

VINÍCIUS COSTA ALMEIDA

**ANÁLISE DE MÉDIA DE GERAÇÕES PARA CARACTERES DE RAIZ E
ÍNDICES DE EFICIÊNCIA DE NITROGÊNIO EM MILHO-PIPOCA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

A447a
2016
Almeida, Vinícius Costa, 1991-
Análise de médias de gerações para caracteres de raiz e
índices de eficiência de nitrogênio em milho-pipoca / Vinícius
Costa Almeida. – Viçosa, MG, 2016.
vii, 23f. : il. ; 29 cm.

Orientador: José Marcelo Soriano Viana.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.13-18.

1. Milho de pipoca. 2. Raízes (Botânica) - Morfologia.
3. Genética quantitativa. 4. Milho - Efeito do nitrogênio.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Geral. Programa de Pós-graduação em Genética e
Melhoramento. II. Título.

CDD 22. ed. 635.677

Vinícius Costa Almeida

Análise de média de gerações para caracteres de raiz e índices de eficiência de nitrogênio em milho-pipoca

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 20 de julho de 2016



Prof. Cleberson Ribeiro



Prof. Rodrigo Oliveira de Lima
(Coorientador)



Prof. José Marcelo Soriano Viana
(Orientador)

*À minha Mãe Edna,
Aos meus irmãos Eduardo e Fernanda,
Ao meu Pai Ildomar,
À minha Tia Arlene,
À minha Namorada Jéssica,
Aos meus demais familiares e amigos.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pela determinação e por direcionar os meus passos.

À minha mãe Edna, pelo apoio, carinho, amor e por acreditar no meu potencial.

Ao meu irmão Eduardo, pelo apoio e pela amizade.

À minha Tia Arlene, pelo carinho e pelo apoio.

Aos meus primos Oscar e Clébio, pelo apoio.

À minha Namorada Jessica, pelo amor, respeito e por me apoiar nos momentos mais difíceis. Aos seus pais Antônio e Maria Aparecida, pela amizade.

Aos demais familiares, pelo apoio.

À Universidade Federal de Viçosa (UFV) e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pelo apoio financeiro.

Aos amigos Aderico Badaró, Gabriel Mundim e Rodrigo de Lima, pela amizade, pelo apoio e pelos ensinamentos.

Ao meu orientador, professor José Marcelo Soriano Viana, por sua orientação, amizade e pelos ensinamentos.

Aos Professores Rodrigo Oliveira de Lima e Cleberson Ribeiro, pela disponibilidade de participação na banca e pelas valiosas contribuições.

Aos colegas do Programa Milho-Pipoca, Henrique Oliveira, Leonardo Risso, Arthur Bernardeli, Cleiton, Aloísio, Andrea e Hércio, pelo trabalho em equipe e pela colaboração no desenvolvimento deste trabalho.

A todos meus amigos com os quais convivi desde a graduação, pela amizade e pelo apoio.

Muito Obrigado!

BIOGRAFIA

VINÍCIUS COSTA ALMEIDA, filho de Ildomar José de Almeida e Edna Maria da Costa, nasceu em 02 de maio de 1991, em Santa Vitória, Minas Gerais.

Estudou na Escola Agrotécnica Federal de Uberlândia, atual Instituto Federal de Ciência e Tecnologia do Triângulo Mineiro, onde concluiu o Ensino Médio e o curso de Técnico em Agropecuária em 2008.

Em fevereiro de 2010, ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal de Viçosa Campus Rio Paranaíba. Em fevereiro de 2012 transferiu-se para o Campus Viçosa, onde em janeiro de 2015 obteve o título de Engenheiro Agrônomo.

Em março de 2015, iniciou o curso de Mestrado em Genética e Melhoramento pela Universidade Federal de Viçosa, submetendo-se à defesa da dissertação em julho de 2016.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1. Introdução	1
2. Material e métodos.....	3
2.1. Material vegetal.....	3
2.2. Procedimentos experimentais	4
2.3. Caracteres mensurados	5
2.4. Análises estatísticas	5
3. Resultados e discussão	7
3.1. Análise de variância e desempenho de gerações	7
3.2. Efeitos gênicos	9
3.3. Componentes genéticos da variância e herdabilidade no sentido restrito	10
3.4. Correlações genéticas.....	11
4. Conclusão.....	12
5. Referencias bibliográficas	13

RESUMO

ALMEIDA, Vinícius Costa, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2016. **Análise de média de gerações para caracteres de raiz e índices de eficiência de nitrogênio em milho-pipoca.** Orientador: José Marcelo Soriano Viana. Coorientador: Rodrigo Oliveira de Lima.

O objetivo deste estudo foi estimar os parâmetros genéticos de caracteres de morfologia de raiz e eficiência no uso de nitrogênio por meio da análise de média de gerações em milho-pipoca em baixo N. Foram avaliadas as gerações F1, F2, B1e B2 obtidas a partir do cruzamento de duas linhagens 05-425-1(P1) x 05-274-1(P2) de milho-pipoca contrastante para os caracteres relacionados com a eficiência no uso de N no delineamento inteiramente casualizado com duas repetições. Foram mensurados os seguintes caracteres: número de raiz nodais e seminais, crescimento diário (cm), massa de parte aérea seca (g) de raiz (g) e da planta total seca (g), relação entre massa de raiz e massa de parte aérea, eficiência na absorção (mg mg^{-1}), na utilização (mg mg^{-1}), e no uso (mg mg^{-1}) de N, diâmetro médio de raiz (mm), comprimento total de raiz (cm), área superficial de raiz (cm^2) e volume de raiz (cm^3). Para os caracteres número de raiz nodais e seminais, crescimento diário, relação entre raiz e parte aérea, eficiência na absorção e utilização não foi verificado diferença significativa entre as gerações. Em relação aos outros caracteres, a geração F1 foi superior a melhor linhagem parental P1, o que indica presença de efeitos não aditivos na herança dos caracteres. Os efeitos aditivos e de dominância foram significativos e positivos. Contudo, a magnitude dos efeitos de dominância foram superiores, indicando maior contribuição deste efeito na expressão dos caracteres. Os efeitos epistáticos aditivo x aditivo foram significativos e negativos para todos os caracteres, enquanto que os efeitos aditivo x dominante e dominante x dominante foram significativos e positivos massa de raiz e negativo para diâmetro médio de raiz. Para o caractere principal eficiência no uso de N, apenas efeitos aditivos e de dominância foram significativos. As estimativas de herdabilidade no sentido restrito foram baixas a intermediárias, variando de 0,14 para eficiência no uso a 0,50 para diâmetro de raiz. Além disso, a eficiência no uso apresentou alta correlação com massa de parte aérea ($r=1,00$), massa de raiz ($r=0,46$) e massa total seca ($r=1,00$), demonstrando que estes caracteres são geneticamente relacionados. Conclui-se que os efeitos de dominância são preponderantes no controle genético dos caracteres relacionados com eficiência no uso em baixo N. Em termos práticos, a seleção com base em progênies seria mais adequada para aumentar a eficiência na seleção para eficiência no uso e caracteres relacionados em baixo N.

ABSTRACT

ALMEIDA, Vinícius Costa, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2016. **Generation mean analysis for root traits and nitrogen efficiency indices in popcorn.** Adviser: José Marcelo Soriano Viana. Co-adviser: Rodrigo Oliveira de Lima.

The objective of this study was estimate genetic parameters for morphology roots traits and nitrogen use efficiency by generation means analysis in popcorn under low nitrogen. It was evaluated the generations F1, F2, B1, and B2, derived from the cross 05-425-1(P1) x 05-274-1(P2) inbred lines of popcorn, contrasting for nitrogen use efficiency and related traits. The following traits were measured: number of crow and seminal roots, daily growth (cm), shoot dry weight (g), root dry weight (g), total plant dry weight (g), root:shoot ratio, nitrogen uptake efficiency (mg mg^{-1}), nitrogen utilization efficiency (mg mg^{-1}), nitrogen use efficiency (mg mg^{-1}), root average diameter (mm), total root length (cm), root surface area (cm^2), root volume (cm^3). The number of crow and seminal roots, daily growth, root:shoot ratio, nitrogen uptake efficiency and nitrogen utilization efficiency were not statistically significant for all generations. For the other traits the F1 performance was greater than the superior parent P1, which indicates presence of non-additive effects in the genetic control for these traits. The additive and dominance effects were significant and positive. However, the magnitude of dominance effects was higher, indicating that dominance effects were more important in the inheritance of use efficiency and related traits. The epistatic genetic effects additive x additive were significant and negative for all traits, while additive x dominance and dominance x dominance were positive for root dry weight and negative for root diameter. Overall, for the other traits, when epistatic effects were significant, the signal associated was negative at least for one of the effects. For the main trait nitrogen use efficiency, only the additive and dominance effects were statistically significant. The estimative of narrow sense heritability were low to intermediate, ranging from 14 for use efficiency to 50 for root diameter. Moreover, the use efficiency showed higher genetic correlation with shoot ($r=1.00$), root ($r=0.46$) and total plant weight($r=1.00$). We therefore concluded that the dominance effect was preponderant in genetic control for the use efficiency and related traits under low N. For a breeder point of view, faster advances will be made in a breeding program for the improvement of nitrogen use efficiency and related traits in popcorn by using a breeding procedure, which emphasizes the dominance effects as reciprocal recurrent based on progenies selection.

