

Competição entre megaspórios em milho (*)

F. G. Brieger

*Escola Superior de Agricultura
"Luiz de Queiroz", Universidade
de S. Paulo*

ÍNDICE

1 — Introdução	240	4 — Competição entre os megaspórios <i>Sp e sp</i>	249
2 — Eliminação de tubos polínicos	242	5 — Discussão	251
3 — Eliminação no lado feminino	245	6 — Conclusões	256
		Abstract	258
		Literatura	259

(*) Recebido para publicação em 13-IX-1945.

1 — INTRODUÇÃO

Os experimentos relatados nesta publicação foram iniciados em 1933 com material derivado de sementes cedidas gentilmente pelo Dr. P. C. MANGELSDORF para o uso em aulas práticas. Durante o trabalho de manutenção, notei indicações de uma competição entre megaspórios e comuniquei esta observação por carta ao Dr. MANGELSDORF. Depois resolvi adiar a publicação, para poder julgar o material extenso colhido por este autor em colaboração com o Dr. R. SINGLETON.

A diferença entre as conclusões às quais cheguei e aquelas dos dois autores citados me parece ser essencialmente uma consequência do método diferente de análise estatística empregada. Os dois autores têm material muito amplo, mas executando uma análise sumária, eles evidentemente perderam informações que apenas uma análise minuciosa, mesmo com material menos volumoso, pode fornecer.

Trata-se da ação do gen "Small pollen", denominada **Sp** e localizado no cromossômio IV. Este gen foi descoberto por MANGELSDORF (1928, 1931, 1932), o qual mostrou que os dois tipos de grãos de pólen **Sp** e **sp**, de tamanhos diferentes, podem ser separados por meios mecânicos. Polinizações com grãos separadas por peneiras, provam que ambos os tipos, tanto os grãos de pólen grandes **Sp**, como os pequenos **sp**, se desenvolvem normalmente, os tubos polínicos crescendo no tecido condutor das barbas dos indivíduos polinizados até alcançar as oosferas nos óvulos. Porém em misturas, que podem ser obtidas artificialmente ou que são encontradas em heterozigotos, existe uma eliminação dos tubos polínicos da constituição **sp**. Assim, os gens gametofíticos **Sp** e **sp** têm um efeito duplo: sobre o tamanho dos grãos de pólen e sobre o crescimento dos tubos polínicos. Não se pode dizer por enquanto se o desenvolvimento lento dos tubos polínicos da constituição **sp** é simplesmente causado pela quantidade menor de matérias de reserva dos grãos de pólen pequenos, ou por outros processos fisiológicos mais complicados.

SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) encontraram também uma eliminação no lado feminino, que eles atribuem a uma seleção entre zigotos, respectivamente de óvulos e grãos inteiros. Porém, cheguei à conclusão de que se trata de uma competição entre megaspórios dentro dos óvulos, da mesma forma como observado por RENNERT (1921) em *Oenothera*. Esta competição entre megaspórios consiste no seguinte:

Em *Oenothera*, milho e muitas outras plantas, quatro megaspórios são formados e dispostos em fila dentro de cada óvu-

lo jovem. Dêstes apenas um se desenvolve, formando o saco embrionário, enquanto que os outros três degeneram, da mesma forma como denegeram os corpúsculos polares na maturação das oosferas em animais. O megaspório sobrevivente é aquele localizado mais por dentro do óvulo, próximo à parte basal ou calazal, por onde entram as substâncias nutritivas.

Em plantas heterozigotas para um gen que provoca uma eliminação completa dos megaspórios, metade dos megaspórios na posição chalazal recebe o gen letal e fica assim eliminada. Consequentemente não encontramos um saco embrionário mais tarde nesta metade dos óvulos. Assim, quando o efeito da posição é combinado com uma seleção do megaspório devido à ação de um gen, devemos esperar em heterozigotos, que megaspórios que deviam sobreviver de acôrdo com a sua posição calazal, serão eliminados pela ação do gen letal na metade dos óvulos. Na outra metade coincidem os efeitos favoráveis da posição e a presença do alele normal do gen letal, e o megaspório se desenvolve normalmente. A planta heterozigota para o gen letal produz consequentemente apenas metade de óvulos férteis, sendo a outra abortiva.

No caso de uma competição de megaspórios a situação muda. Temos em heterozigotos também um gen que favorece o desenvolvimento dos megaspórios e outro alele que os prejudica. Este efeito, favorecendo e prejudicando, é fisiologicamente mais forte do que o efeito da posição. Apenas quando o megaspório calazal recebe o gen favorável, coincidindo assim os dois efeitos favoráveis de posição e constituição genética, êle se desenvolve normalmente e forma o saco embrionário. Porém, no caso contrário, quando êste megaspório recebia o gen prejudicial, êle não é mais capaz de continuar o seu desenvolvimento, mas agora um megaspório que contém o gen favorável forma o saco embrionário, apesar de que não estava na posição calazal.

Temos uma eliminação de genótipos em ambos os casos, dos gens letais e dos gens de competição. Porém, no caso dos gens letais, o número de óvulos abortivos corresponde ao número de gens eliminados, quando no caso da competição há apenas uma eliminação de gens, mas todos os óvulos contêm um saco embrionário e são férteis.

RENNER verificou em certos casos em *Oenothera* a presença de uma seleção de genótipos que não foi acompanhada pelo aparecimento de óvulos abortivos ou de sementes vãsias. Histologicamente êle comprovou que apenas em 50% dos óvulos o megaspório calazal deu o saco embrionário, quando nos

outros 50% um megaspório em outra posição se desenvolveu, ficando eliminado o gone em posição calazal.

Tentarei no presente trabalho demonstrar que no milho uma competição semelhante existe, entre megaspórios, em heterozigotos da constituição *Sp sp*.

2 — ELIMINAÇÃO DE TUBOS POLÍNICOS

Em primeiro lugar discutiremos a competição gametofítica entre os tubos polínicos, causada pela ação dos gens *Sp* e *sp*. O comportamento de tais gens de competição foi discutido por mim em duas publicações recentes (1945a e 1945b) das quais a primeira dá um resumo geral da literatura, com referências especiais ao milho. Expliquei que uma análise direta, por contagem ou medições dos tubos polínicos, é em geral impossível por razões técnicas, de modo que métodos indiretos têm que ser introduzidos. Estes consistem na análise detalhada de gens, ligados com os fatores gametofíticos e que servem como indicadores. As aberrações constatadas na sua segregação dão as informações necessárias para depois calcularmos tanto a intensidade da competição como as frequências de "crossing-over" entre os gens indicadores e os fatores gametofíticos. Para tal fim podemos usar fórmulas propostas por BRIEGER (1930, 1937b, 1945a e b).

Indicando os gens indicadores com *A* e *a*, os fatores gametofíticos com *Ga* e *ga*, a frequência de genes *ga*, que funcionam, com *f* e finalmente a frequência de "crossing-over" com *c*, então teremos a segregação nos "backcrosses", indicada no Quadro I.

