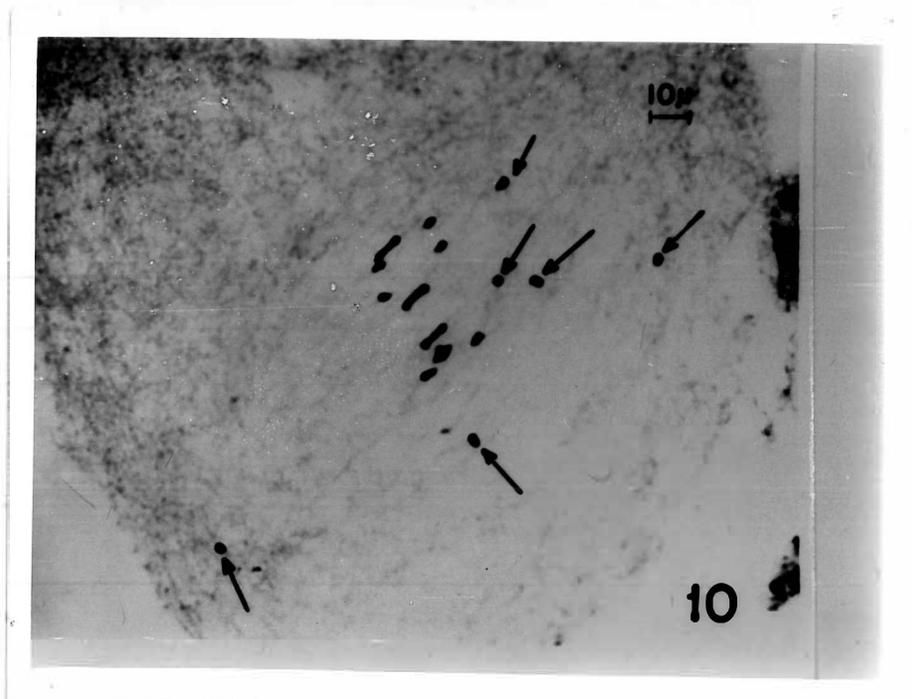


Figura 10. Anáfase I em microsporócito da linhagem 103 mostrando disjunção irregular de alguns cromossomos.

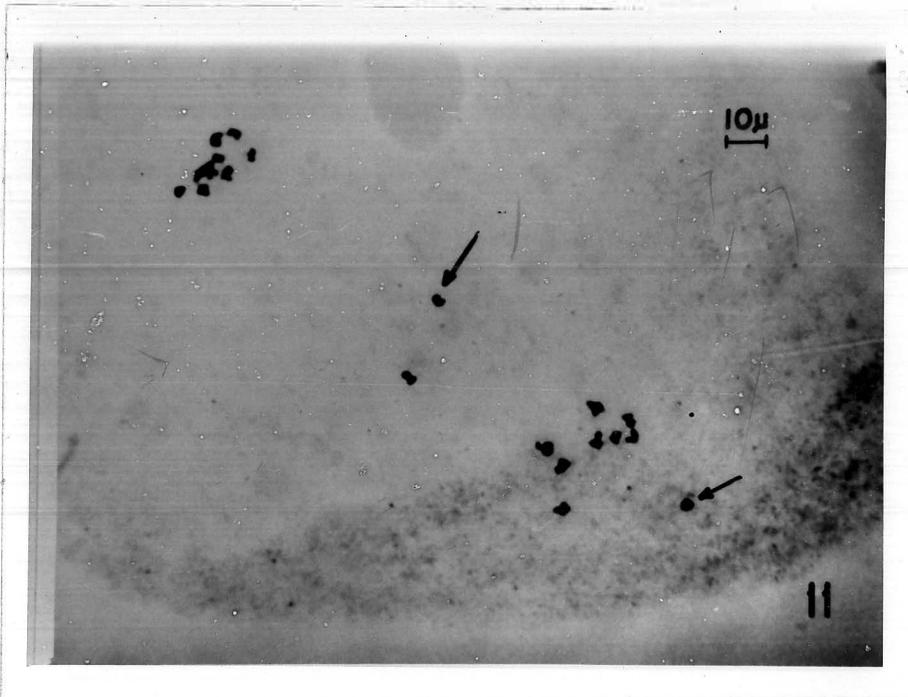


Figura 11. Anáfase I em microsporócitos da linhagem 103 mostrando cromossomos adiantados e retardatários.

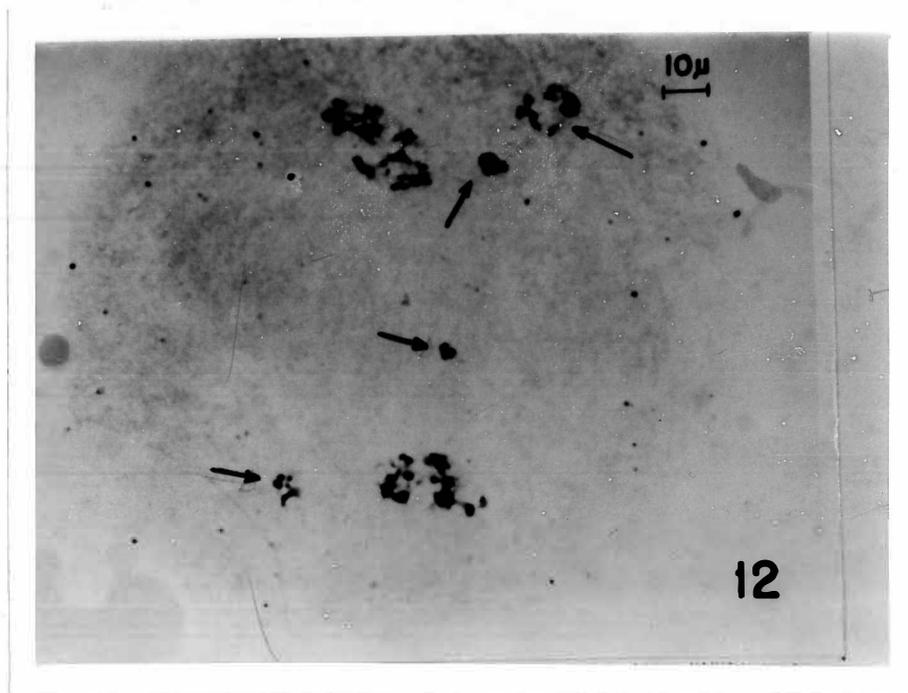


Figura 12. Telófase I em microsporócitos da linhagem 103 mostrando micronúcleos.

### 5.3. Comparações entre os experimentos

Visando obter dados adicionais, para auxiliar na interpretação e discussão dos resultados obtidos para frequência de quiasmas, realizaram-se algumas análises de variância.

#### 5.3.1. Comparação da frequência de quiasmas entre os tratamentos

A análise da variância para frequência de quiasmas, visando comparações globais dos materiais utilizados nos experimentos que diferiam entre si na composição de knobs, é apresentada na Tabela 21. O teste F detectou diferenças significativas entre as linhagens, entre os híbridos, entre as gerações  $F_2$  e entre estes três grupos. A frequência média de quiasmas foi comparada dentro de cada grupo, pelo teste de Tukey. A Tabela 15 mostra os resultados das comparações. A linhagem 103 diferiu das demais linhagens e a linhagem 5824 diferiu da linhagem 1, enquanto nos híbridos e gerações  $F_2$ , apenas o tratamento 5824 x 2 diferiu do tratamento 701 x 103.