1. Introdução

O nitrogênio (N) é quantitativamente o principal nutriente responsável pelo crescimento e desenvolvimento de plantas. Nas últimas décadas a aplicação de fertilizantes nitrogenados tem aumentado significativamente o rendimento das culturas (Li et al. 2015). No entanto, a produção deste fertilizante apresenta elevado custo em termos energéticos, além de contribuir para emissão de gases do efeito estufa (Smith et al. 2002). Soma-se a isso o fato de que no campo, as perdas de N por lixiviação e volatilização podem ocasionar sérios problemas ambientais (Ju et al. 2009; Guo et al. 2010; Liu et al. 2013).

Em geral, as cultivares desenvolvidas pelos programas de melhoramento apresentam baixa eficiência no uso de nutrientes. De acordo com Raun & Johnson. (1999), as estimativas de eficiência no uso de N para cereais no cenário mundial não ultrapassam 33 %. Esta eficiência pode ser definida como a razão entre o rendimento de grãos pela unidade de N disponível para a planta e é dependente da eficiência de absorção e utilização de N. A eficiência de absorção é definida como a razão entre a quantidade de N absorvida e disponível a planta, enquanto que a eficiência de utilização corresponde a habilidade da planta em converter o N absorvido em rendimento de grãos (Moll et al. 1982). Em estudos conduzidos durante estádios precoces de desenvolvimento, os componentes de eficiência no uso podem ser estimados com base na massa de parte aérea seca, ao invés do rendimento de grãos (DoVale et al 2012; Mundim et al. 2013a).

Alguns estudos tem evidenciado maior contribuição da eficiência na absorção para o uso de N em alta e baixa disponibilidade de N, enquanto que em baixo N a utilização tem contribuído mais significativamente para o uso (Mi et al. 1998; Bertin & Gallais. 2000; Presterl et al. 2002). Portanto, maiores valores para eficiência no uso podem ser obtidos pelo aumento na eficiência de absorção ou utilização de N.

O sistema radicular apresenta funções essenciais na absorção de nutrientes e água, especialmente em condições limitantes (Ho et al. 2005; Mi et al. 2010; Lynch 2013; White et al. 2013). Portanto, incrementos no sistema radicular (massa de raiz seca, comprimento e densidade de raiz) permitem maior eficiência na absorção de N e maiores produtividade em milho (Chen et al. 2014; Mu et al. 2015). Além disso, em função do custo energético demandado para o crescimento da raiz, é fundamental o

desenvolvimento de um número adequado de raízes nodais e laterais para absorção de N em baixa disponibilidade (Trachsel et al. 2013; Postma et al. 2014; Saengwilai et al.2014). Em virtude da importância sistema radicular para a eficiência na absorção, algumas pesquisas recentes tem sido desenvolvidas para estudar os caracteres de raiz e suas relações com a eficiência nutricional e caracteres de parte aérea (Zhang et al. 2014; Li et al. 2015; Mu et al 2015).

Informações a respeito do controle genético da expressão de caracteres são fundamentais no desenvolvimento de estratégias a serem adotadas em qualquer programa de melhoramento (Mather & Jinks. 1982). A análise de média de gerações tem sido utilizada no estudo do controle genético de caracteres quantitativos em várias espécies cultivadas, tais como tolerância ao pulgão do melão e à salinidade em pepino (Kere et al. 2013; Liang et al. 2015), rendimento de grãos em cevada (Raikwar et al. 2015) e tolerância à altos níveis de manganês em plântulas de trigo (Moroni et al. 2013).

No milho, estudos genéticos por meio da análise de média de gerações tem sido desenvolvidos em relação à resistência à cercosporiose (Lyimo et al. 2011), concentração de ácido fítico e fósforo inorgânico em grãos (Chiangmai et al. 2013) e caracteres relacionados ao rendimento de grãos (Azizi et al. 2006; Derera et al. 2015). Contudo, o entendimento dos efeitos gênicos que governam a herança de caracteres de raiz e da eficiência na absorção e utilização de N, em ambiente com baixa disponibilidade desse nutriente, por meio da análise de média de gerações ainda é restrito, principalmente na cultura do milho-pipoca.

Mushongi et al. (2013) descreveram o controle genético da concentração de clorofila nas folhas (LCC) a partir do cruzamento de linhagens de milho contrastantes para este caractere (T20 x C58 e T20 x NG8), em alto e baixo N. Os efeitos fixáveis (*a* e *aa*) foram preponderantes em alto N, enquanto que os efeitos não fixáveis (*d*, *ad* e *dd*) prevaleceram em baixo N, o que pode dificultar a seleção para LCC neste ambiente. Em geral, os efeitos aditivos decresceram à medida que os estádios foram avançando enquanto que os efeitos de dominância aumentaram. As estimativas de herdabilidade (54 e 62%) foram similares na fase de enchimento de grão em alto e baixo N, respectivamente, indicando que ganhos para LCC podem ser alcançados em ambos os ambientes nesta fase. Górnny et al. (2011) avaliaram em um dialelo seis cultivares de trigo e suas respectivas gerações F2, com objetivo de estudar a herança da eficiência na absorção e utilização de N na formação de massa de grãos, em diferentes níveis de N. Os resultados mostraram que em baixa disponibilidade de N, houve maior contribuição dos efeitos gênicos não aditivos, com preponderância do efeito de dominância. DoVale

et al. (2012) avaliaram 41 combinações híbridas de milho e detectaram alta correlação entre eficiência na absorção e uso de N, e destas eficiências com a massa de parte aérea seca em alto e baixo N. Além disso, identificaram o efeito gênico aditivo como o mais importante para os caracteres associados com a eficiência no uso de N.

Diante do exposto, o objetivo deste presente trabalho foi estimar os parâmetros genéticos de caracteres de morfologia de raiz e eficiência na absorção e utilização de N, por meio da análise de média de gerações em milho-pipoca em baixa disponibilidade de N.

2. Material e métodos

2.1. Material vegetal

Duas linhagens endogâmicas (S_6) de milho-pipoca (05-425-1 e 05-274-1) pertencentes ao Programa de Melhoramento de Milho-Pipoca da Universidade Federal de Viçosa (UFV), Minas Gerais, Brasil, foram usadas neste estudo. Estas linhagens foram escolhidas entre as linhagens elites do programa, as quais foram selecionadas para aumento na capacidade de expansão, um dos principais caracteres para qualidade de milho - pipoca. Além disso, estas linhagens foram caracterizadas em estágio precoce de desenvolvimento, em baixa disponibilidade de N como contrastantes para eficiência na absorção e utilização de N e caracteres de morfologia de raiz e parte aérea em um estudo de diversidade genética desenvolvido por Mundim et al. (2013a). Embora estas linhagens sejam provenientes da uma mesma população (Viçosa), foi observada adequada divergência genética entre as mesmas. De acordo, com Mather & Jinks. (1982) as linhagens parentais a serem usadas na análise de média de gerações devem ser puras e divergentes. Portanto, a análise de média de gerações foi apropriada para estudar a herança dos caracteres relacionados com a eficiência no uso em baixo N.

A partir do cruzamento 05-425-1(P1) x 05-274-1(P2) foi obtida a primeira geração filial (F1), a qual foi avançada para a segunda geração filial (F2). Posteriormente, cada uma das linhagens parentais 05-425-1 e 05-274-1, foi cruzada com a geração F1 para produzir as gerações de retrocruzamento B1 e B2, respectivamente. Assim, foram produzidas quantidades suficientes de sementes das seis gerações requeridas no estudo de herança.