QUADRO I

Tubos Polínicos do Heterozigoto <i>Ga ga</i>		Zigotos no backcrosses : $aa \times \frac{a Ga}{A ga}$	
Constituição	Frequência	Constituição	Frequência
<i>a Ga</i>	$(1-c) \cdot (1-f)$	$\left. \begin{array}{l} \frac{a Ga}{a -} \\ \frac{a ga}{a -} \end{array} \right\}$	$a a$ $1 - (f + c - 2fc)$ (maior do que 50%)
<i>a ga</i>	$c \cdot f$		
<i>A Ga</i>	$c \cdot (1-f)$	$\left. \begin{array}{l} \frac{A Ga}{a -} \\ \frac{A ga}{a -} \end{array} \right\}$	$A a$ $f + c - 2fc$ (menor do que 50%)
<i>A ga</i>	$(1-c) \cdot f$		

O valor de c é em geral aproximadamente constante, mas a intensidade da eliminação f de outro lado é quase sempre variável, e não é raro que podem ser distinguidas linhagens genotipicamente diferentes, com eliminação mais forte ou mais fraca (BRIEGER, 1937b, 1945a).

Usámos como gen indicador, para a ação do gen sp , o fator para milho doce $su\ 1$. Os resultados da segregação em 21 espigas do "backcross" contendo um total de 5.425 grãos, consta do Quadro 2.

Em vez de 50% de grãos duros da constituição $Susu$, obtivemos de zero até 12% nas diferentes espigas do "backcross", com uma média para tôdas as espigas de 5,62%.

No teste de homogeneidade podemos agrupar as espigas em três grupos, sendo elas descendentes de três plantas heterozigotas $Su\ sp/su\ Sp$, e executar três testes de X^2 :

X^2 teste entre tôdas as 21 espigas relativo à média geral de 5,62%.

X^2 teste "entre grupos", isto é, entre as 3 médias parciais, relativo à média geral.

X^2 teste "dentro grupos", isto é, entre as espigas individuais, mas relativo à média parcial de cada grupo.

O que nós fazemos assim é uma decomposição do valor total de X^2 , análoga à decomposição do erro standard na "analysis of variance" (BRIEGER 1937a). Esta forma de análise nos dá duas possibilidades de se tirarem conclusões: podemos determinar se os valores de X^2 são significantes ou não, e depois compará-los entre si para determinar se alguns dos valores ou componentes são maiores do que os outros.

O X^2 teste para tôdas as 21 espigas relativo à média geral, dá um valor de 64,15, com 20 graus de liberdade, e é assim bastante signficante.

Conclusão: A eliminação evidentemente é bem variável nas diferentes espigas.

O X^2 teste entre as médias dos três grupos, com X^2 igual a 16,633 e nf igual a 2, também é signficante. Estas diferenças entre os descendentes de três indivíduos autofecundados devem ser atribuídas às diferenças da sua constituição genética, isto é, à presença de gens modificadores, além dos gens Sp e sp .

Conclusão: A eliminação é diferente nas três famílias.

O X^2 teste entre espigas individuais dentro de cada grupo, dá os seguintes valores:

1.o grupo	$X^2 = 35,37$	$nf = 9$	significante
2.o grupo	$X^2 = 6,60$	$nf = 4$	insignificante
3.o grupo	$X^2 = 2,29$	$nf = 5$	insignificante
Todos	$X^2 = 44,26$	$nf = 18$	significante

Conclusão: A variação da eliminação é pequena em duas progênies, e grande na terceira. Serão necessários estudos das futuras gerações para decidir se a variação é fenotípica ou genotípica.

Finalmente, a comparação do X^2 "entre grupos" e "dentre grupos" dá o seguinte resultado:

$$\hat{\theta} = \sqrt{\frac{16,63 : 2}{44,26 : 18}} = 1.84 \quad \left| \begin{array}{l} nf1 = 2 \\ nf2 = 18 \end{array} \right. \text{ insignificante}$$

Conclusão: A variação entre as progênies é da mesma ordem como a variação dos indivíduos.

Estas quatro conclusões podemos agora resumir da seguinte forma: a eliminação de tubos polínicos *sp* é variável, com certeza genotipicamente, como provavelmente também fenotipicamente.

Devemos agora determinar quantitativamente a intensidade da eliminação e os limites da sua variação. Para proceder com os cálculos necessários precisamos conhecer em primeiro lugar o valor de "crossing-over" entre os gens "small pollen" e "doce". Atribuindo toda a variação excessiva às irregularidades da intensidade da eliminação, podemos concluir que este valor de "crossing-over" é de cerca de 3% ou 0,03 até 4% ou 0,04.

Usando as relações dadas no Quadro 1 e designando a frequência de grãos duros *Susu* como o símbolo (*Su*), temos a seguinte determinação da frequência de tubos polínicos *sp* que funcionam no "backcross":

$$(Su) = f+c - 2fc = c+f. (1-2c)$$

$$f = \frac{(Su)-c}{1-2c} = \frac{(Su)-0,03}{0,94}$$

$$\text{ou } f\% = \frac{(Su\%)-c\%}{100-2c\%} = \frac{(Su\%)-3}{94}$$

Com esta fórmula foram calculados os valores contidos na última coluna do quadro 2. A eliminação é bastante forte, funcionando apenas de zero até no máximo 10% de tubos polínicos *sp* em vez dos 50% esperados na segregação de um "backcross" com um valor de 2,8% para o total das 21 espigas.

3 — ELMINAÇÃO NO LADO FEMININO

Inicialmente foram analisadas 14 plantas de constituição *Su sp / su Sp*, das quais 6 foram polinizadas com pólen de plantas homozigotas da constituição (*susu*) e 8 autofecundadas. A porcentagem de grãos *Susu* nestes dois grupos de espigas é quase idêntica, 32% no primeiro e 38% no segundo. (Quadro 3). Esta pequena diferença não era para ser admirada, pois, como vimos no capítulo anterior, nas plantas de constituição *Susp / suSp* a eliminação dos tubos polínicos não é completa. Três até 12% dos tubos polínicos com o gen *Su* estão funcionando e transmitindo este gen.

Os valores obtidos nestas 14 espigas devemos agora comparar com as porcentagens que nós podíamos calcular com a ajuda de várias fórmulas genéticas.

Em primeiro lugar, o "backcross" devia dar o resultado seguinte se não houvesse eliminação alguma:

$$\frac{1}{100} (50\% Su + 50\% su) \text{ ♀ } \times (100\% su) \text{ ♂ } = 50\% \text{ } \underline{Su} + 50\% \text{ } \underline{su}$$

Na geração *F2* podemos fazer os cálculos seguintes, também supondo que não havia uma eliminação no lado feminino, e tomando em consideração que há uma transmissão do gen *Su* pelo pólen em 3 até 12% dos tubos polínicos, devido ao "crossing-over" e à eliminação incompleta:

$$\begin{aligned} \frac{1}{100} (50\% Su + 50\% su) \text{ ♀ } \times (3\% Su + 97\% su) \text{ ♂ } \\ = 51,5\% \text{ } \underline{Su} + 48,5\% \text{ } \underline{su} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{1}{100} (50\% Su + 50\% su) \text{ ♀ } \times (12\% Su + 88\% su) \text{ ♂ } \\ = 56,0\% \text{ } \underline{Su} + 44,0\% \text{ } \underline{su} \end{aligned}$$

Tomando ainda em consideração uma eliminação no lado feminino de gâmetas ou gones *Susp*, o valor de grãos duros nas

espigas obtidas no "backcross" ou na auto-fecundação deve ser menor ainda do que 50% no primeiro e do que 51,5% até 56,0% no outro.