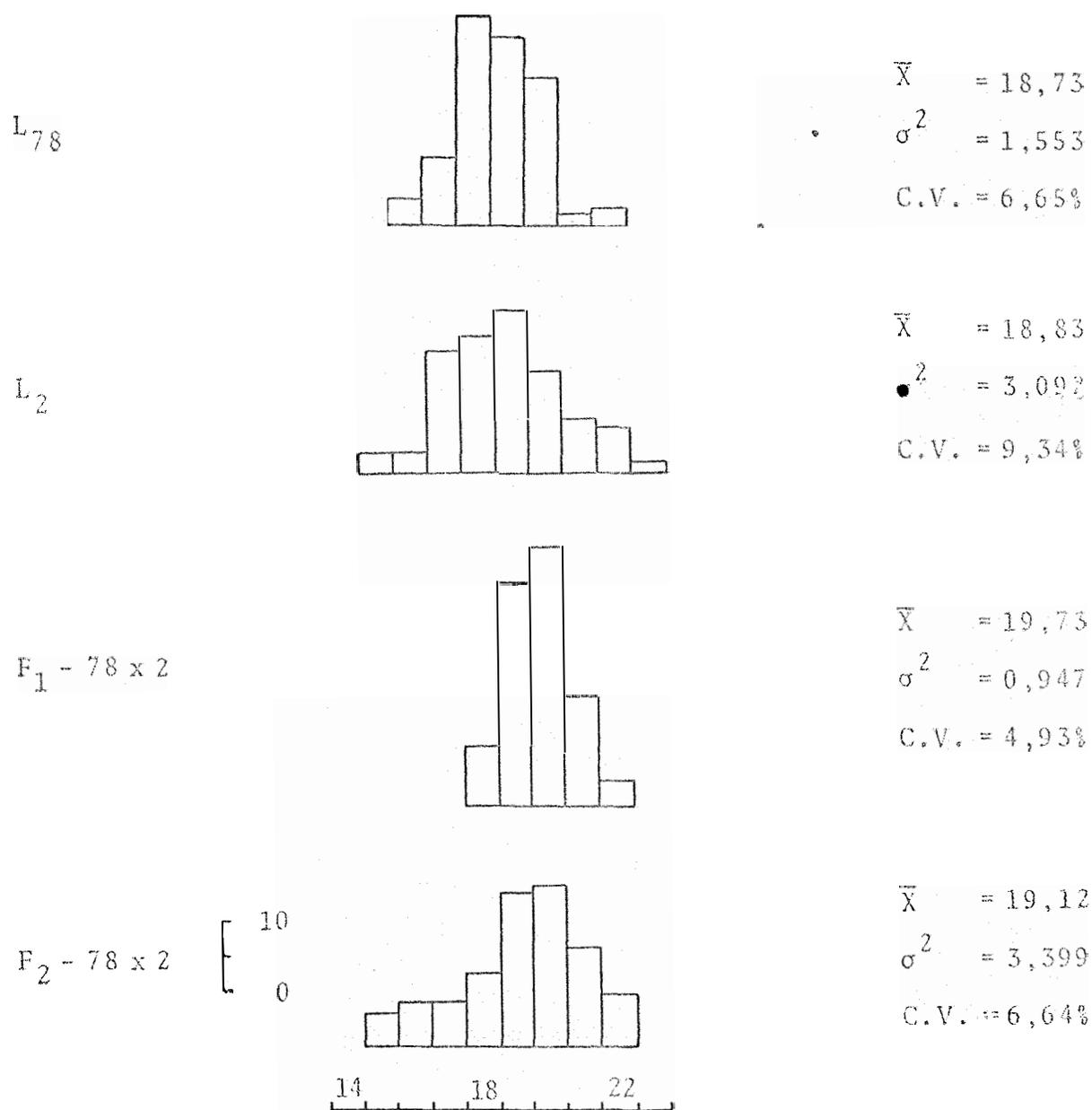
O coeficiente de variação da frequência de quiasmas, entre e dentro de plantas, foi variável para cada grupo (Tabela 15). Nas linhagens, sofreu oscilações, enquanto nos híbridos foi baixo e estável. Nas gerações  $F_2$ , o coeficiente de variação sofreu um acréscimo em relação ao híbrido.

### 5.3.2. Estabilidade na formação de quiasmas dentro de plantas

Durante a contagem de quiasmas, observou-se que, em alguns tratamentos, o número de quiasmas por célula variava muito dentro das plantas, ou seja, algumas células apresentavam uma baixa frequência de quiasmas, enquanto outras apresentavam uma alta frequência. Esta variação foi maior nas plantas das linhagens 2, 5824 e 103 e das gerações  $F_2$ , enquanto as linhagens 1, 78 e 701 e os híbridos foram bastante estáveis na formação de quiasmas dentro de plantas. Isto pode ser observado, através do coeficiente de variação dentro de plantas, apresentado na Tabela 15.

A análise da variância das variâncias, dando uma idéia sobre a estabilidade na formação de quiasmas, é apresentada na Tabela 22. O teste F mostrou que há diferenças significativas entre tratamentos, entre linhagens e entre grupos para esta característica.

A Figura 13, a título de exemplificação, mostra a distribuição da frequência de quiasmas em 100 microsporócitos de uma planta, de cada tratamento envolvido no experimento II. Esta figura mostra que a variação, na frequência de quiasmas dentro de uma planta, é maior nas linhagens e geração  $F_2$  que no híbrido.



Freqüência de quismas por célula.

Figura 13. Distribuição da freqüência de quismas em 100 microsporócitos de uma planta de cada tratamento do experimento II.

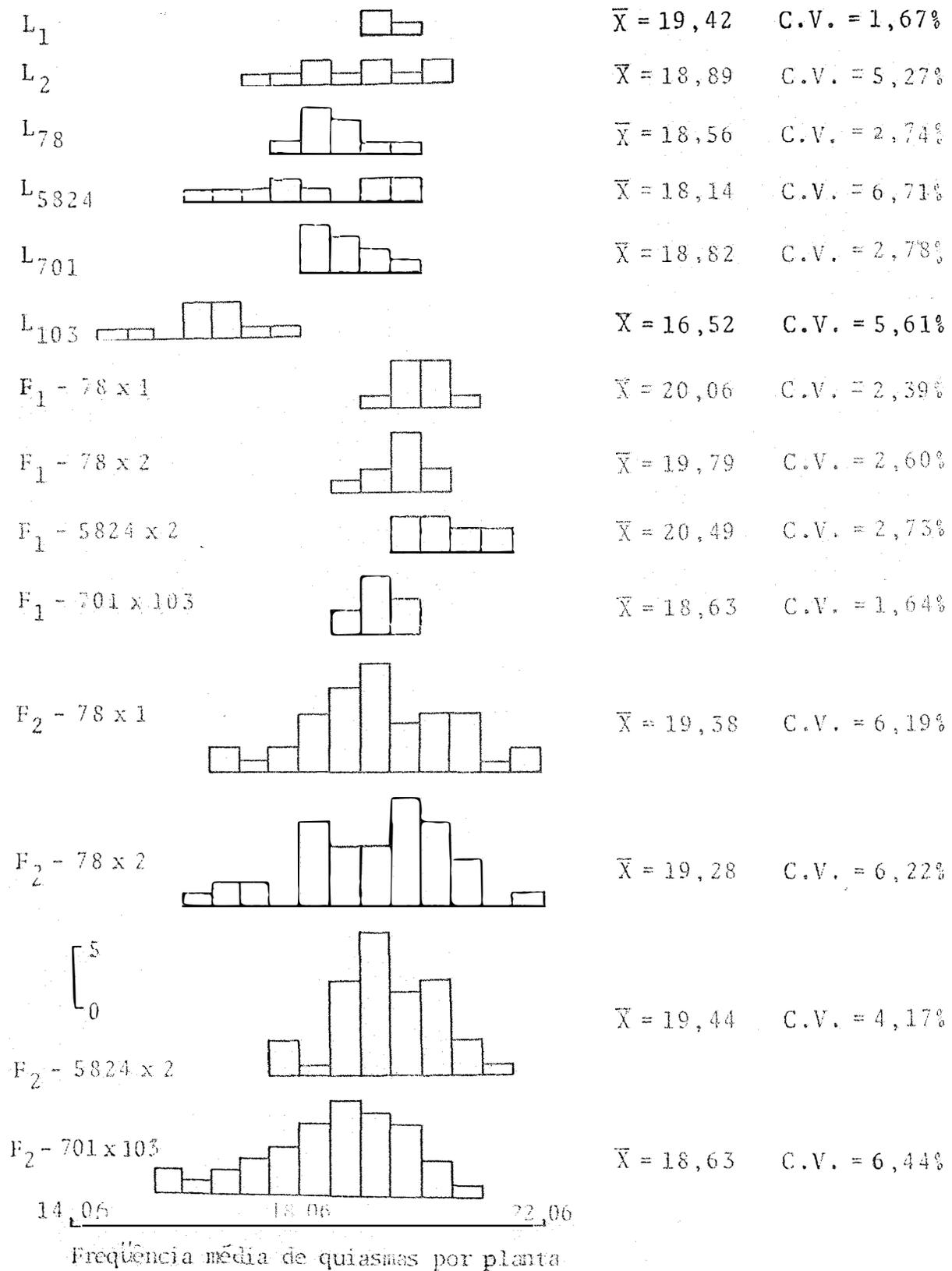


Figura 14. Distribuição da frequência média de quiasmas das linhagens, híbridos e gerações  $F_2$ .

### 5.3.3. Homogeneidade na formação de quiasmas entre plantas

Com relação à variação na frequência de quiasmas entre plantas, o comportamento dos tratamentos foi o mesmo que para a variação dentro de plantas, isto é, a variação foi maior nas linhagens e gerações  $F_2$  e reduzida no híbrido. Contudo, linhagens como a 1, 78 e 101 foram bastante homogêneas na formação de quiasmas. Isto pode ser observado, na Figura 14, que mostra a distribuição da frequência média de quiasmas em cada tratamento analisado e seu respectivo coeficiente de variação entre plantas.

### 5.3.4. Relação entre knobs e frequência de quiasmas

A análise da variância para frequência de quiasmas, apresentada na Figura 21, comparando tratamentos que diferem entre si na composição de knobs, mostra que existem diferenças entre eles.

A Tabela 24, para um estudo preliminar, compara a frequência estimada de knobs com a frequência de quiasmas para cada tratamento. Observa-se, por esta tabela, que nas linhagens não parece haver correlação entre estas duas características, enquanto para híbridos e gerações  $F_2$ , uma alta frequência de quiasmas parece estar positivamente correlacionada com um maior número de posições de knobs.