2.2. Procedimentos experimentais

As seis gerações provenientes do cruzamento foram obtidas de março a agosto de 2015 e avaliadas em janeiro de 2016, em casa de vegetação no campus da UFV (lat 20°50'S; long 42°48'W; alt 640 m).

O experimento foi conduzido no delineamento inteiramente casualizado com duas repetições, onde foram avaliadas 40 plantas para cada geração não segregante (P1, P2 e F1), 60 plantas para cada retrocruzamento e 120 plantas na geração F2 em cada repetição. O número de indivíduos avaliados em cada geração foi satisfatório para estimar os efeitos gênicos. O presente trabalho está em concordância com Mushongi et al. (2013), o qual avaliou 36 plantas em cada geração não segregante (P1, P2 e F1) e 126 plantas em cada geração segregante (F2, B1 e B2), em duas repetições, com objetivo de estimar os efeitos gênicos responsáveis pela herança do teor de clorofila em milho sob alto e baixo N.

Na implementação do experimento, três sementes foram inicialmente semeadas em um cilindro plástico (PVC) de 9 dm³ (diâmetro 150mm e altura 50 cm) usado como vaso, contendo uma mistura de 50% de areia fina lavada com água deionizada por cinco dias e 50% de vermiculita, como recomendado por Walk et al. (2006). Após a germinação, apenas uma planta foi mantida em cada vaso.

Em um estudo prévio desenvolvido por Mundim et al. (2014), a dose de N igual a 22.4 mg L⁻¹ foi considerada limitante para crescimento de plantas de milho-pipoca. Portanto, esta dose foi empregada no presente estudo, caracterizando uma condição limitante à disponibilidade de N. A partir do sétimo dia de germinação, as plantas foram irrigadas a cada dois dias com 0.3 L de solução nutritiva, como descrito por Chun et al. (2005). A solução nutritiva disponibilizou (em mmol L⁻¹): 0.2 Ca(NO₃)₂, 0.75 K₂SO₄, 0.65 MgSO₄, 0.1 KCl, 0.25 KH₂PO₄, 1 x 10⁻³ H₃BO₃, 1 x 10⁻³ MnSO₄, 1 x 10⁻⁴ CuSO₄, 1 x 10⁻³ ZnSO₄, 5 x 10⁻⁶ (NH₄)₆Mo₇O₂₄ e 0.1 Fe-EDTA.

As plantas foram colhidas no estágio vegetativo V6 (seis folhas completamente desenvolvidas), aproximadamente 30 dias após a semeadura. Na ocasião da coleta, a parte aérea foi cortada próximo a superfície do substrato, acondicionadas em sacos de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar a 60°C por 72 horas, de acordo com Maia et al.(2011). O sistema radicular foi cuidadosamente lavado para remover o substrato e armazenado em solução de álcool a 70% para posterior avaliação por meio da análise de imagens.

2.3. Caracteres mensurados

Amostras de raízes seminais e nodais do sistema radicular foram obtidas em cada planta. Posteriormente, as amostras foram avaliadas por meio da análise de imagem, utilizando o software WinRHIZO Pro 2009a (Basic, Reg, Pro & Arabidopsis for Root Measurement) acoplado ao scanner EPSON Perfection V700/V750 equipado com luz adicional (TPU) com resolução de 400 dpi, seguindo os procedimentos sugeridos por Bouma et al. (2000). Os seguintes caracteres radiculares foram mensurados: diâmetro médio de raiz (mm), comprimento total de raiz (cm), área superficial de raiz (cm²) e volume de raiz (cm³). Após avaliação das raízes, o sistema radicular total foi seco como descrito, para obter a massa de raiz seca (g).

Na colheita, a altura de cada planta foi mensurada a partir do colo até o nó da inserção da última folha completamente desenvolvida. Assim, foi possível calcular o crescimento total (cm), por meio da divisão entre altura de planta e dias necessários para cada planta alcançar o estágio V6.

Após a secagem do sistema radicular e da parte aérea de cada planta, os seguintes caracteres foram mensurados: massa total seca (g), massa de parte aérea seca (g) e relação entre massa de raiz e massa de parte aérea. Além disso, os indivíduos de cada geração foram avaliados em relação à eficiência no uso de N e seus componentes, de acordo com Moll et al. (1982): eficiência na absorção de N ($EAbN = N \text{ na planta} / N \text{ aplicado, mg mg}^{-1}$), eficiência na utilização de N ($EUtN = \text{massa de parte aérea seca} / N \text{ na planta, mg mg}^{-1}$) e eficiência no uso de N ($\text{massa de parte aérea seca} / N \text{ aplicado, mg mg}^{-1}$). O conteúdo total de N na planta foi mensurado através de amostra 0.2 g da massa de parte aérea seca, conforme proposto por Bremner & Mulvaney. (1982).

2.4. Análises estatísticas

Todos os caracteres mensurados foram submetidos à análise de variância para verificar a existência de variabilidade entre as gerações. Posteriormente, os caracteres que apresentam significância pela análise de variância foram submetidos à comparação de média por meio do teste LSD ($P < 0.05$) (Steel & Torrie 1980). De acordo com Derera et al. (2015) o teste de comparação de média é necessário para verificar a existência de diferença significativa entre as linhagens parentais para os caracteres mensurados. Portanto, os efeitos gênicos foram estimados somente quando houve diferença

significativa entre as linhagens parentais para o caractere de interesse. Estes resultados são consistentes com outros estudos (Lyimo et al. 2011; Kere et al. 2013; Mushongi et al. 2013; Derera et al. 2015). A distribuição dos indivíduos na geração F2 foi testada por meio do teste de normalidade de Shapiro-Wilk, como proposto por Steel & Torrie (1980). Todas as análises estatísticas foram realizadas com base no procedimento PROC GLM do programa SAS 9.3.

Os efeitos gênicos foram estimados com base na média de cada geração conforme descrito por Mather & Jinks (1982). A análise de média de gerações foi procedida de acordo com modelo completo como sugerido por Gamble et al. (1962) e Kang et al (1994):

$$g_k = m + \alpha_k[a] + \beta_k[h] + \alpha_k^2[i] + \alpha_k\beta_k[j] + \beta_k^2[l],$$

em que:

g_k = média da k-ésima geração

m = média dos homozigotos, considerando todos os locos que controlam o caractere;

α_k e β_k = coeficientes associados aos efeitos gênicos na K-ésima geração;

[d], [h], [i], [j], [l] = efeitos gênicos associados a K-ésima geração.

Devido às médias das seis gerações não serem conhecidas com igual precisão, houve a necessidade de pondera-las pela inversa da variância da média, antes de serem submetidas à estimação dos efeitos. Portanto, a estimação destes foi procedida com base no método dos mínimos quadrados ponderados (Hayman 1958; Mather & Jinks 1982; Lynch & Walsh 1998). Em termos matriciais, temos:

$$\hat{\beta} = (X^T V^{-1} X)^{-1} X^T V^{-1} y$$

em que:

$\hat{\beta}$ = o vetor de estimativas de efeitos de média, efeito aditivo [d], efeito de dominância [h], efeito epistático aditivo x aditivo [i], aditivo x dominante [j] e dominante x dominante [l];

X = a matriz de coeficientes dos efeitos gênicos considerando o modelo epistático completo;

X^T = a transposta X ;

V^{-1} = a inversa da matriz diagonal V de variâncias das médias de cada geração;

y = vetor de médias das gerações P1, P2, F1, F2, B1 e B2.

A contribuição dos efeitos aditivos, de dominância e epistáticos para a herança foi determinada pela análise da soma de quadrados, derivados da adição sequencial de

cada efeito no modelo. A relação das somas de quadrados entre o modelo completo e o modelo reduzido permitiu, por meio do teste F, determinar a significância dos efeitos dentro do modelo, como sugerido por Ceballos et al. (1998) e Checa et al. (2006). A herdabilidade no sentido restrito (h_n^2) foi calculada de acordo com Mather & Jinks. (1982), sendo: $h_n^2 = \frac{1}{2} D / (\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E)$, Onde D e H representam o componente aditivo e dominante da variância, respectivamente, e E o componente ambiental. Estes componentes foram estimados com base no método dos mínimos quadrados, conforme sugerido por Mather & Jinks. (1982). O valor de H foi considerado zero quando a estimativa deste componente foi negativa.