Uma inspeção dos dados do Quadro 3 prova a existência de uma eliminação bastante forte no lado feminino, pois as porcentagens das 14 espigas, com um total de 4.430 grãos, são bem menores do que os valores mencionados 50%. Os valores individuais são extremamente variáveis, e o X^2 teste para cada uma das duas médias parciais dá valores bastante grandes e na sua maioria significantes.

Verificamos então que não só há uma eliminação bem forte no lado feminino, mas que a intensidade desta eliminação é do mesmo modo variável, como constatado no capítulo anterior para a eliminação de tubos polínicos.

Seria interessante calcular também para o lado feminino a frequência f dos genes sp que conseguem vencer a competição dos outros da constituição Sp . Nos "backcrosses" femininos usamos a mesma fórmula dada acima para os "backcrosses" masculinos.

Para as espigas autofecundadas, a fórmula é um pouco mais complicada, pois temos que tomar em consideração a eliminação tanto no lado feminino como no masculino. A frequência dos oito genótipos esperados é dada no Quadro 4. As fórmulas nas respectivas colunas foram calculadas supondo que todos os tubos, menos os "crossovers", contêm também o gen Su , e tomando-os também em consideração devemos esperar um pequeno aumento da porcentagem total de grãos duros da constituição Su em consequência de uma eliminação imperfeita.

Combinando os termos do Quadro 4, obtemos para a frequência dos sacos embrionários da constituição Su que funcionavam nos heterozigotes da constituição $Susp/suSp$, quando autofecundados:

$$f = \frac{(Su) - 1 + (1-c)^2}{(1-c) \cdot (1-2c)}$$

e substituindo para c o valor determinado no capítulo anterior de 0,03 :

$$f = \frac{(Su) - 0,0591}{0,9118}$$

A última coluna do Quadro 3 contém os valores de f calculados com as fórmulas. A média de f tanto das espigas do "backcross" como das espigas autofecundadas é cerca de 30%

sendo os valores extremos por espiga 17% e 46%, em comparação com o valor esperado sem eliminação de 50%.

Em seguida foram executados dois experimentos, com o fim de determinar se as variações da intensidade de eliminação são de natureza genotípica ou fenotípica.

Em primeiro lugar foram estudados os descendentes das duas plantas que deram a menor e a maior eliminação, depois de autofecundadas: planta 10-100 com 21,2% de grãos duros e uma eliminação de $f = 17,8\%$ e planta 10-101 com 47,6% de grãos duros e 45,7% de eliminação (Quadro 3). Os resultados da análise das espigas descendentes são reunidos em forma sumária no Quadro 5 e detalhadamente nos Quadros 6 e 7.

É evidente pelas fórmulas genotípicas constantes do Quadro 4, que os descendentes das plantas autofecundadas devem ter diferentes genótipos. Levando-se em consideração apenas as plantas da constituição Susu, podemos esperar os seguintes tipos:

$\frac{Su\ sp}{su\ Sp}$, não "crossover" para (Susp). Os genótipos devem de novo dar uma eliminação de gens Su.

$\frac{Su\ Sp}{su\ Sp}$, "crossovers" para os fatores no lado feminino. As plantas darão uma segregação simples monofatorial.

Devemos acrescentar ainda mais dois tipos que resultam do funcionamento raro de um tubo polínico da constituição sp:

$\frac{Su\ sp}{su\ sp}$, "crossovers" no lado masculino, que não darão mais eliminação, mas uma segregação normal monofatorial.

$\frac{Su\ Sp}{su\ sp}$, "crossovers", simultâneos no lado feminino e masculino, e que devem dar agora uma deficiência dos grãos doces.

É evidente, depois de uma inspeção dos dados no Quadro 5, que os três tipos de segregação foram encontrados: 14, respectivamente 5 espigas deram apenas cerca de 40% ou menos de

grãos duros; 2, respectivamente, 4 espigas deram uma segregação normal de 50% grãos duros; 2 respectivamente, 1 espiga deu um excesso de grãos duros e uma deficiência dos grãos doces de cerca de 40%.

A análise detalhada dos dados (Quadros 6 e 7), inclusive o X^2 teste de homogeneidade e o cálculo da intensidade de eliminação constam dos Quadros 6 e 7. O resultado é a verificação da existência de uma grande variabilidade de eliminação. O mais importante, porém, é que ambos os grupos de famílias variam de modo diferente. Os descendentes da planta 10-100 repetem a amplitude completa já encontrada nas famílias originais, quando os descendentes de outra planta 10-101 são menos variáveis.

Esta diferença entre os descendentes das duas plantas indica que a eliminação é, no mínimo até um certo ponto, devida a fatores genéticos, isto é, ao balanço entre gens modificadores.

Um segundo experimento prova claramente que existe também uma forte variação fenotípica.

Durante a contagem dos grãos nas espigas observei indicações de uma diferença de porcentagem dos grãos duros em diferentes partes da espiga. Isto podia ser atribuído, nas espigas F₂, a uma eliminação diferente entre tubos polínicos, de acordo com a distância que eles têm que crescer até atingir os óvulos, como explicado em outro lugar (BRIEGER 1945b). Para eliminar um tal efeito, executei um experimento especial, usando apenas "backcrosses" nos quais as plantas heterozigotas eram usadas como fêmeas. Para a contagem, as 15 espigas foram divididas em duas partes aproximadamente iguais, e a porcentagem de grãos duros determinada tanto na metade superior como na inferior de cada espiga, calculando depois ainda o valor de delta para a diferença entre as porcentagens por espiga (Quadro 8, última coluna). Como é de conhecimento geral, tais valores de delta podem ser transformados em valores de X^2 pelo simples processo da elevação ao quadrado. Somando estes quadrados temos o X^2 total das 15 espigas, o qual consta no canto direito do Quadro 8. Finalmente foi também analisado o resultado total do conjunto de todas as espigas (Quadro 8, última linha). Assim, podemos tirar as nossas conclusões por três processos:

Os quocientes delta por espiga mostraram que em 15 valores, a maioria ou 11 são negativos, e dois destes são altamente significantes (fora do 1% limite unilateral de 3,09), um e significativo (fora de 1% limite de 2,32) e finalmente dois são duvidosos (fora de 5% limite de 1,64%), sendo apenas os 6 restantes insignificantes.

Devemos aplicar neste caso não os limites bilaterais, mas os limites unilaterais (BRIEGER, 1945c).

O X^2 total de 64,73, sendo altamente significativa, prova que o conjunto dos 15 valores não é devido ao acaso, mas que se trata de desvios sistemáticos.

Assim já está comprovado que existe uma tendência pronunciada para o aparecimento de menos grãos duros na parte superior da espiga do que na parte inferior, e que podemos apenas atribuir a diferenças da intensidade da competição gametofítica.

Finalmente o total de todas as 15 espigas dá em 5.614 grãos contados, 38,3% de grãos duros na parte superior e 43,6% na parte inferior. A diferença com um valor para o desvio relativo (diferença dividida pelo erro standard da diferença) igual a — 4,06 é altamente significativa (10/00 limite : 3,09).

Está então comprovado que a eliminação é bem mais forte na parte superior da espiga do que na parte inferior. Uma vez que as partes têm sempre a mesma constituição genotípica, não pode haver dúvida alguma que se trata de variações fenotípicas da eliminação.

