

Controle genético do desempenho de híbridos de milho utilizando pedigrees complexos

Renzo Garcia Von Pinho¹ e Marcio Balestre² Wagner Mateus Costa Melo³

¹ Departamento de Agricultura, Universidade Federal de Lavras. Minas Gerais, renzo@dag.ufla.br. ² Departamento de Ciências Exatas, Universidade Federal de Lavras. marciobalestre@dex.ufla.br. ³ Aluno de Doutorado- Universidade Federal de Lavras.

Resumo- Este trabalho teve como objetivo verificar a participação dos efeitos epistáticos no desempenho de híbridos de milho. Utilizou-se 51 linhagens de milho provenientes de diversos backgrounds e foram realizados cruzamentos direcionados produzindo 58 híbridos simples, 14 híbridos triplos e 6 híbridos duplos. Esses cruzamentos foram avaliados em 7 ambientes em blocos incompletos desconexos. Os resultados obtidos nesse trabalho sugerem que o controle genético de híbridos simples de milho pode ser quase que completamente descrito pelos efeitos aditivos, embora efeitos epistáticos do tipo aditivo-aditivo possam contribuir para a heterose. Esse resultado sugere que mesmo quando o efeito de dominância é não importante, a epistasia do tipo aditiva-aditiva pode contribuir para a heterose, confirmando derivações analíticas para esse fenômeno.

Introdução

Ao iniciar um programa de melhoramento de milho, uma das principais dificuldades enfrentadas pelo melhorista é a escolha das linhagens a serem utilizadas para síntese de híbridos. Essa escolha baseia-se normalmente no desempenho per se e na capacidade de combinação das linhagens parentais e, considerando esse último critério, busca-se separar esses genitores em grupos heteróticos de modo a maximizar o vigor híbrido (Balestre et al., 2008).

O estabelecimento de grupos heteróticos pode se dar de diversas maneiras. O mais comum baseia-se na informação da capacidade específica de combinação de linhagens ou mesmo populações provenientes de cruzamentos biparentais como é o caso das “breeding populations”, ou populações derivadas dos cruzamentos de linhagens elites. Outra forma de estabelecer grupos heteróticos é por meio das distâncias genéticas das linhagens ou populações por meio de marcadores moleculares.

A idéia do uso de marcadores para o estabelecimento de grupos heteróticos advém da relação teórica entre distância genética e heterose. Baseados nessa relação, diversos estudos foram realizados com o objetivo de prever cruzamentos utilizando as distâncias genéticas (AMORIM et al. 2006). Embora esses autores observassem relação positiva entre heterose e DG, resultados conflitantes foram constatados por Balestre et al. (2008).

Esses resultados conflitantes sugerem que a utilização de marcadores moleculares para predição de híbridos de milho e estabelecimento de grupos heteróticos ou até mesmo a dissecação da heterose é restritiva; seja pela base teórica frouxa, onde a heterose seria função apenas das diferenças nas frequências alélicas e o efeito de dominância, ou pela fraca associação dessas marcas com QTLs de grande efeito controlando o caráter. Para melhor compreensão desse fenômeno, deve-se considerar que a heterose pode surgir de vários outros eventos genéticos tais como a epistasia, complementação gênica, combinação de subcaracteres e até mesmo pleiotropia (Balestre et al. 2012).

No que concerne a epistasia e sua participação na heterose em milho, estudos de mapeamento de QTLs não tem verificado grande importância desse fenômeno. Esses resultados podem surgir pela utilização de modelos restritos onde apenas as epistasias em QTLs de grande efeito são levadas em consideração. Essa especulação se justifica pela recente demonstração de Melchinger et al. (2007), que derivou o controle da heterose de forma analítica e sugeriu que a epistasia pode ter papel fundamental no controle genético da heterose em milho, principalmente no que diz respeito a interferência da epistasia do tipo aditiva x aditiva que compõe esse efeito. Contudo, é sabido que em dialelos tradicionais, a ausência de contrastes ortogonais para obtenção dos efeitos epistáticos e alto efeito de multicolinearidade impede que os efeitos epistáticos sejam estimados e, dessa forma, a capacidade de geral de combinação confunde efeitos aditivos e interação do tipo aditiva x aditiva e impede que esses efeitos sejam estudados de forma isolada. Da mesma forma, a capacidade específica de combinação carrega todos os efeitos epistáticos e mais os desvios de dominância. Baseado nisto, é fácil imaginar que a CEC representa um emaranhado de efeitos de interação inter- e intra alélicas que podem ser fixadas nos híbridos mas podem ser espúrias em grupos heteróticos.

Uma forma de superar o problema do confundimento dos efeitos de dominância com efeitos epistáticos é tomar o dialelo tradicional como uma forma de pedigree

complexo que pode envolver acasalamentos entre linhagens, entre híbridos e entre linhagens com híbridos gerando um sistema intrincado de cruzamentos. Dessa forma têm-se análises de di, tri e tetralelos e pode-se estimar alguns efeitos epistáticos através de contrastes. Porém, uma vez que se considera esse sistema dentro de um único pedigree, pode-se utilizar uma única análise para estimar todos os efeitos epistáticos decorrentes destes acasalamentos.