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1. Influência ambiental na frequência de qui<sup>u</sup>asmas

Alguns trabalhos da literatura mostraram que a frequência de qui<sup>u</sup>asmas pode ser influenciada por fatores ambientais (SAX, 1935; LAMM, 1936; MORRIS e ISIKAN, 1964; PANTULU e MANGA, 1972). Desta forma, o ideal para um estudo sobre este caráter seria colher todas as plantas sob as mesmas condições ambientais, a fim de que as diferenças entre os tratamentos refletissem apenas a diversidade genética entre eles.

Apesar de a maioria das plantas analisadas ter sido colhida sob as mesmas condições ambientais, alguns tratamentos variaram na época e local de coleta. Quanto a varia

ção foi muito grande, tal como época (janeiro e maio) e local (Campinas e Piracicaba), usou-se o híbrido  $F_1$  - 701 x 103 como controle para detectar oscilações que, porventura, pudessem ocorrer na frequência de quiasmas. Como a análise da variância não mostrou diferenças significativas entre as amostras-controle, assumiu-se que poderiam ser feitas comparações entre os tratamentos do experimento IV, utilizando-se as plantas das linhagens 701 e 103 colhidas em Campinas e as plantas da respectiva geração  $F_2$  colhidas em Piracicaba.

É interessante considerar que um híbrido não é o tipo de material genético mais adequado para ser usado como testemunha para detectar variações na frequência de quiasmas, pois estudos realizados em centeio (REES e THOMPSON, 1956, 1958), em milheto (PANTULU e MANGA, 1972) e em rabanete (DAYAL, 1977a) demonstraram que os híbridos são bastante tamponados contra variações ambientais.

Apesar destas considerações sobre os híbridos, o seu uso como testemunha trouxe mais segurança para se usar as linhagens e geração  $F_2$ , colhidas sob diferentes condições ambientais. O campo fica aberto, no entanto, para novas investigações sobre influências ambientais nas linhagens e geração  $F_2$  em questão.

Com relação à linhagem 2, a não-significância do teste F mostrou sua estabilidade na formação de quiasmas, quer as plantas fossem cultivadas em condições de campo, quer em casa de vegetação.

## 6.2. Freqüência de quiasmas nos tratamentos (linhagens, híbridos e gerações F<sub>2</sub>)

Em milho, a inexistência de dados tão detalhados quanto aos já obtidos em centeio e rabanete despertou o interesse de se realizar estudos que contribuíssem ao conhecimento dos fatores genéticos que afetam a formação de quiasmas. Para tal, procurou-se comparar a freqüência de quiasmas em linhagens autofecundadas, seu respectivo híbrido e geração F<sub>2</sub> de diferentes germoplasmas, a fim de se verificar, especialmente, se o tipo de herança para freqüência de quiasmas se amolda a um modelo pòligênico.

### 6.2.1. Segregação gênica

A análise da variância para freqüência de quiasmas, apresentada na Tabela 21, mostra diferenças significativas entre linhagens, entre híbridos, entre gerações F<sub>2</sub> e entre estes três grupos. Considerando-se que as plantas foram cultivadas sob as mesmas condições ambientais, exceto as duas linhagens comerciais e a sua geração F<sub>2</sub>, estas diferenças podem ser aceitas como sendo devidas, predominantemente, a determinações genéticas, refletindo, portanto, um controle genotípico para formação de quiasmas em milho. Possivelmente, os knobs também estejam contribuindo para estas diferenças, conforme será discutido mais adiante.

A frequência média de quiasmas e o coeficiente de variação, entre e dentro de plantas, foram mais variáveis entre as linhagens que entre os híbridos e gerações  $F_2$  (Tabela 15). Esta divergência na frequência de quiasmas entre as linhagens que foram submetidas a alguns ciclos de autofecundação poderia refletir controle poligênico para o referido caráter. Neste sentido, LAMM (1936) considerou que nos organismos autofecundados os genes responsáveis pela formação de quiasmas segregariam e diferentes frequências de quiasmas poderiam aparecer.

A menor frequência média de quiasmas ocorreu na linhagem comercial 103. Isto é particularmente interessante porque as suposições entre os autores são de que as células que produziriam gametas normais seriam aquelas com frequência de quiasmas relativamente alta. No entanto, segundo informações obtidas na fonte doadora do material, esta linhagem que é mantida há muitos anos para fins comerciais nunca apresentou problemas de fertilidade.

As seis linhagens autofecundadas com diferentes frequências de quiasmas, quando cruzadas para dar origem aos quatro híbridos analisados, restauraram a heterozigose responsável pela alta frequência de quiasmas. Esta superioridade do híbrido para frequência de quiasmas também foi encontrada em centeio (REES e THOMPSON, 1956), em milheto (PANTULU e MANGA, 1972) e em rabanete (DAYAL, 1977a), sugerindo que a alta frequência de quiasmas depende de um balanço genético em genó-

tipos heterozigóticos.

Embora todos os híbridos analisados tenham exibido heterose para frequência de quiasmas, esta não atingiu o mesmo grau em todos eles, variando de 5,49% no  $F_1$  - 78 x 1 a 10,64% no  $F_1$  - 5824 x 2, em relação à média da frequência de quiasmas dos respectivos pais, conforme as Tabelas 16 a 19. Estes resultados sugerem que, nem todas as combinações heterozigóticas, foram balanceadas na mesma extensão nos híbridos analisados.

Nos quatro experimentos analisados, a heterose observada nos híbridos sugere que os genes que condicionam alta frequência de quiasmas apresentam um certo grau de dominância em relação aos genes para baixa frequência. Contudo, os dados disponíveis no presente estudo não permitiram afirmar se esta dominância é completa, parcial ou sobredominante. A heterose pode ser devida a estas três formas de interações gênicas, ou mesmo, a uma mistura delas. Esta dominância da alta frequência de quiasmas em relação à baixa está de acordo com os resultados obtidos em centeio (REES e THOMPSON, 1956), em *Drosophila* (LAW, 1961 e LAWRENCE, 1963), em cevada (GALE e REES, 1970), em milho (PANTULU e MANGA, 1972) e em rabanete (DAYAL, 1977a). Dentre todos estes trabalhos, o que mais contribuiu para esclarecer o tipo de interação gênica foi o realizado em centeio, onde os cruzamentos dialélicos permitiram aos autores empregarem a metodologia de Hayman (1954) e concluírem que a heterose foi devida à alta sobredominância dos genes pa-

ra freqüência de quiasmas, a qual foi explicada como devida, pelo menos parcialmente, a interações não-alélicas. Embora não se possa afirmar nada sobre o grau de dominância dos genes, pode-se dizer, entretanto, que a heterose observada não foi devida a interações não-alélicas, conforme mostram as Tabelas 16 a 19.

Nas gerações  $F_2$ , a freqüência média de quiasmas foi sempre inferior à dos híbridos que lhes deram origem. REES e THOMPSON (1958) em centeio e (DAYAL, 1977a) em rabanete encontraram resultados semelhantes. Esta redução na freqüência média de quiasmas nas gerações  $F_2$  reflete a menor heterozigosidade de tais plantas em relação aos híbridos. REES (1957) mostrou que isto é verdadeiro, demonstrando que gerações  $F_3$ ,  $F_4$  e  $F_5$  apresentavam sempre menor freqüência média de quiasmas do que aquela de onde provieram. Demonstrou ainda que, em cada geração, havia variabilidade potencial que permitia extrair famílias com alta e com baixa freqüência de quiasmas. Esta segregação gênica que ocorre com a autofecundação, tornando as plantas cada vez mais heterozigóticas e, conseqüentemente, com menor freqüência de quiasmas e esta variabilidade potencial encontrada dentro das populações com poucos ciclos de autofecundação levaram-no a sugerir que a formação de quiasmas é um caráter quantitativo.

No presente trabalho, todas as gerações  $F_2$  apresentaram distribuição normal para freqüência de quiasmas, mostrando valores transgressivos em relação à distribuição da fre

quência de quiasmas das respectivas linhagens parentais. Estes valores transgressivos, que ocorreram tanto no sentido da alta como da baixa frequência de quiasmas, devem ter surgido por recombinação dos genes responsáveis pelo caráter, sendo, portanto, indicadores de caráter poligênico. Apenas na geração  $F_2 - 5824 \times 2$ , os poucos valores transgressivos no sentido da alta frequência de quiasmas não foram responsáveis pelo aumento significativo de variabilidade genética, conforme mostra a Tabela 20.

Na literatura, é citado o trabalho de REES e THOMPSON (1958) em centeio e de DAYAL (1977b) em rabanete, os quais apresentam a distribuição da frequência de quiasmas na geração  $F_2$ . Estes autores não testaram se a frequência de quiasmas apresentava distribuição normal, mas, baseando-se somente na natureza contínua da distribuição da frequência de quiasmas nas poucas plantas por eles analisadas, sugeriram que o caráter fosse poligenicamente controlado.

Desta forma, no presente estudo, a distribuição normal e os valores transgressivos provocando um aumento significativo de variabilidade genética, refletindo a segregação gênica para frequência de quiasmas nos quatro experimentos analisados, são motivos bastante fortes para se sugerir que, em milho, a frequência de quiasmas esteja sob controle poligênico.