4 — COMPETIÇÃO ENTRE OS MEGASPÓRIOS *Sp* e *sp*

Finalmente, devemos ainda explicar a natureza da eliminação discutida acima. Como exposto na introdução, podemos distinguir uma eliminação simples e uma competição entre megaspórios. No último caso, todos os ovários devem conter no seu único óvulo um saco embrionário normal, e não terá uma eliminação visível de grãos. Porém, o caso oposto, de uma eliminação simples, deve resultar no aparecimento de óvulos imperfeitamente desenvolvidos ou de grãos mal formados. A existência destas anormalidades é muito fácil de constatar, pois a falta de um número relativamente grande de grãos é sempre visível nas espigas de milho, as quais ficam irregularmente cheias de grãos ou mostram, no mínimo, um arranjo irregular das fileiras. Nada disso, porém, foi observado no nosso material, pois as espigas eram sempre cheias e com fileiras regulares.

Excluindo dos dados contidos nos Quadros 3, 6 e 7 apenas as sete espigas de heterozigotos *sp* e *Sp* que eram incompletas com menos de 200 grãos, nas restantes 29 espigas nenhuma falta de grãos podia ser constatada. Para explicar melhor a situação, mencionaremos alguns casos extremos.

Na espiga 4-23 x 3-21 (Quadro 6) com um total de 303

grãos, 249 eram grãos doces e apenas 54 ou 17,8% duros. Assim, faltaram cerca de $249 - 54 = 195$ grãos duros, pois uma eliminação sem substituição devia ter dado mais ou menos 249 grãos doces e 249 grãos duros, dos quais 54 bem desenvolvidos e o resto rudimentares. Agora, a falta de 195 grãos num total de 500 seria muito visível, não somente causando irregularidades nas fileiras, mas aparecendo muitos lugares vazios na espiga. Nada disso foi observado, e a espiga era bem grande, com fileiras regulares.

Em três outras espigas, com 241, 254 e 344 grãos, faltou metade dos grãos duros, pois as espigas tinham apenas cerca de 25% em vez de 50% de grãos Su su. Se a eliminação era de óvulos, devíamos esperar 125, 120 e 176 lugares que ficavam vazios. As espigas, porém, eram chelas, com fileiras regulares.

Assim, é evidente que não existe uma falta de grãos que corresponda ao número de megaspórios eliminados. Somos forçados a concluir que a eliminação de certos megaspórios foi compensada pela sua substituição por outros megaspórios em cada óvulo, de modo que nenhum óvulo ficou estéril ou abortou.

Podemos ainda executar uma outra prova. Se a eliminação causada pelo fator *sp* resultasse numa eliminação de óvulos inteiros, então o número de grãos maduros nas espigas com eliminação devia sempre ser menor do que nas espigas com eliminação.

Reunindo todos os dados dos Quadros 3, 6 e 7, temos o seguinte:

"Backcross" com eliminação : 24 espigas com um total de 8.494 grãos ou 354 grãos por espiga. Frequência da classe parcialmente eliminada 38,00%.

Autofecundação com eliminação: 8 espigas com um total de 3.136 grãos ou 392 grãos por espiga. Frequência da classe eliminada 37,85%.

"Backcross" sem eliminação : 6 espigas com um total de 1.858 grãos ou 310 grãos por espiga. Frequência observada das duas classes : 50,4% e 49,6%.

São justamente as espigas com eliminação que contêm o maior número médio de grãos por espiga.

Nos "backcrosses" com eliminação temos num total de 8.494 grãos, sendo que 5.269 grãos pertencem à classe favore-

cida pelo gen *Sp* e apenas 3.225 grãos pertencem à classe parcialmente eliminada. Se a eliminação fôsse de óvulos, então podíamos determinar que foram eliminados cerca de 5.269 menos 3.225 ou 2.043 óvulos ou grãos. Assim, o número hipotético total de óvulos presentes nas 24 espigas podia ser determinado e devia ter sido 8.494 mais 2.043 ou 10.537 óvulos. Isto corresponde a um número médio por espiga de 439, ou 130 óvulos mais do que atualmente encontrados nas espigas sem eliminação. Devemos frisar que uma média de grãos tão alta dificilmente podia ser esperada no tipo de milho usado nestas experiências.

Finalmente podemos mencionar mais um ponto. Se a eliminação de megaspórios causa o aborto de óvulos, devemos esperar que exista uma ligação estreita entre a intensidade da eliminação e o número de óvulos que funcionavam. Calculando o coeficiente da correlação achámos o valor de $r = + 0,24$, que é insignificante. Não existe nenhuma correlação entre a eliminação dos megaspórios e o número de grãos na espiga.

Em resumo, a regularidade das fileiras nas espigas, a ausência de falhas de grãos, o número médio elevado de grãos por espiga não deixam dúvida alguma de que não havia uma eliminação de óvulos ou grãos. Resta assim como única explicação aceitável da ação do gen *sp* sobre os megaspórios: os megaspórios *sp* eliminados são sempre substituídos por megaspórios *Sp*, dentro de cada óvulo.

5 — DISCUSSÃO

Nós demos acima os resultados dos nossos estudos sem entrar ainda em uma discussão da literatura, e especialmente do trabalho detalhado, já mencionado na introdução, de SINGLETON AND MANGELSDORF (1940).

a) Ação do gen *sp* sobre o pólen — MANGELSDORF (1931, 1932), SINGLETON (1932) e SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) já descrevem os principais efeitos dos gens *Sp* e *sp* como eles podem ser verificados em heterozigotos. O tamanho dos grãos de pólen *sp* é em geral menor do que o dos grãos de pólen *Sp*. As medições executadas no meu material deram o mesmo resultado, de modo que não precisam ser relatadas aqui em detalhe. (GURGEL 1944). As duas curvas de distribuição, do tamanho dos grãos de pólen, *Sp* e *sp*, são às vezes bem distintas, às vezes transgressivas, dando apenas uma curva bimodal para os heterozigotos,

O segundo efeito dos aleles **Sp** e **sp** consiste em que eles causam em heterozigotos uma forte competição de tubos polínicos. MANGELSDORF (1931, 1932) demonstrou, separando os dois tipos de grãos de pólen por peneiras, que ambos são capazes separadamente de crescer até atingir os óvulos e fertilizar normalmente as oosferas. Porém, quando se usa a mistura normal do pólen dos heterozigotos, praticamente todos os tubos **sp** são excluídos da fertilização pelo desenvolvimento mais rápido dos tubos **Sp**. Tanto SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) e SINGLETON (1940) como nós, verificamos que às vezes tubos **sp** conseguem vencer a competição. Os dados dos autores não permitem uma avaliação detalhada. Em nosso material constatamos que a porcentagem de tubos **sp** que funcionam varia entre 0% e 20% do total de tubos **sp** formados, isto é, em vez dos 50% esperados nos heterozigotos, podem funcionar entre 0% e 10% de tubos **sp**.

Seria interessante verificar se existe uma correlação entre a porcentagem dos tubos **sp** que vencem a competição e a transgressão das curvas de tamanho dos grãos de pólen, uma comparação ainda não executada.

Considerando a grande variação de intensidade da competição observada em plantas irmãs, chegamos à conclusão que esta variabilidade pode ser de natureza fenotípica. É muito interessante que SINGLETON (1940) constatou que a intensidade da eliminação dos tubos **sp** depende das plantas usadas como fêmeas, sendo ela mais fraca em plantas de linhagem Connecticut 81 do que em Purdue 39.

b) Ação do gen **Sp** nos óvulos — SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) já constataram que há, nos heterozigotos **Sp sp**, também uma eliminação no lado feminino, mas o modo sumário da apresentação dos dados não permite avaliar a intensidade e variabilidade da mesma. A análise individual do nosso material prova que a eliminação varia entre amplos limites, porém sem ser em caso algum completa. De todos os megaspórios formados sobrevivem e se desenvolvem para grãos normais apenas 17% até 49,5% de megaspórios da constituição **sp**.