A correlação genotípica (r_G) entre os caracteres (x e y) foi estimada com base na equação: $r_{G_{x,y}} = (r_{F_{x,y}} - r_{E_{x,y}} \sqrt{(1 - h_x^2)(1 - h_y^2)}) / (\sqrt{h_x^2 h_y^2})$, onde $r_{F_{x,y}}$ e $r_{E_{x,y}}$ representa a correlação fenotípica e ambiental estimada com base nos indivíduos da geração F2 e nos indivíduos das gerações não segregantes (P1, P2 e F1), respectivamente; h_x^2 e h_y^2 são as herdabilidades para os caracteres x e y, respectivamente.

3. Resultados e discussão

3.1. Análise de variância e desempenho de gerações

A análise de variância apresentou diferença significativa ($P < 0.05$) para a maioria dos caracteres avaliados, exceto para número de raízes nodais e seminais, crescimento total, relação entre massa de raiz e massa de parte aérea, eficiência na absorção e utilização de N (Tabela 1). Resultados diferentes foram obtidos por Mundim et al. (2013a). Estes autores identificaram diferença significativa em relação eficiência na absorção e utilização em baixo N.

De acordo com Daubresse et al. (2010), absorção e utilização de N são processos complexos e largamente influenciados por fatores externos e internos. Neste sentido, os produtos provenientes da fotossíntese, como a sacarose, podem exercer funções regulatórias, que contribuem para o aumento da absorção de N, mesmo em baixa disponibilidade de N. Portanto, a obtenção de fenótipos diferentes para estes índices de eficiência pode ter sido comprometida pelos processos fisiológicos em resposta as condições externas uniformes que incidiram sobre todas as gerações.

Os coeficientes de variação (CVs) variaram de 2.2 a 10.8 %. Estes valores encontram-se abaixo do intervalo observado em outros estudos relacionados com estresse abiótico (Kumar et al. 2012; Mundim et al. 2013a;), indicando excelente precisão experimental e alta confiabilidade dos resultados.

Para os caracteres significativos pela análise de variância, foi procedido o teste de comparação de médias de gerações em baixa disponibilidade de N (Tabela 2). As linhagens parentais 05-425-1 e 05-274-1 apresentaram considerável diferença em relação às médias, com melhor desempenho de 05-425-1 para todos os caracteres. As gerações F1 e F2 apresentaram médias similares entre si e superiores ao melhor parental, o que indica ação de efeitos não aditivos na expressão dos caracteres. Esta superioridade também foi observada para as gerações de retrocruzamento, contudo as médias foram mais próximas ao genitor 05-425-1.

Estes resultados podem ser confirmados pela diferença estatística observada entre as médias das seis gerações avaliadas, indicando que os genitores 05-425-1 e 05-274-1 foram contrastantes em relação a maioria dos caracteres avaliados em baixa disponibilidade de N (Tabela 2). Mundim et al. (2013a) identificaram diferença significativa entre 25 linhagens de milho-pipoca, em relação aos principais caracteres relacionados com a eficiência no uso em alto e baixo N. Contudo estes autores encontram maior variabilidade genética para os caracteres relacionados à eficiência no uso em baixo N. Assim, a análise de média de gerações pode apresentar resultados satisfatórios no estudo de herança neste ambiente.

Alguns estudos têm mostrado que o uso de teste de comparação de médias é fundamental na identificação de contrastes significativos entre genitores (Mushongi et al. 2013; Derera et al. 2015). Neste sentido, no presente trabalho, os caracteres massa de parte aérea, raiz e total, eficiência no uso, diâmetro, área e volume de raiz foram submetidos à análise de média de gerações, devido à presença de diferença significativa entre 05-425-1 e 05-274-1. Apesar da ausência de diferença significativa entre os parentais, o caractere comprimento médio de raiz foi incorporado ao estudo de herança, devido à presença de variabilidade nas gerações derivadas. Estes resultados estão de acordo com Kere et al. (2013).

A distribuição fenotípica dos indivíduos na geração F2 apresentou variação contínua e normalmente distribuída, com base no teste de normalidade de Shapiro-Wilk, exceto para diâmetro de raiz (Figura 1). Portanto, os caracteres apresentam comportamento quantitativo e possivelmente governado por vários genes. Alguns trabalhos realizados em baixa disponibilidade de N e P têm encontrado distribuição

continua e normal para caracteres relacionados à parte aérea, tolerância a manganês e atividade enzimática em raiz (Cai et al. 2012; Moroni et al. 2013; Qiu et al. 2014).

3.2. Efeitos gênicos

A importância dos efeitos de dominância para a expressão dos caracteres é claramente evidenciada pelas altas magnitudes estimadas. Além disso, este efeito foi altamente significativo e positivo para todos os caracteres, exceto para massa de raiz seca. A magnitude dos efeitos aditivos foram inferiores aos efeitos de dominância, exceto para massa de raiz seca. Contudo todas as estimativas foram significativas e positivas. Estes resultados indicam que os efeitos aditivos e de dominância foram importantes para herança dos caracteres relacionados à eficiência no uso, contribuindo de forma a aumentar a expressão destes caracteres. Esta mesma tendência foi observada por Lyimo et al. (2011) e Moroni et al. (2013). Estes autores encontraram efeitos aditivos e dominantes significativos, relacionados à tolerância ao manganês em trigo e resistência a cescoporiose em milho, respectivamente. No entanto, os efeitos de dominância foram superiores em magnitude.

Os efeitos aditivos podem ser essenciais na previsibilidade da expressão gênica dos caracteres quantitativos, enquanto que os efeitos de dominância podem ser explorados na identificação de híbridos de alto desempenho, devido à natureza dominante dos caracteres (Lyimo et al. 2011).

Alguns estudos têm evidenciado a importância dos efeitos de dominância em milho. Azizi et al. (2006) encontraram maior contribuição dos efeitos de dominância para rendimento de grãos, em gerações derivadas do cruzamento entre as linhagens elites B73 e Mo17. A superioridade da dominância em relação aos efeitos aditivos tem sido citada por vários outros autores (Derera et al. 2015; Raikwar. 2015).

Em relação aos caracteres comprimento total e volume de raiz, não foi observado nenhum efeito significativo. Estes resultados corroboram com a similaridade apresentada entre 05-425-1 e 05-274-1, principalmente para comprimento total de raiz (Tabela 2). Possivelmente, o nível de divergência fenotípica entre os genitores não foi suficiente para permitir a expressão dos efeitos gênicos (Chiangmai et al. 2013).

Além dos efeitos aditivos e de dominância, os efeitos epistáticos também contribuíram para expressão da maioria dos caracteres (Tabela 3). Entretanto, as estimativas destes componentes variaram entre os diferentes caracteres, em termos de

sinal e significância. Para os caracteres massa de raiz, massa total seca e diâmetro médio de raiz, todas as interações epistáticas consideradas no modelo foram significativas. O efeito epistático aditivo x aditivo foi negativo, para todos estes caracteres. Neste mesmo sentido, os efeitos aditivo x dominante e dominante x dominante foram negativos para diâmetro médio de raiz e positivo para massa de raiz. Em relação à massa total seca, o efeito aditivo x dominante foi negativo e o efeito dominante x dominante positivo. Estes resultados indicam que o efeito aditivo x aditivo contribuiu para a redução da expressão de todos os caracteres, além de revelar associação entre alelos favoráveis e desfavoráveis. Possivelmente, devido à dispersão dos alelos entre os parentais (Mather & Jinks. 1982).

Além disso, os efeitos aditivo x dominante e dominante x dominante, também contribuíram negativamente para a expressão do diâmetro de raiz e positivamente para massa de raiz. Para massa de parte aérea e volume de raiz, somente os efeitos aditivo x aditivo e dominante x dominante foram significativos e negativos. Em relação à eficiência no uso de N, não houve efeitos epistáticos significativos. De acordo com Viana. (2000), interações epistáticas tendem a aumentar o viés das estimativas dos componentes aditivos e dominantes.

Por outro lado, a presença de interação epistática duplicada observada para massa de parte aérea, massa de raiz, massa total e diâmetro pode representar um complicador na estimativa dos efeitos aditivos e de dominância para estes caracteres devido a presença de viés (Tabela 3). Embora, os efeitos epistáticos tenham contribuído negativamente para alguns caracteres, a magnitude e significância dos mesmos indicam que estes estão presentes no controle genético dos caracteres relacionados à eficiência no uso em baixo N.