Com as médias e variâncias obtidas para cada tratamento envolvido nos quatro experimentos seria possível calcular, pela fórmula de WRIGHT (1921), o número mínimo de genes

envolvidos na determinação da frequência de quiasmas. Todavia, este cálculo não foi feito, pois, para que o emprego desta fórmula tenha sucesso algumas restrições são feitas:

- a) Não deve haver ligação entre os genes em questão;
- b) Um pai deve contribuir com todos os fatores "mais" e o outro com todos os fatores "menos", entre aquilo em que eles diferem;
- c) Todos os genes devem ser igualmente importantes;
- d) O grau de dominância para os fatores "mais" deve ser o mesmo para todos os genes;
- e) Não deve haver interações não-alélicas entre os genes.

Dentre todas estas restrições, só se conhecia que não havia interações não-alélicas entre os genes em questão e que as linhagens parentais não haviam sido selecionadas para alta e baixa frequência de quiasmas. Desta forma, achou-se conveniente não se fazer tais cálculos.

O cálculo do número mínimo de genes envolvidos num caráter pode ser feito convenientemente quando se tem gerações  $F_3$  ou retrocruzamentos, podendo-se, inclusive, avaliar a magnitude das componentes aditiva, dominante e ambiental da variância fenotípica da frequência de quiasmas. Desta forma, análises da frequência de quiasmas nas famílias  $F_3$  dos experi-

mentos analisados poderiam trazer maiores esclarecimentos sobre o controle genético da frequência de quiasmas em milho.

#### 6.2.2. Estabilidade para formação de quiasmas

A análise da variância das variâncias dentro de plantas, apresentada na Tabela 22, mostra que houve diferenças significativas para estabilidade na formação de quiasmas entre linhagens e entre grupos. O coeficiente de variação dentro de plantas, apresentado na Tabela 15, mostra que as linhagens 1, 701 e 78 e os híbridos foram mais estáveis na formação de quiasmas do que as linhagens 2, 5824 e 103 e as gerações  $F_2$ . As Tabelas 8 a 14, contendo a frequência média de quiasmas e o desvio padrão para cada planta analisada, mostram a tendência de haver maior variação entre células em algumas linhagens e gerações  $F_2$  do que nos híbridos. A Figura 13 ilustra este aspecto.

Estes resultados assemelham-se aos encontrados por VILLAMIZAR (1976) que testou, estatisticamente, a estabilidade da formação de quiasmas entre os tratamentos de linhagens e populações, chegando às seguintes conclusões:

- a) As variâncias da frequência de quiasmas entre as células dentro das plantas das linhagens foram maiores do que as variâncias nas populações originais.

b) As variâncias dentro de plantas nas linhagens mostraram maior heterogeneidade do que as variâncias dentro de plantas nas populações originais.

Esta menor estabilidade de alguns genótipos homozigóticos para formação de quiasmas dentro de plantas também foi observada em centeio (REES e THOMPSON, 1956, 1958). Estes resultados parecem indicar que os fatores que causam variação na frequência de quiasmas afetam mais os genótipos homozigóticos do que os heterozigóticos.

REES e THOMPSON (1956) tentaram explicar a base material desta variação na frequência de quiasmas entre microporócitos de uma mesma antera cujos núcleos são geneticamente idênticos. Sugeriram que a variação deveria resultar de diferenças vindas do citoplasma, as quais afetariam a formação de quiasmas. Estas diferenças citoplasmáticas seriam iniciadas por flutuações ambientais locais dentro da antera. Nas anteras, onde o citoplasma fosse mais resistente a mudanças qualitativas, como ocorreria nos heterozigotos, a variação na formação de quiasmas seria menor.

Os trabalhos de VILLAMIZAR (1976) e VILLAMIZAR e AGUIAR (1976), em milho, levaram os autores a sugerir que, sobre a menor estabilidade para formação de quiasmas entre células dentro de plantas autofecundadas, pareciam estar envolvidos os efeitos do grau de terminalização de quiasmas, pois,

observaram que a frequência de quiasmas diminuiu na fase inicial até a fase final da diacinese, enquanto a variância aumentou. Estes mesmos autores consideraram que outra causa que poderia ser responsável por esta variabilidade seria o fato da meiose ser assincrônica em algumas linhagens e, conseqüentemente, os microsporócitos poderiam apresentar diferentes graus de terminalização de quiasmas numa mesma antera. Esta sugestão parece não pode ser aplicada a todas as linhagens analisadas no presente trabalho, pois, as linhagens 2 e 103 tiveram meiose sincrônica e foram bastante instáveis na formação de quiasmas dentro de plantas, conforme se pode observar pelo alto coeficiente da variação dentro de planta (Tabela 15), enquanto a linhagem 78 teve meiose assincrônica, apresentando estabilidade na formação de quiasmas, como se pode verificar pelo baixo valor do coeficiente de variação dentro de planta, desta mesma tabela.

Esta variabilidade entre as linhagens parece refletir diversidade genotípicas quanto às propriedades de estabilidade na formação de quiasmas. Isto é deduzido a partir da composição de knobs das linhagens, pois técnicas de bandejamento empregadas por AGUIAR-PERECIN (1979) revelaram que, por exemplo, a linhagem 78 possui knobs homozigóticos e heterozigóticos, mostrando que deve haver também heterozigose gênica. Neste sentido, REES e THOMPSON (1956) haviam sugerido que o alto grau de estabilidade na formação de quiasmas foi alcançado pela ação da seleção natural que favoreceu as combinações gênicas particularmente heterozigóticas.

Segundo ZARCHI *et alii* (1972), a instabilidade na formação de quiasmas teria implicações biológicas, pois uma planta com baixa variância formaria gametas com um grau uniforme de recombinação, enquanto uma planta com alta variância formaria alguns gametas com pouca recombinação e outros com altos eventos de recombinação. Esta diferença entre os dois tipos de gametas poderia ter valor adaptativo.

### 6.2.3. Homogeneidade na formação de quiasmas

Além da variação da frequência de quiasmas dentro de plantas, os grupos foram também comparados na variação da frequência de quiasmas entre plantas. A Figura 14, apresentando os histogramas e o coeficiente de variação da frequência de quiasmas entre plantas para cada tratamento analisado, mostra que o comportamento dos grupos foi o mesmo da variação dentro de plantas.

O coeficiente de variação nas linhagens oscilou de 1,66% a 6,71%, mostrando que as linhagens foram bastante variáveis na formação de quiasmas entre plantas. Considerando-se que as linhagens haviam sido submetidas a vários ciclos de autofecundação, o seu comportamento deveria ser o mesmo dos híbridos, ou seja, apresentarem grande homogeneidade na formação de quiasmas, uma vez que nestes casos, os genótipos são supostos constantes. No entanto, os resultados indicaram que

os híbridos são mais tamponados contra as variações ambientais, enquanto as linhagens sofrem mais intensamente a ação dos fatores que afetam a formação de quiasmas. Resultados semelhantes foram encontrados em centeio (REES e THOMPSON, 1956), em milho (PANTULU e MANGA, 1972) e em rabanete (DAYAL, 1977a).

REES e THOMPSON (1956) consideraram que esta variação na frequência de quiasmas entre plantas dentro das linhagens e dos híbridos, cujos genótipos são supostos semelhantes, é devida a diferenças não herdáveis. Sugeriram que estas diferenças surgem através de variações nas condições ambientais sob as quais as plantas crescem. No entanto, faz-se notar que no presente trabalho, linhagens crescidas sob as mesmas condições ambientais apresentaram diferenças de homogeneidade na formação de quiasmas entre plantas, fato que também foi comprovado por VILLAMIZAR (1976). Estes resultados deixam o campo aberto para novas investigações.

Nas gerações  $F_2$ , a variação entre plantas é mais fácil de ser explicada, pois, a segregação dos genes responsáveis pela formação de quiasmas leva ao aparecimento de plantas com diferentes frequências de quiasmas. Desta forma, nas gerações  $F_2$ , a variação na frequência de quiasmas entre plantas apresenta um componente herdável.

### 6.3. Irregularidades meióticas

#### 6.3.1. Ocorrência de univalentes

A descrição geral, apresentada na Tabela 23, mostra que nas plantas autofecundadas, linhagens e gerações  $F_2$ , o número de plantas com pares de cromossomos univalentes foi maior que nos híbridos. É interessante considerar que nas quatro gerações  $F_2$  analisadas houve ocorrência de univalentes, enquanto as linhagens, que há haviam sido submetidas a vários ciclos de autofecundação, nem todas apresentaram esta anormalidade.

O grande número de plantas com pares de univalentes nas gerações  $F_2$  deve ter ocorrido por segregação dos genes responsáveis pela redução na frequência de quiasmas. Em algumas plantas, a autofecundação colocaria alguns destes genes em homozigose, impedindo a formação de quiasmas em alguns cromossomos, surgindo, então, os univalentes em algumas células. Esta sugestão é baseada no fato de que em célula com pares de univalentes a frequência de quiasmas foi menor e não se observou assínapse, a qual poderia provocar o aparecimento de tal anormalidade. Esta mesma explicação é válida para linhagens, onde algumas delas fixariam os genes que reduziriam a frequência de quiasmas, passando, então, a apresentar sempre alguns pares de univalentes, enquanto outras fixariam os genes que aumentariam a frequência de quiasmas, deixando, portanto, de apresentar tal anormalidade. Nos híbridos, a heterozigose de

tais genes provocando aumento na frequência de quiasmas não permitiria o aparecimento de univalentes.