A causa desta variação pode ser genotípica ou fenotípica. A diferença das duas progênes analisadas pode ser tomada como indicação de uma variação genotípica. De outro lado, fizemos uma prova que demonstra claramente a existência da variação fenotípica. A intensidade da eliminação dos megaspórios **sp** é sempre mais forte na metade superior da espiga do

que na parte inferior. Não pode haver nenhuma diferença genotípica entre as duas metades da espiga da mesma planta, mas apenas diferenças fenotípicas.

c) **Eliminação dos megaspórios** — Desde que RENNERT (1921) descobriu uma competição entre megaspórios em *Oenothera*, muitos autores se esforçaram para encontrar este mesmo fenômeno, bastante interessante, em outras plantas. Citaremos apenas algumas referências ao milho que conhecemos.

RHOADES (1942) verificou que um tipo anormal do cromossômio 10 do milho é transmitido irregularmente. Existe uma segregação preferencial no lado feminino e mais do que 70% dos sacos embrionários recebem o cromossômio anormal e apenas 30% o seu homólogo normal. Tanto por meios diretos, isto é, a observação em cortes microscópicos, como por meios indiretos e genéticos, o autor verificou que não se trata de uma eliminação ou competição de megaspórios ou zigotos, mas de um outro fenômeno citogenético, a segregação preferencial.

SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) discutem a possibilidade de uma competição de megaspórios em heterozigotos *Sp sp*, chegando porém a rejeitar a hipótese. Uma vez que chegámos à conclusão oposta, apresentei primeiro o nosso material para agora explicar as razões desta divergência de interpretação.

Devemos frisar que não tentámos a verificação histológica que fôsse a prova decisiva. Quando observámos que a frequência da eliminação era extremamente variável, não somente entre plantas, mas mesmo dentro da mesma espiga, cheguei à conclusão que a probabilidade de encontrar os estágios decisivos em lâminas era bastante reduzida. É muito mais fácil de se constatar, como nos estudos de RHOADES (1942) a ausência de uma competição entre megaspórios, do que provar e observar a sua existência, sendo necessário para isso um número muito grande de lâminas.

Mas temos provas indiretas, porém decisivas. Uma vez que a eliminação de megaspórios ou de sacos embrionários com as suas oosferas de constituição *sp* é compensada pelo desenvolvimento de outros megaspórios da constituição *Sp* no mesmo óvulo, a eliminação não atinge os óvulos e grãos de milho. Apesar da eliminação de gens, não há grãos abortivos. De outro lado, não havendo uma tal compensação, a eliminação dos megaspórios causaria o aborto dos óvulos, e na espiga madura apareceriam falhas ou grãos defeituosos sem embriões. O núme-

ro total de grãos por espiga deve ser diminuído de acôrdo com a intensidade da eliminação.

Não observámos nenhum aparecimento de falhas ou de grãos defeituosos nas espigas, mesmo quando a eliminação atingiu mais do que um quarto dos óvulos. As espigas eram cheias e com fileiras bem regulares. Apareceram naturalmente algumas espigas imperfeitas, mas isto não prova nada, pois é inevitável que em algumas espigas a polinização seja apenas imperfeita. Em 36 espigas com eliminação, 7 tinham menos do que 200 grãos e apenas 4 menos do que 150 grãos.

O número médio de grãos por espiga era maior em espigas com eliminação do que em espigas sem eliminação, como se vê pelos seguintes números: "backcross" com eliminação: 24 espigas com uma média de 354 grãos. Autofecundação com eliminação: 8 espigas com uma média de 392 grãos. "Backcross" sem eliminação: 6 espigas com uma média de 310 grãos.

Uma inspeção dos dados dos Quadros 3, 6 e 7 também indica que não existe um paralelismo entre o número de grãos por espiga e a intensidade da eliminação. O coeficiente da correlação linear $r = 0,28$ é muito pequena e bem insignificante.

Agora nós temos que discutir ainda os argumentos contrários de SINGLETON AND MANGELSDORF (1940).

"Que a substituição de megaspórios (dentro de cada óvulo), se ocorre de qualquer forma, não é completa, é imediatamente aparente pelo fato que as espigas de plantas heterozigotas são raramente cheias e geralmente demonstram muitos grãos faltando. Porém, se existe qualquer substituição, o número de vagas devia ser menor do que o número esperado de acôrdo com o cálculo da sobrevivência de sp no megaspório". (Pg. 378). Concordamos com o argumento, e para o nosso material comprovámos que o número de vagas era bem menor. De fato era igual a zero apesar de que pelo cálculo esperámos mais do que 100 vagas na espiga. Os autores citados não dão dados detalhados quantitativos. Assim, é difícil de analisar a conclusão dada acima, e provar se o número de falhas de grãos observadas no material dos autores é fora do normal.

Em segundo lugar, os autores citam os seguintes dados para provar que as espigas com eliminação sempre contêm menos grãos do que as espigas sem eliminação:

- 1926 — 29 espigas sem eliminação : 263 grãos por espiga
77 espigas com eliminação : 179 grãos por espiga
- 1930 — 32 espigas sem eliminação : 377 grãos por espiga
160 espigas com eliminação : 238 grãos por espiga.

Os autores depois calculam qual devia ser a redução do número de grãos para explicar a eliminação do gen *sp* e chegam ao resultado que a redução observada é maior ainda do que a esperada, e concluem: "As médias dos dois anos é 69,6% calculada e 65,6% observada. O fato que o número observado nas espigas de plantas *Sp sp* é menor em ambos os anos do que o número calculado na base da sobrevivência de *sp*, é provavelmente devido ao fato que plantas heterozigotas para *sp* são um pouco mais fracas do que plantas normais e, de acordo, contêm provavelmente espigas um pouco menores. Os números calculados e observados estão muito bem de acordo, e isto indica não somente que não tinha substituição de megasporios, mas também que os dados referentes à sobrevivência de *sp* nos megasporios foram razoavelmente exatos" (pg. 378).

A segunda frase dos autores contém duas vezes a palavra "probably", o que reduz um pouco o valor da afirmação da terceira frase. Assim, não podemos julgar se talvez toda a redução do número de grãos nas plantas *Sp sp* podia ser atribuída à redução do vigor das plantas que eram às vezes cerca de 3 polegadas menores do que as plantas *Sp Sp*. Em nosso material não havia nem redução do vigor da planta, nem do tamanho da espiga.

Podemos resumir a situação da forma seguinte:

Em nosso material há eliminação de megasporios *sp*, mas não há uma falta correspondente de óvulos ou grãos, nem aparecem falhas nas espigas. Então deve haver uma substituição de megasporios dentro de cada óvulo.

SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) constataram claramente que no seu material há falhas nas espigas e uma redução do número de grãos nas espigas em plantas heterozigotas *Sp sp*. Porém, os autores não provam que estas falhas são causadas pela eliminação dos megasporios. Eles mencionam uma outra causa possível, a redução do vigor em seus heterozigotos.