Os resultados mostram que o efeito de dominância apresentou maior contribuição para expressão dos caracteres. Em termos práticos, adoção de métodos de melhoramento que capitalizem este efeito, como a seleção recorrente recíproca, pode ser favorável para aumentar a eficiência no uso e caracteres associados em baixa disponibilidade de N.

3.3. Componentes genéticos da variância e herdabilidade no sentido restrito

As estimativas da variância aditiva (D), de dominância (H) e ambiental (E), e a herdabilidade no sentido restrito (h_n^2) estão presentes na Tabela 4. O componente dominante (H) da variância apresentou estimativas negativas em relação a todos os caracteres, exceto para massa de parte aérea. Estimativas negativas podem ser atribuídas ao fato de que as gerações avaliadas são ineficientes quando usadas para estimar o componente dominante da variância (Novoselovic et al. 2004).

Valores da herdabilidade no sentido restrito foram geralmente baixos e intermediários, variando de 14 para eficiência no uso a 50% para diâmetro de raiz. Em relação aos demais caracteres os valores ficaram entre 26 e 47%. Resultados similares foram obtidos em outros estudos (Abdel-Ghani et al. 2013; Granato et al. 2014; Li et al. 2015).

Em concordância com os resultados apresentados na (Tabela 3), é razoável dizer que baixa disponibilidade de N contribuiu para o aumento da expressão dos efeitos de dominância e para redução dos valores de herdabilidade. De acordo com Górný et al. (2011), o estresse causado pela supressão de N aumenta a contribuição dos efeitos de dominância e epistáticos na variação da eficiência no uso.

3.4. Correlações genéticas

As correlações genéticas entre os caracteres foram estimadas com base nos indivíduos da geração F2 (Tabela 5). Houve alta correlação genética entre eficiência no uso com massa de parte aérea ($r=1.00$), massa de raiz ($r=0.46$) e massa total seca ($r=1.00$), demonstrando que estes caracteres são geneticamente relacionados à eficiência no uso.

Mundim et al. (2013a,b) identificaram alta correlação fenotípica entre massa de parte aérea e massa de raiz com eficiência no uso de N (0.83 a 0.88) e alta correlação genética entre estes mesmos caracteres com eficiência no uso de P (0.36 a 1.00). A análise de trilha revelou que a massa de parte aérea e raiz contribuíram indiretamente para eficiência no uso através da eficiência da absorção em baixo N (0.44 e 0.38, respectivamente). Contudo, no presente trabalho, devido à ausência de variabilidade, a eficiência na absorção e outros caracteres não foram submetidos a estudo de correlações (Tabela 1). Os caracteres relacionados à massa de parte aérea e raiz têm sido amplamente citados na literatura, como sendo importante no desenvolvimento da parte aérea e do sistema radicular (Peng et al. 2010; Zhang et al. 2014).

Também foi verificada alta correlação genética entre massa de raiz com comprimento ($r=0.60$), área ($r=0.70$) e volume de raiz ($r=0.71$). Abdel-Ghani et al. (2013) encontraram alta correlação entre massa de raiz e comprimento total em alto e baixo N (0.76 e 0.79, respectivamente) a partir da avaliação de 74 linhagens de milho em estágio precoce.

Certamente a baixa disponibilidade de N promove alterações na distribuição dos fotoassimilados, o que permite maior aporte de biomassa no sistema radicular e conseqüentemente maior área, volume e massa de raiz, permitindo maior exploração do perfil do solo. Alta correlação entre massa total seca com massa de parte aérea e massa de raiz também foram identificadas (0.89 e 0.70, respectivamente). Esta mesma tendência foi observada entre comprimento total com área de raiz ($r= 1.00$) e volume de raiz ($r=0.70$) e entre área e volume de raiz ($r=0.90$). Estes mesmos resultados foram obtidos por Zhang et al. (2014).

No presente trabalho não foi observada correlação genética positiva entre eficiência no uso com diâmetro, comprimento, área e volume de raiz. Li et al. (2015) avaliaram 218 RILs em relação a 10 caracteres relacionados à eficiência no uso de N em condições de campo e 9 caracteres relacionados a arquitetura de raiz em sistema hidropônico em alto e baixo N. Foram identificados 39 clusters de QTLs para eficiência no uso, dentre os quais, 28 (70%) estavam associados aos clusters de raiz.

Neste mesmo trabalho, embora os caracteres relacionados à eficiência no uso e arquitetura de raiz sejam geneticamente próximos, as correlações fenotípicas foram baixas variando de -0.01 a 0.31 em baixo N. De acordo com Chen et al. (2014) condições severas de estresse podem comprometer a relação entre sistema radicular e parte aérea, levando a correlações negativas entre caracteres relacionados à estes sistemas. Em termos de correlação genética, o presente trabalho indicou que a eficiência no uso de N apresenta maior associação genética com massa de parte aérea, de raiz e massa total. Contudo, a presença de correlação positiva entre comprimento, área e volume de raiz com massa de raiz podem contribuir indiretamente na seleção para eficiência no uso em baixo N.

4. Conclusão

A análise de média de gerações evidenciou que os efeitos de dominância apresentaram maior importância no controle genético dos caracteres de raiz, parte aérea

e eficiência no uso. Os resultados apresentados evidenciam que os caracteres relacionados à eficiência no uso em baixa disponibilidade de N possuem herança complexa com predomínio de ação epistática negativa. Embora o presente trabalho tenha sido desenvolvido em estágio precoce de desenvolvimento, o conhecimento gerado a partir do estudo de herança e claramente aplicável em processos de seleção. Neste contexto, a adoção de métodos que capitalizem os efeitos de dominância, aliado a seleção com base em progênes pode ser favorável no desenvolvimento de genótipos superiores para eficiência no uso e caracteres de raiz e parte aérea em baixo N.

5. Referências bibliográficas

- Abdel-Ghani AH, Kumar B, Reyes-Matamoros J, Gonzalez- Portilla PJ, Jansen C, San Martin JP, Lee M, Lübberstedt T (2013) Genotypic variation and relationships between seedling and adult plant traits in maize (*Zea mays* L.) inbred lines grown under contrasting nitrogen levels. *Euphytica* 189:123–133. doi:10.1007/s10681-012-0759-0
- Azizi F, Rezai AM, Saeidi G (2006) Generation mean analysis to estimate genetic parameters for different traits in two crosses of corn inbred lines at three planting densities. *J Agric Sci Technol* 8:153–169
- Bertin P, Gallais A (2000) Genetic variation for nitrogen use efficiency in a set of recombinant maize inbred lines I. Agrophysiological results. *Maydica* 45: 53–66.
- Bremmer JM, Mulvaney CS (1982) Nitrogen total. In: Page AL, Miller RH, Keeney DR(Eds.). *Methods of soil analysis*. Madison: Soil Science Society of America, 1982.
- Cai H, Chu Q, Yuan L, Liu J, Chen X, Chen F, Mi G, Zhang F (2012) Identification of quantitative trait loci for leaf area and chlorophyll content in maize (*Zea mays*) under low nitrogen and low phosphorus supply. *Mol Breeding* 30:251–266. doi:10.1007/s11032-011-9615-5
- Ceballos H, Pandey S, Narro L, Perez-Velazquez J (1998) Additive, dominant, and epistatic effects for maize grain yield in acid and non-acid soils. *Theor Appl Genet.* 96:662–668. doi: 10.1007/s001220050786