É de grande interesse considerar a frequência de univalentes nas populações autofecundadas, pois, alguns trabalhos mostraram que o número de pares de cromossomos univalentes esteve negativamente correlacionado com fertilidade e vigor (MÜNTZING e AKDIK, 1948; GALE e REES, 1970; ZARCHI *et alii*, 1972). Esta correlação ocorre porque, em muitos casos, os univalentes não passam por disjunção regular, como é mostrado nas Figuras 10, 11 e 12, e, como consequência, são formados gametas com número não balanceado de cromossomos, resultando em aborto de pólen e baixa fertilidade.

Os trabalhos de MÜNTZING e AKDIK (1948), ZARCHI *et alii* (1972) e VILLAMIZAR (1976) mostraram uma correlação negativa entre frequência de quiasmas e frequência de pares de univalentes. Desta forma, uma baixa frequência de quiasmas levaria ao aparecimento de pares de univalentes que, por sua vez, provocariam esterilidade. Esta correlação entre frequência de quiasmas, univalentes e esterilidade adquire grande importância quando se considera a curva de distribuição normal para frequência de quiasmas nas gerações  $F_2$ , onde há plantas com alta e com baixa frequência de quiasmas. Considerando-se estas correlações, as plantas com alta frequência de quiasmas poderiam dar origem a linhagens férteis, enquanto as plantas com baixa frequência de quiasmas poderiam não produzir boas

linhagens. Desta forma, pesquisas visando correlacionar o comportamento meiótico com o vigor e a fertilidade poderiam ser de grande valor no início de programas de obtenção de linhagens.

### 6.3.2. Outras irregularidades meióticas

Durante as análises citológicas, verificou-se que, na geração  $F_2 - 78 \times 2$ , algumas plantas apresentavam anormalidades meióticas. Dentre elas, destacaram-se: células binucleadas, células gigantes, falta de divisão meiótica e falta de emparelhamento em algumas regiões cromossômicas.

Uma observação minuciosa das células binucleadas (Figura 3), encontradas em algumas plantas, levou a sugerir que, possivelmente, tais células teriam se originado por falta de formação da parede nas divisões premeióticas, conforme descreveu JOHNSSON (1944), para a origem de tais células em *Alopecurus myosuroides*.

Apesar de uma única planta ter apresentado algumas células com falta de emparelhamento em algumas regiões cromossômicas (Figura 5), foram feitas tentativas no sentido de descobrir se o fenômeno era assinapse ou dessinapse. Os resultados pareceram indicar que se tratava do dessinapse, pois a falta de emparelhamento dos cromossomos só foi observada nas fases finais do paquíteno. Contudo, estudos mais detalhados,

semelhantes aos realizados por MAGUIRE (1978), poderiam esclarecer melhor o assunto.

Células binucleadas, células gigantes e assina<sup>se</sup> são anormalidades freqüentemente citadas na citologia de populações autofecundadas, porém, nunca se fez comentário algum a respeito da falta de divisão meiôtica (Figura 6), observada em inúmeras células de diversas plantas. A observação de tais células sugeriu que houvesse algum gene, possivelmente do tipo do gene ameiótico, inibindo alguma fase inicial do processo meiótico, pois os cromossomos se encontravam bastante descondensados e envoltos pela membrana nuclear, pulverizando-se posteriormente.

#### 6.4. Relação entre knobs e freqüência de quiasmas

A análise da variância para a freqüência de quiasmas (Tabela 21) mostra que há diferença significativa entre os tratamentos. Uma das causas para esta diferença pode ser a diferente composição de knobs entre as raças empregadas (Tabela 24).

Para linhagens não pareceu haver correlação alguma entre a freqüência de quiasmas e composição de knobs, enquanto para híbridos e gerações  $F_2$ , uma alta freqüência de quiasmas pareceu estar correlacionada com um maior número de posições de knobs. Um maior número de posição de knobs, quem sa-

be, poderia colocar mais knobs em homozigose, afetando menos a ocorrência de quiasmas.

De qualquer forma, esta correlação positiva entre knobs e frequência de quiasmas encontrada, neste estudo preliminar, é muito interessante e merece ser melhor pesquisada, pois, não está de acordo com os resultados descritos na literatura, onde, quer as conclusões tenham sido tiradas a partir de trabalhos realizados de forma direta (GUPTA e JAIN, 1971 e CHANG e KIKUDOME, 1971 e 1974), quer de forma indireta (BROWN, 1949; BLUMENSCHHEIN, 1964 e MOLL, 1972), foram sempre no sentido de que os knobs reduziriam a frequência de quiasmas. No entanto, faz-se notar que trabalhos recentes, realizados em diversas espécies animais, têm demonstrado que um aumento no número de blocos heterocromáticos provocou um aumento na frequência de quiasmas (SHAW, 1971; JOHN, 1973; FONTANA e VICKERY, 1974).

## 7. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos nas análises da frequência de quiasmas realizadas nas linhagens, híbridos e gerações  $F_2$  permitiram as seguintes deduções:

1) As diferenças estatísticas observadas entre os tratamentos refletem controle genotípico para frequência de quiasmas. É possível, contudo, que os knobs também estejam contribuindo para estas diferenças.

2) A frequência média de quiasmas foi menor e mais variável nas linhagens do que nos híbridos e gerações  $F_2$ .

3) Todos os híbridos apresentaram heterose para frequência de quiasmas, a qual não foi devida a interações não-alélicas.

4) Nas gerações  $F_2$ , a frequência média de quiasmas foi sempre inferior à dos híbridos que lhes deram origem, refletindo a menor heterozigosidade de tais plantas.

5) Todas as gerações  $F_2$  apresentaram distribuição normal para frequência de quiasmas, mostrando valores transgressivos em relação à distribuição das respectivas linhagens parentais. Estes valores transgressivos refletem segregação gênica para frequência de quiasmas, sendo portanto, indicadores de caráter poligênico.

6) Houve menos variação na frequência de quiasmas entre e dentro de plantas nos híbridos do que nas plantas autofecundadas, sugerindo que os genótipos heterozigóticos são mais estáveis na formação de quiasmas. Nas gerações  $F_2$ , a variação entre plantas inclui um componente herdável.

7) Linhagens com o mesmo número de ciclos de autofecundação diferiram em estabilidade na formação de quiasmas, sugerindo diversidades genotípicas entre elas. Isto é assumido baseando-se no fato de que em algumas linhagens, como a linhagem 78, existem knobs homozigóticos e heterozigóticos, devendo haver também heterozigose gênica.

8) Pares de univalentes foram freqüentes nas gerações  $F_2$  e em algumas linhagens, sugerindo que a autofecundação provocou homozigose nos genes que reduzem a frequência de quiasmas, promovendo o aparecimento de tal anormalidade. Quando a fre-

quência de univalentes era alta, observaram-se micronúcleos nas díades, como resultado da ascensão irregular dos cromossomos para os pólos.

9) Na geração  $F_2$  - 78 x 2, além de pares de univalentes, outras irregularidades meióticas, como: falta de emparelhamento de algumas regiões cromossômicas, células binucleadas, células gigantes e falta de divisão celular foram observadas.

10) Nas linhagens, os resultados obtidos não sugerem nenhuma correlação entre knobs e frequência de quiasmas, enquanto nos híbridos e gerações  $F_2$  uma alta frequência de knobs pareceu estar correlacionada com uma alta frequência de quiasmas.

## 8. SUMMARY

This work was carried out to compare the chiasma frequency in maize inbred lines, their respective hybrids and  $F_2$  generations from different origins in order to verify if the data obtained could be interpreted as polygenic inheritance.

The chiasmata frequency was also compared to the position number of knobs, as the races studied differed among themselves for this proper character.

The statistical differences found between the treatments show a genotypic control for the chiasmata frequency. It is possible, however, that the knobs contribute to this difference because in the hybrids and  $F_2$  generations there seemed to be a positive correlation between the knobs and

chiasmata frequency.

The chiasmata frequency average was smaller and more variable in the lines and higher and less variable in the hybrids. In the  $F_2$  generations the chiasmata frequency was lower than that of the hybrids which originated it.

The chiasmata frequency variation between and within the plants was greater in the inbred plants than in the hybrids.

All the  $F_2$  analysed generations presented a normal distribution chiasmata frequency, showing transgressive values comparing to the parents lines distribution. This transgressive values show genic segregation for the chiasmata frequency, and so being indicators of poligenic character.

Meiotic irregularities as: pairs of univalents chromosomes, binucleated cells, giant cells, asynapsis and lack of cell division were observed in some inbred plants.

## 9. LITERATURA CITADA

- AGUIAR-PERECIN, M.L.R. de, 1979. Estudo dos cromossomos somáticos de milho (*Zea mays* L.) e de suas regiões heterocromáticas. Tese de Livre-Docência, ESALQ/USP, Piracicaba, 138 p.
- BAKER, W.K., 1958. Crossing-over in heterocromatin. Amer. Nat., 92:59-60.
- BARTON, D.W., 1951. Localized chiasmata in the differentiated chromosomes of the tomato. Genetics, 36:374-381.
- BEADLE, G.W., 1930. Genetical and cytological studies of Mendelian asynapsis in *Zea mays*. Cornell Univ. Exp. Sta., 129:1-23.