A relativa concordância dos valores observados e calculados pelos dois autores tem ao meu ver apenas um valor relativo, pois é sempre difícil avaliar dados que foram aglomerados ("pooled") e ajustados. Uma prova individual, espiga por espiga, do paralelismo da eliminação dos megasporios e dos óvulos apenas podia ser conclusiva, e em nosso material não existe um tal paralelismo.

c) Efeito do gen *sp* sobre a planta em geral. — SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) observaram que as plantas

heterozigotas **Sp sp** eram menos vigorosas, às vezes 3 polegadas menores na média, sendo também mais tardias no seu florescimento do que as homozigotas da constituição **Sp Sp**.

Nenhuma diferença das plantas foi observada em nosso material. As plantas eram da mesma altura e floresciam simultaneamente, de modo que "backcrosses" nos dois sentidos não ofereciam a mínima dificuldade.

Os autores, tantas vezes já citados, chegaram à conclusão que a combinação homozigota **sp sp** não era viável. Não temos observações neste ponto, pois trabalhamos em geral com "backcrosses" nos quais apenas homozigotos normais **Sp Sp** e heterozigotos **Sp sp** eram esperados.

d) **Crossing-over** entre **Spsp** e **Su/su** no cromossômio IV — SINGLETON AND MANGELSDORF (1940) determinaram o valor do "crossing-over" entre o gen do "small pollen" e o gen para milho doce, **su1**, como sendo 3,8%, 4,8% e 5,2% em famílias diferentes. A dificuldade da determinação exata consiste no fato que, em se tratando de um fator gametofítico com eliminação no lado feminino e masculino, nós devemos saber de antemão ou o valor de "crossing-over" para determinar a intensidade da eliminação, ou então deve ser conhecida esta última, para poder determinar o valor de "crossing-over". Mas infelizmente ambos os valores são desconhecidos.

Os nossos dados não podem ser explicados com um valor de "crossing-over" maior do que 4%, e aceitamos neste trabalho um valor aproximativo de 3%.

6 — CONCLUSÕES

1) O gen para pólen pequeno ("small pollen", **sp1**), está localizado no cromossômio IV, sendo o valor de "crossing-over" com o gen para milho doce (**su-1**) de 3 a 4%, em nosso material

2) A intensidade da eliminação de tubos polínicos **sp** em heterozigotos **Sp sp** varia entre os limites de 0% até 20% sobrevivência. Dêste modo obtemos em "backcrosses **Sp Sp** x **Sp sp**" uma transmissão do gen **sp** em 0 até 10% dos tubos polínicos, em vez de 50%, que seria o valor esperado se não houvesse eliminação. Pela ação combinada de "crossing-over" e da eliminação imperfeita, o gen **Su** é transmitido pelo pólen do heterozigoto **Su sp/su Sp** em 3% até 13%, em vez do valor esperado de 50%.

3) A eliminação do gen *sp* no lado feminino é bem mais fraca e a sua transmissão varia entre 16% a 49,5%, em vez de 50% esperado, causando distúrbios correspondentes na segregação do gen doce.

4) A variabilidade da intensidade da eliminação é em parte devida a diferenças genotípicas, pois existem diferenças entre progênes. Porém, a existência da variação fenotípica também foi comprovada, pois a eliminação no lado feminino é em geral mais forte na metade superior da espiga do que na metade basal.

5) A eliminação no lado feminino podia ser causada seja por uma competição entre megaspórios, e neste caso os megaspórios serão sempre substituídos dentro de cada óvulo por outros megaspórios, seja por uma eliminação completa do óvulo e grão correspondente.

Não observámos nenhum sinal de uma eliminação de óvulos ou grãos, pois:

a) as espigas são bem granadas, com fileiras regulares, mesmo em casos onde havia uma eliminação muito forte de cerca de 70% de todos os megaspórios da constituição *sp*.

b) o número de grãos por espiga não é menor, mas, ao contrário, maior em espigas com eliminação, comparadas com as espigas sem eliminação.

c) não há nenhuma correlação entre a intensidade da eliminação e o número de grãos por espiga. ($r = 0,28$, insignificante).

Podemos pois concluir que a eliminação dos gens *sp* se dá pelo processo chamado competição entre megaspórios, descrito pela primeira vez, em *Oenothera*, por RENNERT (1921).

6) Esta última conclusão (5, c) está em plena contradição com os resultados do trabalho de SINGLETON AND MANGELSDORF (1940), que observaram o aparecimento de falhas nas espigas e uma redução do número de grãos por espiga nas plantas heterozigotas *Sp sp*. Porém, não foi feita nesse material a comprovação decisiva que a falta evidente de grãos e a eliminação de megaspórios *sp* é a mesma coisa, a última causando a primeira, e que não se trata de processos diferentes. A concordância de valores calculados e observados tem, ao meu ver, apenas valor relativo, em se tratando de dados aglomerados ("pooled").

7) Nenhum efeito do gen *sp* sobre caracteres das plantas em heterozigotos *Sp sp* foi observado em nosso material.

ABSTRACT

The experiments reported were started as early as 1933, when indications were found in class material that the factor for small pollen, *sp* 1, causes not only differences in the size of pollen grains and in the growth of pollen tubes, but also a competition between megaspores, as first observed by RENNERT (1921) in *Oenothera*. Dr. P. C. MANGELSDORF, who had kindly furnished the original seeds, was informed and the final publication delayed until his publication in 1940. A further delay was caused by other circumstances.

The main reason for the differences of the results obtained by SINGLETON and MANGELSDORF (1940) and those reported here, seems to be the way the material was analysed. I applied methods of a detailed statistical analysis, while MANGELSDORF and SINGLETON analysed pooled data.

1) The data obtained on pollen tube competition indicate that there is about 3-4% of crossing-over between the *su* and *sp* factors in chromosome IV. The elimination is not always complete, but from 0 to 10% of the *sp* pollen tubes may function, instead of the 50% expected without elimination. These results are, as a whole, in accordance with SINGLETON and MANGELSDORF's data.

2) Female elimination is weaker and transmission determined as between 16 to 49,5%, instead of 50% without competition, the values being calculated by a special formula.

3) The variability of female elimination is partially genotypical, partially phenotypical. The former was shown by the difference in the behavior of the two progenies tested, while the latter was very evident when comparing the upper and lower halves of ears. For some unknown physiological reason, the elimination is generally stronger in the upper than in the lower half of the ear.

4) The female elimination of the *sp* gene may be caused theoretically, by either of two processes: a simple lethal effect in the female gametophyte or a competition between megaspores. The former would lead not only to the abortion of the individual megaspores, but of the whole uniovulate ovary. In the case of the latter, the abortive megaspore carrying the

gene *sp* will be substituted in each ovule by one of the *Sp* megaspores and no abortion of ovaries may be observed. My observations are completely in favor of the second explication:

a) The ears were as a whole very well filled except for a few incomplete ears which always appear in artificial pollinations.

b) Row arrangement was always very regular.

c) The number of kernels on ears with elimination is not smaller than in normal ears, but is incidentally higher: with elimination, in back-crosses 354 kernels and in selfed ears 390 kernels, without elimination 310 kernels per ear.

d) There is no correlation between the intensity of elimination and the number of grains in individual ears; the coefficient of linear correlation, equal to 0,24, is small and insignificant.

e) Our results are in complete disagreement with those reported by SINGLETON and MANGELSDORF (1940). Since these authors present only pooled data, a complete and detailed analysis which may explain the cause of these divergences is impossible.