- Checa O, Ceballos H, Blair MW (2006) Generation Mean analysis of climbing ability in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J Hered.* 97:456–465. doi:10.1093/jhered/esl025
- Chen XC, Zhang J, Chen YL, Li Q, Chen FJ, Yuan LX, Mi GH (2014) Changes in root size and distribution in relation to nitrogen accumulation during maize breeding in China. *Plant and Soil* , 374: 121–130 doi:10.1007/s11104-013-1872-0
- Chiangmai PN, Yodmingkhan P, Nilprapruck P, Aekatasanawan C, Kanjanamaneesathian M (2013) Generation means analysis of phytic acid and inorganic phosphorus contents in corn (*Zea mays* L.). *Maydica* 58
- Chun L, Mi GH, Li JS, Chen FJ, Zhang FS (2005) Genetic analysis of maize root characteristics in response to low nitrogen stress. *Plant Soil* 276:369–382. doi:10.1007/s11104-005-5876-2
- Derera J, Musimwa TR (2015) Why SR52 is such a great maize hybrid? I. Heterosis and generation mean analysis. *Euphytic*, 205:121–135 DOI 10.1007/s10681-015-1410-7
- DoVale JC, Fritsche-Neto R, Bermudez F, Miranda GV (2012) Efeitos gênicos de caracteres associados à eficiência no uso de nitrogênio em milho. *Pesq Agropec Bras* 47:385–392
- Gamble EE (1962) Gene effects in corn (*Zea mays*, L.). I. Separation and relative importance of gene effects for yield. *Can. J. Plant Sci.* 42: 339-348
- Górny AG, Banaszak Z, Lugowska B, Ratajczak D (2011) Inheritance of the efficiency of nitrogen uptake and utilization in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) under diverse nutrition levels. *Euphytica* 177: 191 doi:10.1007/s10681-010-0230-z
- Granato TC, Raper CDJ (1989) Proliferation of maize *zea-mays* l. Roots in response to localized supply of nitrate. *Journal of Experimental Botany* 20: 263-276.
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding KW, Vitousek PM, Zhang FS (2010) Significant acidification in major chinese croplands. *Science* 327: 1008–1010 doi: 10.1126/science.1182570
- Hayman BI (1958) The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. *Heredity* 12: 371–390. doi:10.1038/hdy.1958.36
- Hirel B, Le Gouis J, Ney B, Gallais A (2007) The challenge of improving nitrogen use efficiency in crop plants: towards a more central role for genetic variability and quantitative genetics within integrated approaches. *J Exp Bot* 58: 2369–2387. doi:10.1093/jxb/erm097

- Ho MD, Rosas JC, Brown KM, Lynch JP (2005) Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct Plant Biol* 32:737–748. doi:10.1071/FP050431445-4408/05/080737
- Ju XT, Xing GX, Chen XP, Zhang SL, Zhang LJ, Liu XJ, Cui ZL, Yin B, Christie P, Zhu ZL, Zhang FS (2009) Reducing environmental risk by improving N management in intensive Chinese agricultural systems. *Proc Natl Acad Sci* 106:3041–3046. doi: 10.1073/pnas.0813417106
- Kang MS (1994) Applied quantitative genetics. Department of Agronomy, Louisiana State University, Baton Rouge, p 157
- Kere GM, Guo Q, Shen J, Xu J, Chen J (2013) Heritability and gene effects for salinity tolerance in cucumber (*Cucumis sativus* L.) estimated by generation mean analysis. *Scientia Horticulturae* 159: 122-127. doi:10.1016/j.scienta.2013.04.020
- Kumar B, Abdel-Ghani AH, Reyes-Matamoros J, Hochholdinger F, Lübberstedt T (2012) Genotypic variation for root architecture traits in seedlings of maize (*Zea mays* L.) inbred lines. *Plant Breed* 131:465–478. doi:10.1111/j. 1439-0523.2012.01980.x
- Li P, Chen F, Cai H, Liu J, Pan Q, Liu Z, Gu R, Mi G, Zhang F, Yuan L (2015) A genetic relationship between nitrogen use efficiency and seedling root traits in maize as revealed by QTL analysis. *Journal of Experimental Botany* 66: 3175–3188. doi:10.1093/jxb/erv127.
- Liang D, Hu Q, Xu Q, Qi X, Zhou F, Chen X (2015) Genetic inheritance analysis of melon aphid (*Aphis gossypii* Glover) resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Euphytica* 205: 361–367. Doi: 10.1007/s10681-015-1391-6
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang A, Shen J, Cui Z, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2013) Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature* 494: 459–462. doi:10.1038/nature11917
- Lyimo HJF, Pratt RC, Mnyuku RSOW (2011) Heritability and gene effect estimates for components of partial resistance to grey leaf spot of maize by generation mean analysis. *Plant Breeding* 130: 633–639: doi:10.1111/j.1439-0523.2011.01890.x
- Lynch JP (2013) Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Ann Bot* 112:347–357. doi: 10.1093/aob/mcs293
- Lynch M, Walsh B (1998) Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associate Inc., Sutherland

- Maia C, DoVale JC, Fritsche-Neto R, Cavatte PC, Miranda GV (2011) The difference between breeding for nutrient use efficiency and for nutrient stress tolerance. *Crop Breed Appl Biotechnol* 11:270–275
- Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechorgnat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A (2010) Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture *Annals of Botany* 105: 1141–1157. doi:10.1093/aob/mcq028
- Mather K, Jinks JL (1982) *Biometrical genetics: the study of continuous variation*, 3rd edn. Chapman and Hall, UK
- Mi G, Chen F, Wu Q, Lai N, Yuan L, Zhang F (2010) Ideotype root architecture for efficient nitrogen acquisition by maize in intensive cropping systems. *Sci China Life Sci* 53:1369–1373. doi: 10.1007/s11427-010-4097-y
- Mi GH, Liu JN, Zhang FS (1998) Analysis on agronomic nitrogen efficiency and its components of maize hybrids. *Journal of China Agricultural University* 3: 97–104.
- Moll RH, Kamprath EJ, Jackson WA (1982) Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agron J* 74:562–564. doi:10.2134/agronj1982.00021962007400030037x
- Moroni JS, Briggs KG, Blenis PV, Taylor GJ (2013) Generation mean analysis of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings tolerant to high levels of manganese. *Euphytica* 189:89-10. doi 10.1007/s10681-012-0714-0
- Mu XH, Chen FJ, Wu QP, Chen QW, Wang JF, Yuan LX, Mi GH (2015) Genetic improvement of root growth increases maize yield via enhanced post-silking nitrogen uptake. *European Journal of Agronomy* 63: 55-61 doi:10.1016/j.eja.2014.11.009
- Mundim GB, Viana JMS, Maia C (2013b) Early evaluation of popcorn inbred lines for phosphorus use efficiency. *Plant Breeding* 132:613-619. doi: 10.1111/pbr.12119
- Mundim GB, Viana JMS, Maia C, DeLima RO, Almeida VC (2014) Early evaluation of popcorn hybrids for vegetative use efficiency of nitrogen and phosphorus and secondary traits. *Maydica* 59: 321-328
- Mundim GB, Viana JMS, Maia C, Paes GP, DeLima RO (2013a). Genetic diversity and path analysis for nitrogen use efficiency in popcorn inbred lines. *Euphytica* 191: 291-299. doi:10.1007/s10681-012-0855-1
- Mushongi AA, Derera J, Tongoona P, Lyimo NG (2013) Generation mean analysis of leaf chlorophyll concentration from mid-silking to physiological maturity in some tropical maize *Zea mays* L genotypes under low and high nitrogen dosages. *Euphytica*, 189:111–122. doi 10.1007/s10681-012-0731-z

- Novoselovic D, Bari M, Drezner G, Gunjaca J, Lalic A (2004) Quantitative inheritance of some wheat plant traits. *Genetics and Molecular Biology* 27: 92-98
- Peng Y, Niu J, Peng Z, Zhang F, Li C, (2010) Shoot growth potential drives N uptake in maize plants and correlates with root growth in the soil. *Field Crops Res* 115: 85-93. doi:10.1016/j.fcr.2009.10.006
- Postma JA, Dathe A, Lynch J (2014) The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability. *Plant Physiology* 166: 590-602. doi: org/10.1104/pp.113.233916
- Presterl T, Groh S, Landbeck M, Seitz G, Schmidt W, Geiger HH (2002) Nitrogen uptake and utilization efficiency of European maize hybrids developed under conditions of low and high nitrogen input. *Plant Breeding*, 121: 480-486. doi: 10.1046/j.1439-0523.2002.00770.x
- Qiu H, Liu C, Yu T, Mei X, Wang G, Wang J, Cai Y (2014) Identification of QTL for acid phosphatase activity in root and rhizosphere soil of maize under low phosphorus stress. *Euphytica* 197: 133. doi:10.1007/s10681-013-1058-0
- Raikwar RS (2015) Generation mean analysis of grain yield and its related traits in barley (*Hordeum vulgare* L.) *Electronic Journal of Plant Breeding* 6: 37-42
- Raun WR, Johnson GV (1999) Improving nitrogen use efficiency for cereal production. *Agron J* 91:357-363
- Saengwilai P, Tian XL, Lynch J (2014) Low crown root number enhances nitrogen acquisition from low nitrogen soils in maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology* 166: 581-589. doi: 10.1104/pp.113.232603
- SAS Institute (2007) *The SAS system for Windows, version 9.3*. SAS Institute Inc, Cary
- Smith BE (2002) Nitrogenase reveals its inner secrets. *Science* 297, 1654–1655. doi: 10.1126/science.1076659
- Steel GD, Torrie JH (1980) *Principles and Procedures of statistics: a biometrical approach*. McGraw-Hill Book Company, New York
- Trachsel S, Kaeppler SM, Brown KM, Lynch JP (2013) Maize root growth angles become steeper under low N conditions. *Field Crops Research* 140, 18-31. doi:10.1016/j.fcr.2012.09.010
- Tsay YF, Chiu CC, Tsai CB, Ho CH, Hsu PK (2007) Nitrate transporters and peptide transporters. *FEBS Letters* 581: 2290–2300. doi:10.1016/j.febslet.2007.04.047
- Viana JMS (2000) generation mean analysis in relation to polygenic systems with epistasis and fixed genes. *Pesq Agropec Bras* 35: 1159-1167