- 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. 3a. Ed. New York, John Wiley & Sons, Inc., 724 p.
- BLUMENSCHHEIN, A., 1964. Identification of chromosome segments that contribute to the specificity of racial characteristics in maize. Raleigh, North Carolina, USA, North Carolina State University, 153 p. (Ph.D. thesis).
- BROWN, W.L., 1949. Numbers and distribution of chromosome knobs in United States maize. Genetics, 34:524-536.
- BROWN, S.W. e D. ZOHARY, 1955. The relationship of chiasmata and crossing-over in *Lilium formosanum*. Genetics, 40:850-873.
- BUTNARU, G., 1974. The influence on meiotic division in *Zea mays* L. . Pl. Breed. Abstr., 44:486 p. (Abstr.).
- CARRANO, A.V. e S. WOLFF, 1975. Distribution of sister chromatid exchanges in the euchromatin and heterochromatin of the Indian Muntjac. Chromosoma, 53:361-369.

- CHANG, C.C. e G.Y. KIKUDOME, 1971. Is the effect of the B-chromosomes on recombination primarily an additive one? Maize Genet. Coop. News Lett., 45:134-136.
- CHANG, C.C. e G.Y. KIKUDOME, 1974. The interaction of knobs and B-chromosomes of maize in determining the level of recombination. Genetics, 77:45-54.
- CLARK, F.J., 1942. Cytological and genetic studies of sterility in inbred and hybrid maize. Conn. Exp. Stat., 465:704-726.
- DAYAL, N., 1977a. Cytogenetical studies in the inbred lines of radish (*Raphanus sativus* L. var. *radicola* Pers.) and their hybrids. I. Chiasma frequency. Citologia, 42:29-35.
- DAYAL, N., 1977b. Cytogenetical studies in the inbred lines of radish (*Raphanus sativus* L. var. *radicola* Pers.) and their hybrids. II. Genetic regulation of chiasma frequency. Cytologia, 42:273-278.
- DARLINGTON, C.D., 1939. Evolution of genetic systems. Edinburgh: Oliver and Boyd
- FONTANA, P.G. e V.R. VICKERY, 1974. Heterochromatin content and chiasma distribution in the megameric chromosomes of *Stethophyma gracile* and *S. lineatum* (Orthoptera: Acrididae). Chromosoma, 46:375-395.

- FOX, D.P., K.C. CARTER e G.M. HEWITT, 1973. Giemsa banding and chiasma distribution in the desert *Locust*. Heredity, 31: 272-276.
- GALE, M.D. e H. REES, 1970. Genes controlling chiasma frequency in *Herdeum*. Heredity, 25:393-410.
- 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 gilies. El Aliso, 3:35-49.
- GRANT, V., 1958. The regulation of recombination in plants. Cold Spring Harbor Symp. on Quant. Biol., 23:337-363.

- GUPTA, D. e H.K. JAIN, 1971. Effect of knobs on chiasma number in a cell. Maize Genet. Coop. News Letter, 45:52.
- HENDERSON, S.A., 1969. Chromosome pairing, chiasmata and crossing-over. In: 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, 15:212-230.
- HEWITT, G.M., 1965. Population cytology of British grasshoppers. II. Annual variation in chiasma frequency. Chromosoma, 16: 579-600.
- HSU, T.C. e S. PATHAK, 1976. Differential rates of sister chromatid exchanges between euchromatin and heterochromatin. Chromosoma, 58:269-273.
- JOHN, B., 1973. The cytogenetic systems of Grasshoppers and locusts. II. The origin and evolution of supernumerary segments. Chromosoma, 44:123-146.
- JOHNSSON, H., 1944. Meiotic aberrations and sterility in *Alopecurus myosuroides* Huds.. Hereditas, 30:469-566.

- KLASTERSKA, I., A.T. NATARAJAN e C. RAMEL, 1974. Heterochromatin distribution and chiasma localization in the grasshopper *Bryodemis tuberculata* (Fabr.) (Acrididae). Chromosoma, 44: 393-404.
- LAMM, R., 1936. Cytological studies on inbred rye. Hereditas, 22:217-240.
- LAW, C.N., 1961. Recombination in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Nature, 191:1180-1181.
- LAWRENCE, M.J., 1963. Control of crossing-over in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Heredity, 18:27-46.
- MAGUIRE, M.P., 1961. Pachytene pairing failure in corn in two inbred lines and their hybrid. Genetics, 46:135-142.
- MAGUIRE, M.P., 1978. Evidence for separate genetic control of crossing-over and chiasma maintenance in maize. Chromosoma, 65:173-183.
- McCLINTOCK, B., 1930. A cytological demonstration of the location of an interchange between two non-homologous chromosomes of *Zea mays*. Genetics, 16:791-796.
- MILLER, O.L., 1963. Cytological studies on asynaptic maize. Genetics, 48(II):1445-1466.

- MOLL, R.H., W.D. HANSON, C.S. LEVINGS e Y. OHTA, 1972.  
Associations between chromosomal knobs of *Zea mays* L. and agronomic performance. Crop Sci., 12:585-589.
- MORRIS, R. e M.H. ISIKAN, 1964. Cytological studies on inbred lines of maize. Can. J. Genet. Cytol., 6:508-515.
- MÜNTZING, A. e S. AKIDIK, 1948. Cytological disturbances in the first inbred generations of rye. Hereditas, 34:485-509.
- NATARAJAN, A.T. e I. KLASTERSKÁ, 1975. Heterochromatin and sister chromatid exchanges in the chromosomes of *Microtus agrestis*. Hereditas, 79:150-154.
- PANDEY, K.K., 1972. Origin of genetic variation: Regulation of genetic recombination in the higher organisms - a Theory. Theor. Appl. Genet., 42:250-261.
- PANTULU, J.V. e V. MANGA, 1972. Cytology of inbreds and F<sub>1</sub> hybrids of Pearl millet. Theor. Appl. Genet. 42:69-74.
- PARKER, J.S., 1975. Chromosome-specific control of chiasma formation. Chromosoma, 49:391-406.
- PEACOCK, W.J., 1970. Replication, recombination and chiasmata in *Goniaea australasiae* (Orthoptera: Acrididae). Genetics, 65:593-617.

- PIMENTEL GOMES, F., 1968. Iniciação à Estatística. 2a. Ed., São Paulo, Nobel, 205 p.
- PIMENTEL GOMES, F., 1977. Curso de Estatística Experimental. 7a. Ed., São Paulo, Nobel, 430 p.
- REES, H., 1955. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. Inbred lines. Heredity, 9:93-116.
- REES, H., 1957. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IV. The origin of new variation. Heredity, 11:185-193.
- REES, H. e B. THOMPSON, 1956. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes. Heredity, 10:409-424.
- REES, H. e J.B. THOMSON, 1958. Genotypic control of chromosome behaviour in rye. V. The distribution pattern of chiasmata between pollen mother cells. Heredity, 12:101-111.
- ROBERTS, P.A., 1965. Difference in the behaviour of eu- and heterochromatin: crossing-over. Nature, 205:725-726.
- SAX, K., 1935. Variation in chiasma frequencies in *Secale*, *Vicia* and *Tradescantia*. Cytologia, 6:289-293.

- SHAW, D.D., 1971. The supernumerary segment system of *Stethophyma*.  
II. Heterochromatin polymorphism and chiasma formation.  
Chromosoma, 34:19-39.
- SHAW, D.D., 1974. Genetic and environmental components of  
chiasma control. III. Genetic analysis of chiasma frequency  
variation in two selected lines of *Schistocerca gregaria*  
Forsk. Chromosoma, 46:365-374.
- SOOST, R.K., 1951. Comparative cytology and genetics of  
asynaptic mutants in *Lycopersicon esculentum* MILL. Genetics,  
36:410-434.
- SPIEGEL, M.R., 1977. Estatística. 10a. Ed. McGraw-Hill do  
Brasil, 580 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*, *Sitaniun* and *Agropyron*. Am. V. Botany, 33:338-351.
- STEEL, R.G.D. e J.H. TORRIE, 1960. Principles and Procedures  
of Statistics. New York. MacGraw-Hill Book Company, Inc.,  
481 p.