LITERATURA

- 1 — BRIEGER, F. G. 1930 — Selbsterilität and Kreuzungssterilität. Berlin. Springer, 395 pg.
- 2 — BRIEGER F. G. 1937a — Methoden der Erforschung der Vererbungs-vorgänge. Handbuch Biol. Methoden (Abderhalden) IX 3: 1183-1308.
- 3 — BRIEGER, F. G. 1937b — Genetic controll of gametophyte development in maize I. A gametophyte factor in chromosome five. Journal of Genetics, 34: 57-80.
- 4 — BRIEGER, F. G. 1945a — A ação dos gens gametofíticos, com referência especial ao milho. Anais da Escola Agr. "Luiz de Queiroz" 2:261 —

- 5 — BRIEGER, F. G. 1945b — Estudos genéticos sobre o milho tunicata. Anais da Escola Agr. "Luiz de Queiroz" 2:.
- 6 — MANGELSDORF, P. C. 1928 — The effect of a lethal on the heterozygote in maize. *Journal of Heredity*. 19 : 123-131.
- 7 — MANGELSDORF, P. C. 1931 — Modification of mendelian ratios in maize by mechanical separation of gametes. *Proc. Nat. Acad. Sc. (U.S.A.)*. 17: 698-700.
- 8 — MANGELSDORF, P. C. 1932 — Mechanical separation of gametes in maize. *Journal of Heredity*. 23: 289-295.
- 9 — RENNER, O. 1921 — Heterogamie im weiblichen Geschlecht und Embryosackentwicklung bei den *Oenotheren*. *Zeitschrift f. Bot.* 13 : 609-621.
- 10 — RHOADES, M. M. 1942 — Preferential segregation in maize. *Genetics*. 27: 395-407.
- 11 — SINGLETON, W. R. 1932 — Complete elimination of certain classes of gametes in *Zea*. *Proc. 6th. Inter. Congress. Genetics*. 2: 182-184.
- 12 — SINGLETON, W. R. 1940 — Influence of female stock on the functioning of small pollen and male gametes. *Proc. Nat. Acad. Sc. (U.S.A.)*. 26: 102-104.
- 13 — SINGLETON, W. R. AND P. C. MANGELSDORF. 1940 — Gametic lethals on the fourth chromosome of maize. *Genetics*. 25: 366-390.

QUADRO 2

“Backcrosses” Machos: $\frac{su}{su} \times \frac{Su\ sp}{su\ Sp}$

Número	Total de Grãos	Amido (Su su)		X2 Média Parcial	X2 (5,62 o/o)	f (sp) o/o (c=30/o)
		Núm.	o/o			
1-20 x 4-23	149	18	12,08	+ 6,72	+11,72	9,66
3-20 x 3-25	354	38	10,73	+ 8,91	+17,43	8,22
10-20 x 1-24	398	34	8,54	+ 2,03	+ 6,40	5,89
10-20 x 5-23	165	12	7,27	+ 0,07	+ 0,85	4,54
4-20 x 8-23	113	8	7,08	+ 0,02	+ 0,45	4,34
3-21 x 8-23	537	37	6,89	+ 0,02	+ 1,63	4,14
7-22 x 15-23	356	19	5,34	- 1,12	- 0,05	2,49
4-21 x 8-23	199	9	4,52	- 1,57	- 0,45	1,62
6-22 x 15-23	238	6	2,52	- 6,77	- 4,31	—
4-22 x 12-23	260	6	2,31	- 8,14	- 5,38	—
10 espigas Média	2.769	187	6,75	35,37	48,67 + 6,66	3,99
9-22 x 7-18	330	25	7,58	+ 4,32	+ 2,39	4,87
4-17 x 8-18	273	15	5,49	+ 0,10	- 0,01	2,65
10-22 x 8-19	290	13	4,48	- 0,21	- 0,71	1,57
2-17 x 8-18	413	18	4,36	- 0,43	- 1,24	1,45
3-17 x 4-19	312	11	3,53	- 1,54	- 2,57	0,56
5 espigas Média	1.618	82	5,07	6,60	6,92 - 0,92	2,20
1-16 x 1-15	151	8	5,30	+ 1,51	- 0,03	2,45
1-10 x 6-15	328	13	3,96	+ 0,24	- 1,70	1,02
7- 4 x 13-15	144	5	3,47	0,00	- 1,25	0,50
9-20 x 13-15	362	10	2,76	- 0,54	- 5,58	----
3-16 x 1-15	29	0	0,00	- 0,00	- 0,00	----
2-16 x 1-15	24	0	0,00	- 0,00	- 0,00	----
6 espigas Média	1.038	36	3,47	2,29	8,56 - 9,05	0,50
21 espigas	5.425	305	5,62	—	64,15	2,79

QUADRO 3

$$\frac{\text{Su sm}}{\text{su Sm}} \times \frac{\text{su}}{\text{su}} = 50\% \text{ su}$$

Número	Total de Grãos	Amido % (Su su)	X2 Méd. parcial	f (sp) % (c = 3 %)
--------	----------------	--------------------	--------------------	-----------------------

	$\frac{\text{Su sp}}{\text{su Sp}} \times \frac{\text{su}}{\text{su}}$			
12-15 x 3- 4	98	20,4	6,20	18,51
6-15 x 1- 4	149	24,8	3,59	23,19
3-15 x 6- 4	231	27,2	2,59	25,74
10-15 x 9-16	427	32,1	0,00	30,96
8-15 x 4-16	217	38,2	3,64	37,45
15-15 x 3- 4	172	44,2	11,45	43,83
6 espigas	1.294	32,15	—	31,01

	$\frac{\text{Su sp}}{\text{su Sp}}$ (autofecundado)			
10-100 (*)	203	21,2	23,92	16,77
5-101 (*)	418	33,0	4,18	29,71
11-100 (*)	283	33,6	2,17	30,37
9- 15 (*)	549	38,6	0,13	35,85
1-101 (*)	320	39,0	0,18	36,29
3-101 (*)	370	39,5	0,43	36,84
3- 15 (*)	593	40,5	1,77	37,94
10-101 (*)	391	47,6	15,80	45,72
8 espigas	3.136	37,85	—	35,02

(*) Autofecundado.

QUADRO 4

Su sp — autofecundadas
su Sp

Gametas Fêmeas		Gametas Machos				
Constituição	Frequência	Constituição Su Sp	Frequência c	Constituição su Sp	Frequência (1-c)	Constituição Su sp mais su sp
ZIGOTES						
Su sp	(1-c) . f	$\frac{Su\ Sp}{Su\ sp}$	c. (1-c)f	$\frac{su\ Sp}{Su\ sp}$	(1-c) ² .f	
Su Sp	c. (1-f)	$\frac{Su\ Sp}{Su\ Sp}$	c ² (1-f)	$\frac{su\ Sp}{Su\ Sp}$	c.(1-c).(1-f)	Todos eliminados
su sp	c . f	$\frac{Su\ Sp}{su\ sp}$	c ² .f	$\frac{su\ Sp}{su\ sp}$	c.(1-c).f	
su Sp	(1-c) . (1-f)	$\frac{Su\ Sp}{su\ Sp}$	c. (1-c).(1-f)	$\frac{su\ Sp}{su\ Sp}$	(1-c) ² .(1-f)	