- Walk TC, Jaramillo R, Lynch JP (2006) Architectural tradeoffs between adventitious and basal roots for phosphorus acquisition. *Plant Soil* 279:347–366. doi:10.1007/s11104-005-0389-6
- White PJ, George TS, Gregory PJ, Bengough AG, Hallett PD, McKenzie BM (2013) Matching roots to their environment. *Ann Bot* 112:207–222. doi:10.1093/aob/mct123
- Zhang L, Li J, Rong T, Gao S, Wu F, Xu J, Li M, Cao M, Wang J, Hu E, Liu Y, Lu Y (2014) Large-scale screening maize germplasm for low-phosphorus tolerance using multiple selection criteria. *Euphytica* 197:435-446. doi: 10.1007/s10681-014-1079-3

Tabela 1 Análise de variância para os caracteres relacionados à eficiência no uso de nitrogênio avaliado em gerações derivadas do cruzamento entre linhagens de milho-pipoca 05-425-1 x 05-274-1 em baixo N.

Fonte de variação	gl	Quadrados Médios						
		NRN (cont)	NRS (cont)	CT (cm)	MPAS (g)	MRS (g)	MTS (g)	RSR
Gerações	5	0.5834 ^{ns}	0.4242 ^{ns}	0.0110 ^{ns}	0.5628**	0.2692**	1.5625**	0.0044 ^{ns}
Resíduo	6	0.2661	0.1127	0.0028	0.0082	0.0117	0.0134	0.0019
Média		11.56	4.79	0.97	3.41	1.90	5.32	0.55
CV (%)		4.4	7.0	5.4	3.1	6.7	2.5	8.0
		EAbN (mg.mg ⁻¹)	EUtN (mg.mg ⁻¹)	EUN (mg.mg ⁻¹)	DMR (mm)	CTR (cm)	ASR (cm ²)	VR (cm ³)
Gerações	5	0.0095 ^{ns}	173.731 ^{ns}	185.545**	0.0009*	3.63 x 10 ⁶ **	1.06 x 10 ⁵ **	20.09**
Resíduo	6	0.0034	52.864	5.093	0.0001	1.07 x 10 ⁵	4.09 x 10 ³	1.07
Média		0.53	90.60	48.47	0.46	9931.74	1450.33	17.00
CV (%)		10.8	8.0	4.6	2.2	3.2	4.4	6.1

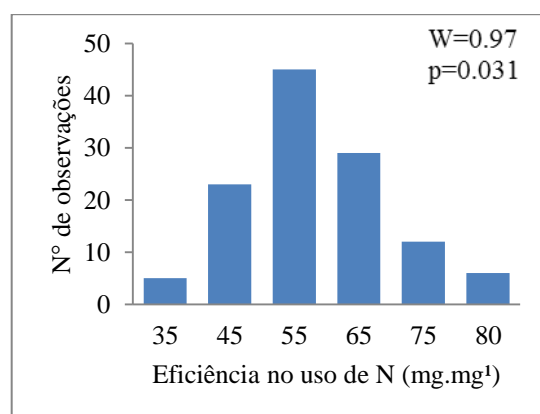
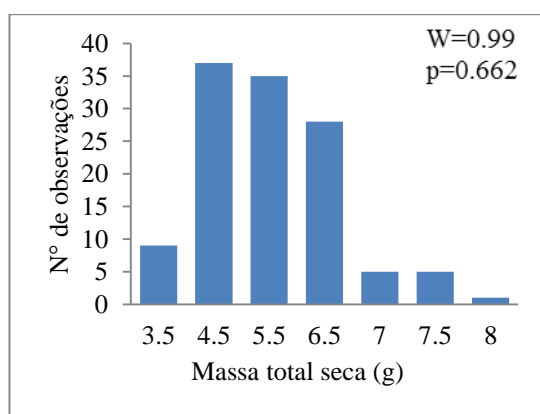
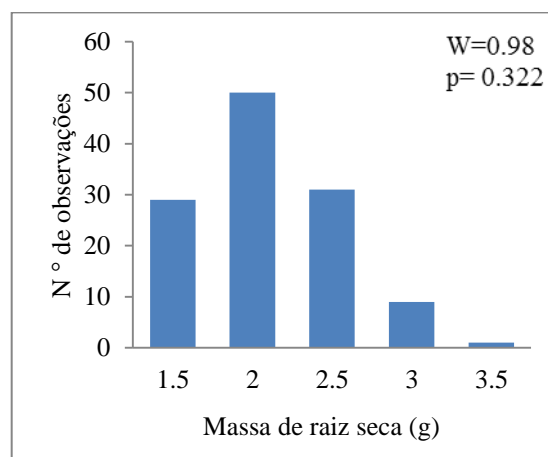
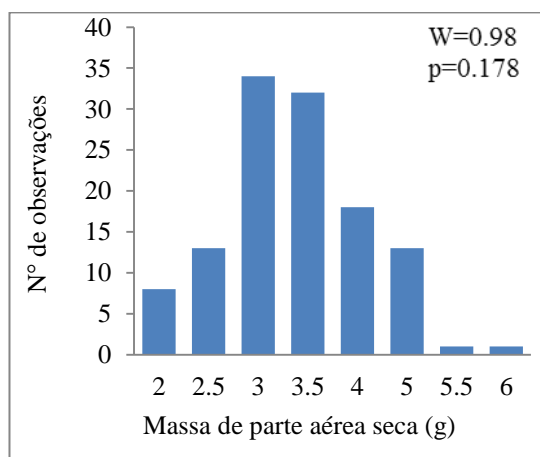
NRN número de raízes nodais, NRS número de raízes seminais, CT crescimento total, MPAS massa da parte aérea seca, MRS massa de raiz seca, MTS massa total seca, RSR relação entre raiz e parte aérea, EAbN eficiência na absorção de N, EUtN eficiência na utilização de N, EUN eficiência no uso de N, DMR diâmetro médio de raiz, CTR comprimento total de raiz, ASR área superficial de raiz, VR volume de raiz.

^{ns} não significativo; * e ** significativo a P < 0.05, P < 0.01, respectivamente.

Tabela 2 Média dos caracteres massa de parte aérea (MPAS), massa de raiz (MRS), massa total (MTS), eficiência no uso de N (EUN), diâmetro médio de raiz (DMR), comprimento total de raiz (CTR), área superficial de raiz (ASR) e volume de raiz (VR) avaliados nas seis gerações derivadas do cruzamento entre as linhagens de milho-pipoca 05-425-1 x 05-274-1 em baixo N.

Gerações	MPAS (g)	MRS (g)	MTS (g)	EUN (mg.mg ⁻¹)	DMR (mm)	CTR (cm)	ASR (cm ²)	VR (cm ³)
P1	2.89 C	1.39 B	4.29 C	49.36 BC	0.48 A	8577.51 D	1301.03 D	15.79 C
P2	1.90 D	0.98 C	2.89 D	30.52 D	0.43 B	8281.41 D	1095.40 E	11.64 D
F1	3.25 AB	1.99 A	5.24 A	55.16 A	0.47 A	11787.29 A	1720.96 A	20.15 A
F2	3.13 B	1.82 A	4.96 B	53.21 AB	0.47 A	10457.08 BC	1546.33 BC	18.37 AB
B1	3.38 A	1.82 A	5.20 AB	56.66 A	0.48 A	10787.89 B	1632.71 AB	19.78 A
B2	2.85 C	1.53 B	4.38 C	45.91 C	0.46 A	9699.29 C	1405.56 CD	16.31 BC

Médias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem estatisticamente pelo teste LSD ($p < 0.05$).