- VED BRAT, S., 1965. Genetic system in *Allium*. III. Meiosis and breeding systems. Heredity, 20:325-339.
- VILLAMIZAR, N.R., 1976. Estudo comparativo da frequência de quiasmas em microsporócitos, em diversas variedades e linhagens autofecundadas de milho (*Zea mays*, L.). Dissertação de mestrado. ESALQ, Piracicaba, 74 p.
- VILLAMIZAR, N.R. e M.L.R. de AGUIAR, 1976. Frequência de quiasmas nos microsporócitos de algumas variedades e linhagens com diversos ciclos de autofecundação em milho. Anais da XI Reunião de milho e sorgo, pag. 141-149.
- WRIGHT, S., 1921. Systems of mating. Genetics, 6:11 -178.
- ZARCHI, Y., G. SIMCHEM, J. HILLEL e T. SCHAAP, 1972. Chiasmata and the breeding system in wild populations of diploid wheats. Chromosoma, 38:77-94.
- ZECEVIC, L.M., 1960. Citogeneticko ispitivanje inbridnih linija kukuruza (*Zea mays*, L.). I. Frevencija hijazmi u diplotenu. (Cytogenetic study of inbred lines of maize. I. Chiasma frequency at diplotene). Zborn. Rad. Biol. Inst., 4:1-32.
- ZECEVIC, L.M., 1962. Citogeneticko ispitivanje inbridnih linija kukuruza (*Zea mays*, L.). II. Frekvencija hijazmi u dijakinezi (Cytogenetic study of inbred lines of maize. II. Chiasma frequency at diakinesis). Zborn. Rad. Biol. Inst., 5:1-43.

A P Ê N D I C E 1

Significado da simbologia empregada nas análises da variância da frequência de quiasmas em microsporócitos de milho.

F.V. = fonte de variação

G.L. = número de graus de liberdade

Q.M. = quadrado médio

E(QM) = esperança do quadrado médio

$Q_1$  = quadrado médio total

$Q_2$  = quadrado médio das linhagens

$Q_3$  = quadrado médio da heterose

$Q_4$  = quadrado médio do desvio

$Q_5$  = quadrado médio do resíduo

T = número de tratamentos

P = número de linhagens

F = número de híbridos

$G$  = número de gerações  $F_2$

$J$  = número de grupos

$R$  = número de células por planta

$N$  = número de plantas = 11,68 , calculado de acordo com STEEL e TORRIE (1960), para números diferentes de observações em cada amostra.

$N_i$  = número de plantas dentro do tratamento  $i$

$\sigma_d^2$  = variância entre células dentro de plantas

$\sigma_p^2$  = variância entre plantas

$K_t^2$  = variância do efeito fixo de tratamento

$K_p^2$  = variância do efeito fixo de linhagem

$K_f^2$  = variância do efeito fixo de híbrido

$K_g^2$  = variância do efeito fixo de geração  $F_2$

$K_j^2$  = variância do efeito fixo de grupo

Tabela 6. Análise da variância da frequência de quiasmas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , da linhagem 2, com plantas colhidas no campo e em casa de vegetação.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Tratamento	1	0,0034 n.s.
Entre plantas	13	0,0752 n.s.
Dentro de plantas	285	0,0304

n.s. Não significativo pelo teste F

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 7. Análise da variância para frequência de quiasmas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , do híbrido 701 x 103 colhido em duas épocas (janeiro e maio) e dois locais (Campinas e Piracicaba).

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Tratamento	2	0,2194 n.s.
Entre plantas	27	0,0723 n.s.
Dentro de plantas	570	0,0223

n.s. Não significativo pelo teste F

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 8. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiasmas dos dados originais, em microsporócitos de três plantas da linhagem 1 e dez plantas das linhagens 2 e 78.

LINHAGEM 1

Planta	1	2	3
$\bar{X}$	19,75	19,10	19,40
s	1,293	1,334	1,231

LINHAGEM 2

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	17,10	18,40	17,95	20,15	19,10	20,20	18,75	19,25	19,75	18,30
s	1,252	1,314	1,146	1,226	0,852	1,609	1,164	1,333	1,888	0,979

LINHAGEM 78

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	18,10	19,60	18,35	18,50	19,10	17,90	18,75	18,65	18,10	18,60
s	1,165	1,046	1,137	1,051	1,294	1,021	0,966	0,813	0,852	1,046

Tabela 9. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiemas dos dados originais, em microsporófitos de dez plantas das linhagens 5824, 103 e 701.

LINHAGEM 5824

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	16,30	17,10	19,10	18,20	19,10	17,70	19,65	17,60	16,85	19,75
s	1,455	1,209	1,553	1,056	1,744	1,625	1,725	1,273	1,424	1,293

LINHAGEM 103

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	16,15	18,00	16,25	17,00	17,00	17,35	16,45	15,30	16,75	14,90
s	1,226	1,169	1,832	1,338	1,026	1,755	1,986	1,342	1,743	1,586

LINHAGEM 701

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	19,85	19,20	19,00	19,00	18,40	18,35	18,25	19,10	18,20	18,80
s	0,813	1,240	1,257	1,076	1,142	1,137	1,482	1,294	1,473	1,322

Tabela 10. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiemas dos dados originais, em microsporófitos de dez plantas dos híbridos  $F_1 - 78 \times 2$ ,  $F_1 - 78 \times 1$ ,  $F_1 - 5824 \times 2$  e  $F_1 - 701 \times 103$ .

$F_1 - 78 \times 2$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	20,00	19,10	20,45	19,80	20,00	19,05	19,95	19,75	19,30	20,55
s	1,026	0,852	0,887	0,768	1,026	0,999	1,191	0,966	0,979	0,944

$F_1 - 78 \times 1$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	20,15	20,15	20,85	19,85	20,00	20,50	20,45	19,65	19,15	19,85
s	1,814	1,182	1,182	0,745	1,076	1,147	1,099	1,226	1,387	1,039

$F_1 - 5824 \times 2$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	20,25	20,00	19,85	20,35	20,90	20,90	21,40	21,10	20,45	19,75
s	1,118	1,256	1,089	1,348	1,071	1,165	1,187	1,071	1,276	1,118

$F_1 - 701 \times 103$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$\bar{X}$	19,50	19,10	19,25	18,75	19,40	19,60	19,00	19,20	19,65	19,75
s	1,192	1,447	1,019	1,371	1,095	1,046	0,918	1,281	1,039	0,966

Tabela 11. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiambas dos dados originais, em microsporófitos de quarenta e três plantas da geração  $F_2 - 78 \times 1$ .

$F_2 - 78 \times 1$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
$\bar{X}$	19,10	19,80	17,90	19,15	19,50	20,80	19,45	20,45	17,00	17,85	19,15
s	1,518	1,735	1,252	1,309	1,235	1,508	1,191	0,944	1,214	1,531	1,785

Planta	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
$\bar{X}$	20,60	19,85	19,00	20,30	20,65	20,15	18,20	19,15	19,60	20,40	18,70
s	1,698	1,843	1,414	1,490	1,309	1,309	2,215	1,755	1,273	1,353	1,689

Planta	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
$\bar{X}$	18,80	18,35	16,70	19,30	18,80	21,20	18,85	22,00	18,25	17,40	20,10
s	1,436	1,531	1,719	1,525	1,542	1,436	1,387	1,256	1,332	1,314	1,553

Planta	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
$\bar{X}$	21,65	19,00	19,20	18,30	20,00	19,00	18,20	19,35	21,00	21,00
s	1,387	1,487	1,399	1,031	1,589	1,298	1,322	1,039	1,214	1,717

Tabela 12. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiemas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração  $F_2 - 78 \times 2$ .

$F_2 - 78 \times 2$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
$\bar{X}$	20,25	20,45	18,50	16,70	19,85	16,40	18,40	20,65	21,75	19,30	18,55
s	0,910	1,050	1,357	1,380	1,348	2,565	0,883	1,182	1,019	1,218	1,317

Planta	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
$\bar{X}$	19,80	18,45	20,55	17,45	18,50	19,10	19,65	19,20	19,00	19,70	19,05
s	1,056	1,146	0,826	0,944	1,235	1,651	1,496	1,795	1,556	1,809	1,503

Planta	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
$\bar{X}$	20,35	18,15	18,55	20,30	18,85	20,80	20,35	21,05	20,70	20,15	18,85
s	1,089	1,424	1,317	1,719	0,745	1,576	1,694	1,356	0,923	1,039	1,309

Planta	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
$\bar{X}$	19,65	19,75	19,70	18,60	17,50	16,60	20,00	19,75	19,10	19,20
s	1,496	1,552	1,625	1,095	1,000	1,187	1,487	1,446	1,714	1,361

Tabela 13. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiemas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração  $F_2 - 5824 \times 2$ .

$F_2 - 5824 \times 2$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
$\bar{X}$	20,45	18,75	19,50	18,90	19,80	18,60	19,15	18,80	18,10	19,50	19,10
s	1,050	1,293	1,357	1,372	1,673	1,314	1,387	1,542	1,447	1,733	1,334

Planta	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
$\bar{X}$	19,20	21,20	19,25	19,20	19,10	19,15	19,10	20,10	20,50	20,25	19,10
s	1,056	1,436	1,118	1,824	1,252	1,565	1,334	1,373	0,946	1,164	1,209

Planta	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
$\bar{X}$	17,60	20,80	19,75	19,95	17,95	19,80	19,15	18,00	20,35	18,65	20,60
s	1,272	1,281	1,164	1,394	1,050	1,609	1,565	1,076	1,424	1,039	1,667

Planta	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
$\bar{X}$	20,10	19,80	20,20	20,10	19,60	18,75	19,00	18,95	20,60	19,60
s	1,119	1,196	1,240	1,373	1,046	1,164	1,338	1,191	1,353	1,273

Tabela 14. Média ( $\bar{X}$ ) e desvio padrão (s) da frequência de quiasmas dos dados originais, em microsporócitos de quarenta e três plantas da geração  $F_2 - 701 \times 103$ .