QUADRO 5

Famílias Originais	Descendentes de 10-100 (*)				Descendentes de 10-101 (*)				Constituição	
	Número	n	%/Su	Número	n	%/Su	Número	n		%/Su
10-100 (*)	203	21,2		4-23 x 3-21	303	17,3				
5-101 (*)	418	33,0		10-23 x 1-20	44	20,4				
11-100 (*)	283	33,6		9-25 x 10-20	241	24,1				
9-15 (*)	549	38,6		5-23 — 1-22	344	24,4				
1-101 (*)	320	39,0		8-23 — 9-22	254	26,4				
3-101 (*)	370	39,5		6-23 — 1-22	245	33,5				
3-15 (*)	593	40,5		15-23 — 11-20	407	35,9				
10-101 (*)	391	47,6		9-23 — 5-22	229	38,9				
				9-23 — 6-4	248	39,5				
				5-25 — 9-16	185	40,0				
				3-25 — 1-20	400	42,5				
				4-25 — 9-16	473	44,8				
				2-24 x 11-20	604	46,7				
				6-25 x 1-20	293	49,2				
				1-25 x 1-20	540	47,2				
				11-23 x 5-22	303	53,1				
				3-23 x 3-21	458	56,3				
				11-25 x 9-20	592	63,2				
				2-18 x 3-16	355	49,6				
				4-18 x 1-20	67	40,3				
				11-19 x 9-16	450	47,8				
				6-19 x 12-20	204	51,5				
				6-19 x 9-16	294	53,7				
				3-18 x 3-16	218	57,8				

(*) Autofecundado.

QUADRO 6

Descendente de 10-100 (*) : 21,18% : Su f(sp) = 16,77%
18 espigas com 6.163 grãos

Número	Total de Grãos	Amido (Su su)		X2 (50%)	X2 Média Parcial	f (sp) %
		Núm.	o/o			
$\frac{\text{Su sp} \quad \text{su}}{\text{su Sp} \quad \text{su}} \quad \text{x} \quad \frac{\text{su Sp} \quad \text{su}}{\text{su Sp} \quad \text{su}}$						
4-23 x 3-21	303	54	17,82	125,51	- 46,36	15,77
10-23 x 1-20	44	9	20,45	15,37	- 4,98	18,56
9-25 x 10-20	241	58	24,07	64,82	- 16,48	22,41
5-23 x 1-22	344	84	24,42	90,04	- 22,23	22,73
8-23 x 9-22	254	67	26,38	56,68	- 11,58	24,87
6-23 x 1-22	245	82	33,47	26,78	- 1,08	32,41
15-23 x 11-20	407	146	35,87	32,50	- 0,11	34,97
12-23 x 5-22	229	89	38,86	11,37	+ 0,47	38,15
9-23 x 6- 4	248	98	39,52	10,90	+ 0,87	38,85
5-25 x 9-16	185	74	40,00	7,40	+ 0,88	39,36
3-25 x 1-20	400	170	42,50	9,00	+ 5,85	42,02
4-25 x 9-16	473	212	44,82	5,08	+ 13,53	44,49
2-24 x 9-16	604	279	46,19	3,51	+ 23,57	45,95
6-25 x 1-20	293	144	49,15	0,08	+ 19,65	49,10
14 espigas Média parcial	4.270	1.566	—	459,04	167,64	—
	—	—	36,67	303,45	—	35,32
$\frac{\text{Su Sp} \quad \text{su}}{\text{su Sp} \quad \text{su}} \quad \text{x} \quad \frac{\text{su Sp} \quad \text{su}}{\text{su Sp} \quad \text{su}}$						
1-25 x 1-20	540	255	47,22	1,67	- 0,98	47,04
11-23 x 5-22	303	161	53,14	1,19	+ 1,74	53,33
2 espigas Média parcial	843	416	—	2,86	2,72	—
	—	—	49,35	0,14	—	49,31
$\frac{\text{Su Sp} \quad \text{su}}{\text{su sp} \quad \text{su}} \quad \text{x} \quad \frac{\text{su sp} \quad \text{su}}{\text{su sp} \quad \text{su}}$						
3-23 x 3-21	458	258	56,33	7,34	- 2,85	43,27
11-25 x 9-20	592	374	63,18	41,14	+ 2,21	35,98
2 espigas Média parcial	1.050	632	—	48,48	5,06	—
	—	—	60,19	43,61	—	39,16

(*) Autofecundado.

QUADRO 7

Descendente de 10-101 : 47,67% Su — : f(sp) = 44,02%
13 espigas com 2.896 grãos

Número	Total de Grãos	Amido (Su su)		X2 (50%)	X2 Média Parcial	t (sp)
		núm	o/o			
$\begin{array}{ccc} \text{Su sp} & & \text{su} \\ \hline & \text{x} & \\ \text{su Sp} & & \text{su} \end{array}$						
5-18 x 3-16	328	125	38,11	18,55	+ 4,74	37,35
10-18 x 3-16	373	151	40,48	13,52	+ 1,96	39,87
3-19 x 9-16	422	195	46,21	2,42	- 0,78	45,97
4-19 x 12-20	185	86	46,49	0,91	- 0,44	46,27
2-18 x 3-16	355	176	49,58	0,03	- 4,36	49,55
5 espigas Média	1.663	733	44,08	35,43 23,31	12,29	42,64
$\begin{array}{ccc} \text{Su Sp} & & \text{su} \\ \hline & \text{x} & \\ \text{su Sp} & & \text{su} \end{array}$						
4-18 x 1-20	67	27	40,30	2,52	+ 2,39	39,68
11-19 x 9-16	450	215	47,78	0,89	+ 0,70	47,64
6-19 x 12-20	204	105	51,47	0,18	- 0,24	51,56
9-19 x 9-16	294	158	53,74	1,64	- 1,87	53,98
4 espigas Média	1.015	505	49,75	5,23 0,03	5,20	49,73
$\begin{array}{ccc} \text{Su Sp} & & \text{su} \\ \hline & \text{x} & \\ \text{su sp} & & \text{su} \end{array}$						
3-18 x 3-16	218	126	57,80	5,44	---	41,70
6 espigas	1.881	825	43,86	---	---	43,47

QUADRO 8

Número	Total de Grãos	Amido o/o (Su su)			δ Dif (Sup.—Inf.) erro standard
		Tôda Espiga	Metade Sup.	Metade Inf.	
2-18 x 3-16	353	49,6	56,4	43,7	+ 2,38
4-25 x 9-16	473	44,8	49,4	41,5	+ 1,72
5-18 x 3-16	328	38,1	38,9	37,3	+ 0,30
3-23 x 3-21	458	43,6	43,9	43,4	+ 0,10
3-19 x 9-16	422	46,2	45,2	47,1	— 0,39
5-25 x 9-16	185	40,0	37,5	41,3	— 0,50
3-25 x 1-20	400	42,5	40,2	44,3	— 0,83
15-23 x 11-20	407	35,9	33,2	38,5	— 1,11
2-24 x 11-20	604	46,2	43,8	48,4	— 1,15
12-23 x 5-22	229	38,9	34,0	42,6	— 1,33
10-18 x 3-16	373	40,5	35,9	45,7	— 1,93
6-25 x 1-20	293	49,2	41,5	54,7	— 2,24
9-25 x 10-20	241	24,1	16,7	30,1	— 2,42
8-23 x 9-22	254	26,4	17,1	35,1	— 3,26
11-25 x 9-20	592	36,8	28,6	48,9	— 15,02
15 espigas	5.614	41,0	38,3	43,6	($\sum X^2=64,73$) — 4,06