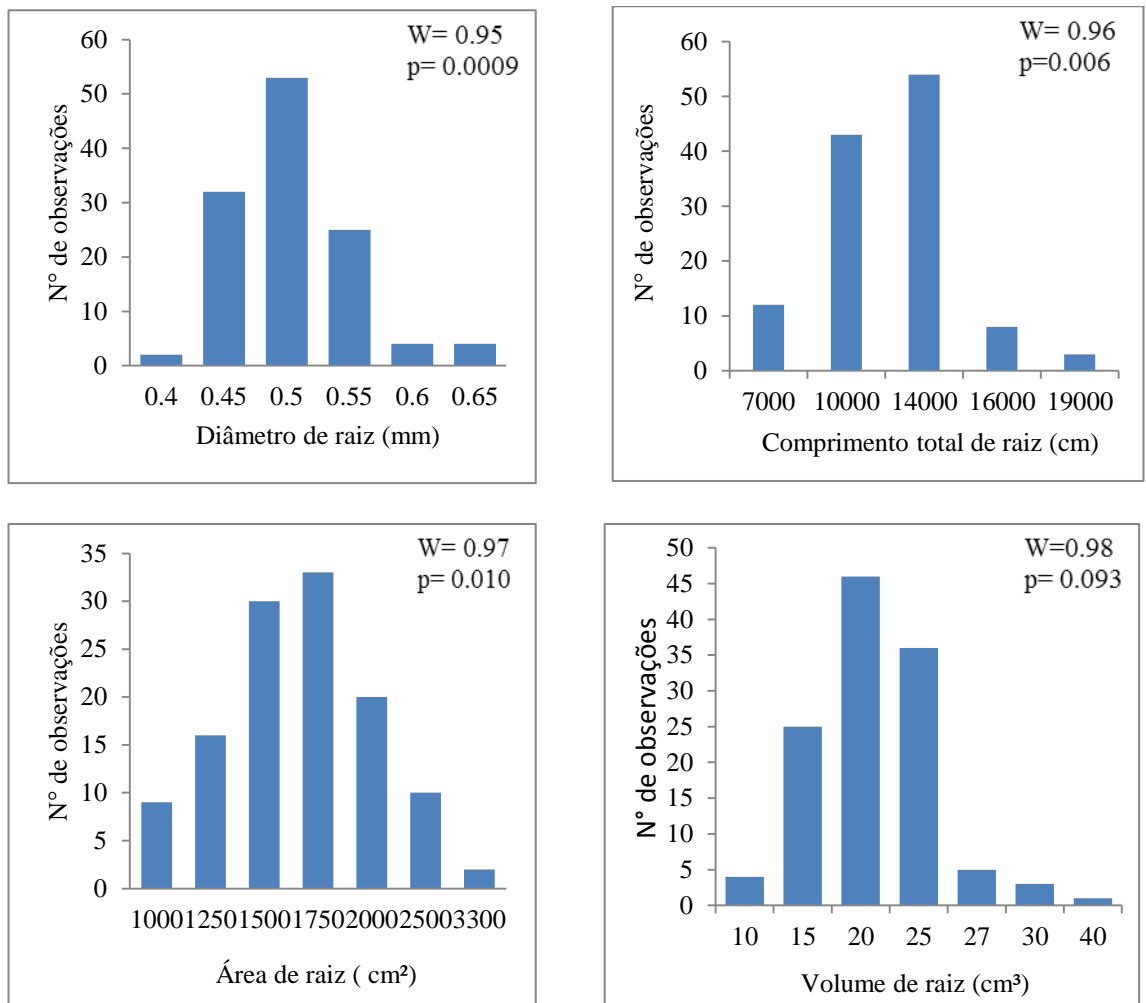


Figura 1 Distribuição de frequências e teste de normalidade de Shapiro-wilk (W) para os caracteres relacionados com a eficiência no uso de N na geração F2.

Tabela 3 Estimativas dos efeitos gênicos e tipo de interação epistática para caracteres massa de parte aérea (MPAS), massa de raiz (MRS), massa total (MTS), eficiência no uso de N (EUN), diâmetro médio de raiz (DMR), comprimento total de raiz (CTR), área superficial de raiz (ASR) e volume de raiz (VR) em milho-pipoca sob baixo N.

Caracteres	Efeitos gênicos						Tipo de interação epistática
	<i>m</i>	[d]	[h]	[i]	[j]	[l]	
MPAS (g)	2.473	0.495**	1.867**	-0.070**	0.076 ^{ns}	-1.081**	Duplicada
MRS (g)	1.787	0.206**	-0.048**	-0.594**	0.159**	0.252**	Duplicada
MTS (g)	4.260	0.702**	1.819**	-0.664**	0.235**	-0.830**	Duplicada
EUN (mg.mg ⁻¹)	47.634	9.419**	14.778**	-7.690 ^{ns}	2.670 ^{ns}	-7.244 ^{ns}	—
DMR (mm)	0.460	0.028**	0.056**	-0.002**	-0.015**	-0.045**	Duplicada
CTR (cm)	9283.40	148.051 ^{ns}	2190.813 ^{ns}	-853.94 ^{ns}	1881.114 ^{ns}	313.074 ^{ns}	—
ASR (cm ²)	1307.00	102.816 ^{ns}	543.366 ^{ns}	-108.778 ^{ns}	248.660 ^{ns}	-129.400 ^{ns}	—
VR (cm ³)	15.00	2.073**	8.323**	-1.282*	2.808 ^{ns}	-3.165 ^{ns}	—

m média das linhagens parentais, [d] efeito aditivo, [h] efeito de dominância, [i] efeito epistático aditivo x aditivo, [j] efeito epistático aditivo x dominante, [l] efeito epistático dominante x dominante.

^{ns} não significativo; * e ** significativo a $P < 0.05$, $P < 0.01$, respectivamente.

Tabela 4 Estimativas dos componentes aditivo (D), dominante (H), ambiental (E) da variância e herdabilidade no sentido restrito (h_n^2) para os caracteres relacionados com a eficiência no uso em baixo N, obtidos a partir das gerações derivadas do cruzamento 05-425-1 x 05-274-1.

Caracteres	D	H	E	h_n^2 (%)
MPAS (g)	0.30	0.27	0.35	26
MRS (g)	0.28	0.00†	0.15	47
MTS (g)	0.92	0.00†	0.75	38
EUN (mg.mg ⁻¹)	42.88	0.00†	130.91	14
DMR (mm)	3.62 x 10 ⁻³	0.00†	1.78 x 10 ⁻³	50
CTR (cm)	7.49 x 10 ⁶	0.00†	8.30 x 10 ⁶	31
ASR (cm ²)	1.26 x 10 ⁵	0.00†	1.19 x 10 ⁵	34
VR (cm ³)	20.69	0.00†	14.00	42

Massa de parte aérea (MPAS), massa de raiz (MRS), massa total (MTS), eficiência no uso de N (EUN), diâmetro médio de raiz (DMR), comprimento total de raiz (CTR), área superficial de raiz (ASR) e volume de raiz (VR).

† estimativa negativa

Tabela 5 Correlação genética (r_G) para os caracteres: massa de parte aérea (MPAS), massa de raiz (MRS), massa total (MTS), eficiência no uso de N (EUN), diâmetro médio de raiz (DMR), comprimento total de raiz (CTR), área superficial de raiz (ASR) e volume de raiz (VR) avaliados na geração F2 proveniente do cruzamento 05-425-1 x 05-274-1, em baixo N.

Caracteres	MRS (g)	MTS (g)	EUN (mg.mg ⁻¹)	DMR (mm)	CTR (cm)	ASR (cm ²)	VR (cm ³)
MPAS	0.29	0.89	1.00	-0.07	-0.35	-0.32	-0.20
MRS		0.70	0.46	-0.02	0.60	0.70	0.71
MTS			1.00	-0.05	0.05	0.13	0.21
EUN				-0.17	-0.42	-0.38	-0.19
DMR					-0.67	-0.35	0.10
CTR						1.00	0.70
ASR							0.90