$F_2 - 701 \times 103$

Planta	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
$\bar{X}$	18,70	18,90	18,50	19,10	19,00	20,75	17,60	19,50	18,70	19,85	17,95
s	1,380	1,518	0,946	1,586	1,124	1,069	1,046	1,100	1,559	1,182	1,637

Planta	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
$\bar{X}$	19,80	19,65	19,50	19,85	18,95	20,10	20,40	18,70	18,50	19,10	16,90
s	1,281	1,226	1,051	1,268	1,605	1,209	1,188	1,593	1,192	1,209	1,071

Planta	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
$\bar{X}$	20,35	18,15	16,00	18,35	15,60	20,00	16,60	17,30	17,85	19,10	17,10
s	1,268	1,565	2,052	1,348	1,231	1,556	1,314	0,864	1,089	1,552	1,029

Planta	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
$\bar{X}$	17,50	16,50	19,45	19,50	19,65	18,40	18,60	19,00	18,25	17,00
s	1,433	1,147	1,317	1,100	1,182	1,314	1,188	1,522	1,293	1,076

Tabela 15. Média ( $\bar{X}$ ) e coeficiente de variação (C.V.), entre e dentro de plantas, da frequência de quismas dos dados originais, nas linhagens, híbridos e gerações  $F_2$ .

Tratamentos	$\bar{X}$ (a)	C.V.(%) entre plantas	C.V. (%) dentro de plantas
Linhagem 1	19,42 a <sup>(1)</sup>	1,67	6,65
Linhagem 2	18,89 a b	5,27	8,41
Linhagem 701	18,82 a b	2,78	6,94
Linhagem 78	18,56 a b	2,74	6,09
Linhagem 5824	18,13 b	6,71	10,09
Linhagem 103	16,51 c	5,61	10,51
$F_1$ - 5824 x 2	20,49 a <sup>(2)</sup>	2,73	6,16
$F_1$ - 78 x 1	20,06 a b	2,39	6,35
$F_1$ - 78 x 2	19,79 a b	2,60	5,39
$F_1$ - 701 x 103	19,32 b	1,64	6,02
$F_2$ - 5824 x 2	19,44 a <sup>(2)</sup>	4,17	7,82
$F_2$ - 78 x 1	19,38 a b	6,19	9,57
$F_2$ - 78 x 2	19,28 a b	6,22	9,28
$F_2$ - 701 x 103	19,63 b	6,44	9,37

(a) Médias seguidas pela mesma letra não diferem, significativamente, entre si, pelo teste de Tukey ao nível:

(1) - 1% de probabilidade

(2) - 5% de probabilidade

Tabela 16. Análise da variância para heterose e epistase no experimento I.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Total	3	1,1255
Linhagens	1	0,3629 *
Heterose	1	0,7465 **
Desvio	1	0,0160 n.s.
Resíduo/11,68	251	0,0822
$\mu = 18,9640$	$h = 1,0420$	$h\% = 5,4946$

n.s. Não significativo pelo teste F.

\* Significativo pelo teste F (P = 5%)

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%)

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 17. Análise da variância para heterose e epistase no experimento II.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Total	3	0,8403
Linhagens	1	0,0545 n.s.
Heterose	1	0,7855 **
Desvio	1	0,0003 n.s.
Resíduo/11,68	251	0,0822
$\mu = 18,7339$	$h = 1,0689$	$h\% = 5,7057$

n.s. Não significativo pelo teste F.

\* Significativo pelo teste F (P = 5%)

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%)

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 18. Análise da variância para heterose e epistase no experimento III.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Total	3	2,9567
Linhagens	1	0,2888 n.s.
Heterose	1	2,6652 **
Desvio	1	0,0027 n.s.
Resíduo/11,68	251	0,0822
$\mu = 18,5039$	$h = 1,9689$	$h\% = 10,6405$

n.s. Não significativo pelo teste F.

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%)

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 19. Análise da variância para heterose e epistase no experimento IV.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Total	3	4,6017
Linhagens	1	2,6450 **
Heterose	1	1,9420 **
Desvio	1	0,0146 n.s.
Resíduo/11,68	251	0,0822
$\mu = 17,6907$	$h = 1,6807$	$h\% = 9,5005$

n.s. Não significativo pelo teste F.

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%)

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 20. Variabilidade genética adicional nas quatro gerações  $F_2$  analisadas.

Origem da geração $F_2$	$\sigma_{F_2}^2$	$\bar{\sigma}^2$	$F = \sigma_{F_2}^2 / \bar{\sigma}^2$
5824 x 2	0,6579	0,9282	0,7090 n.s.
78 x 2	1,4367	0,5048	2,8460 **
78 x 1	1,4381	0,2304	6,2418 **
701 x 103	1,4410	0,4104	3,5110 **

n.s. Não significativo pelo teste F.

\*\* Significativo pelo teste F(P = 1%).

Tabela 21. Análise da variância da frequência de quiassas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , nas linhagens, híbridos e gerações F<sub>2</sub>.

F.V. (a)	G.L.	Q.M.
Tratamentos	13	6,1983 **
Linhagens	5	2,7085 **
Híbridos	3	0,8689 *
Gerações F <sub>2</sub>	3	5,8409 **
Entre grupos	2	23,4531 **
Entre plantas	251	0,2837 **
Dentro de plantas	5035	0,0149

\* Significativo pelo teste F (P = 5%).

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%).

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 22. Análise da variância das variâncias dentro de plantas transformadas em  $\log(\sigma^2 + 1,0)$ , da frequência de quiasmas dos dados transformados em  $\sqrt{x}$ , nas linhagens, híbridos e gerações  $F_2$ .

F.V. (a)	G.L.	Q.M. ( $\times 10^{-3}$ )
Tratamentos	13	0,086 **
Linhagens	5	0,096 **
Híbridos	3	0,015 n.s.
Gerações $F_2$	3	0,041 n.s.
Entre grupos	2	0,232 **
Resíduo	251	0,021

n.s. Não significativo pelo teste F.

\*\* Significativo pelo teste F (P = 1%).

(a) O significado da simbologia encontra-se no Apêndice 1.

Tabela 23. Número (N) de plantas e células com pares de cromossomos univalentes nas linhagens, híbridos e gerações F<sub>2</sub> analisadas.

Tratamento	Frequência de quiemasas analisadas	Número de plantas analisadas		Plantas com univalentes		Número de células analisadas	Células com um par de univalentes		Células com dois pares de univalentes		Células com mais de dois pares de univ.	
		N	%	N	%		N	%	N	%	N	%
L <sub>1</sub>	19,417	3	2	66,66	60	4	6,67	-	-	-	-	-
L <sub>2</sub>	18,895	10	3	30,00	200	5	2,50	-	-	-	-	-
L <sub>78</sub>	18,565	10	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-
L <sub>5824</sub>	18,135	10	5	50,00	200	11	5,50	3	1,50	-	-	-
L <sub>701</sub>	18,815	10	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-
L <sub>103</sub>	16,515	10	6	60,00	200	23	11,50	7	3,50	-	-	-
F <sub>1</sub> - 78 x 2	19,795	10	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-
F <sub>1</sub> - 78 x 1	20,060	10	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-
F <sub>1</sub> - 5824 x 2	20,495	10	-	-	200	-	-	-	-	-	-	-
F <sub>1</sub> - 701 x 103	19,320	10	1	10,00	200	1	0,50	-	-	-	-	-
F <sub>2</sub> - 78 x 2	19,284	43	11	25,58	860	25	2,91	2	0,23	1	0,12	-
F <sub>2</sub> - 78 x 1	19,377	43	15	34,88	860	37	4,30	5	0,58	1	0,12	-
F <sub>2</sub> - 5824 x 2	19,444	43	7	16,28	860	10	1,16	1	0,12	-	-	-
F <sub>2</sub> - 701 x 103	18,634	43	16	37,21	860	48	5,58	2	0,23	-	-	-

Tabela 24. Relação entre knobs e frequência de quiâsmas.

Tratamento	Freqüência de knobs	Discriminação	Freqüência de quiâsmas
Linhagem 1	***	grandes	19,417
Linhagem 2	***	grandes e pequenos	18,895
Linhagem 78	*	pequenos	18,565
Linhagem 5824	**	pequenos	18,135
Linhagem 103	**	pequenos	18,815
Linhagem 701	**	pequenos	16,515
$F_1$ - 5824 x 2	(a)		20,495
$F_1$ - 78 x 1			20,060
$F_1$ - 78 x 2			19,795
$F_1$ - 701 x 103			19,320
$F_2$ - 5824 x 2	(a)		19,444
$F_2$ - 78 x 1			19,377
$F_2$ - 78 x 2			19,284
$F_2$ - 701 x 103			18,634

\* Baixa frequência de knobs (AGUIAR-PERECIN, 1979).

\*\* Frequência de knobs intermediária à das linhagens 1 e 2 e à da linhagem 78 (observações preliminares).

\*\*\* Alta frequência de knobs (AGUIAR-PERECIN, 1979).

(a) Os híbridos e gerações  $F_2$  foram colocados na ordem decrescente para o possível número de posições de knobs.