Neste trabalho buscou-se quantificar a importância dos efeitos epistáticos na heterose do milho utilizando a ideia de pedigree complexos reunindo sob um único modelo di, tri e tetralelos.

Material e Métodos

Cinquenta e uma linhagens de milho foram inter cruzadas em cruzamentos bi-tri e tetraparentais de forma desbalanceadas. A partir desses cruzamentos obteve-se 58 híbridos simples, 14 híbridos triplos e seis híbridos duplos. Esses cruzamentos foram avaliados em sete ambientes em blocos incompletos desconexos com duas repetições. Foi avaliada a produção de grãos em ton.h⁻¹. Foi realizada uma análise conjunta para efeito de híbridos, independente da constituição, através do modelo:

$$y = X\beta + Za + W\phi + e \quad (1)$$

Onde y é o vetor dos dados fenotípicos, β é o vetor dos efeitos fixos contendo ambiente, repetição e blocos dentro de repetições, a é o vetor dos efeitos aleatórios de genótipos, ϕ é o vetor das interações genótipos por ambientes e e o erro experimental.

A decomposição do valor genotípico dos híbridos em efeitos principais e epistáticos foi realizada utilizando o modelo epistático completo dado por:

$$y = X\beta + \Psi\alpha + \Gamma\delta + Z_1\alpha\alpha + Z_2\alpha\delta + Z_3\delta\delta - \xi \quad (2)$$

Onde α é o efeito aditivo referente ao i -ésimo parental, δ é efeito de dominância e $\alpha\alpha$, $\alpha\delta$ e $\delta\delta$ representam as epistasias do tipo *aditiva-aditiva*, *aditiva-dominante* e *dominante-dominante*.

A partir desse modelo completo, 30 modelos candidatos foram utilizados e para a seleção do melhor modelo utilizou-se o critério bayesiano de informação (BIC).

Resultados e Discussões

Nesse trabalho observou-se que a interação genótipos por ambientes teve grande participação do desempenho dos híbridos contribuindo com 65% da variância genética

total. Também observou-se que a variância genética dos genótipos pode ser quase que totalmente decomposta em componentes aditivos dominantes e epistáticos. Isso demonstra a confiabilidade do modelo epistático em seccionar a variância genética total em suas componentes. O modelo com menor critério de informação foi o modelo aditivo quando o efeito da interação genótipos por ambientes foi utilizada como covariável na análise. Esse resultado era esperado, pois em pedigrees complexos a frequência alélica nos híbridos é muito baixa e nesses casos existe um favorecimento da variância aditiva. Por outro lado, quando o efeito da interação foi desconsiderado do modelo, a epistasia do tipo aditiva x aditiva apresentou menor critério de informação que os demais modelos. Esse componente da variância tem grande importância na heterose em milho e, embora apresente baixa magnitude em relação aos demais componentes tem uma relação intrínseca com a heterose. Quando se utilizou o modelo completo, verificou-se claramente que o componente da variância aditiva teve maior importância que os demais fatores.

Conclusões

O desempenho dos híbridos de milho é função quase que totalmente dos efeitos aditivos. Além disso, o modelo que inclui apenas os efeitos aditivos foi o modelo com menor critério de informação. Os modelos que incluíram o epistático aditivo-aditivo apresentaram a menores deviances. Sendo assim, pode inferir que sua participação desse efeito na heterose não pode ser ignorada.

Literatura Citada

BALESTRE, M.; MACHADO, J.C.; LIMA, J.L.; SOUZA, J.C.; FILHO, L.N. Genetics distances estimates among single cross hybrids and correlation with specific combining ability and yield in corn double cross hybrids **Genetics and Molecular Research**, v.7, n. 1, p. 65-73, 2008

AMORIM, E.P.; AMORIM, U.B.O.; SANTOS, J.B. dos. Genetic distance based on SSR and grain yield of inter an intrapopulational maize single cross hybrids. **Maydica**, v.51, p. 507-513, 2006.

MELCHINGER, A. E.; UTZ, H. F.; PIEPHO, H.P.; ZENG, Z.B.; SCHÖN, C. C. The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. **Genetics**, Baltimore, v.177, n. 3 p. 1815–1825, Nov. 2007.

Tabela 1- Seleção de modelos genéticos com base no critério de informação de Bayes. Modelo sem efeito da interação.

<i>a</i>	950.743	936.752	0.165	-	-	-	-
<i>ad</i>	950.913	936.921	-	-	-	0.115	-
<i>d</i>	951.085	937.094	-	0.220	-	-	-
<i>dd</i>	951.117	937.126	-	-	-	-	0.229
<i>aa</i>	951.187	937.195	-	-	0.041	-	-
<i>aa+ad+dd</i>	953.243	932.255	-	-	0.028	0.027	0.045
<i>aa+ad</i>	954.613	933.626	-	-	0.031	0.037	-
<i>d+aa+ad</i>	956.153	935.166	-	0.007	0.035	0.018	-
<i>d+aa+dd</i>	956.575	935.588	-	0.007	0.036	-	0.028
<i>d+aa</i>	956.744	935.757	-	0.032	0.036	-	-
<i>a+ad+dd</i>	956.992	936.004	0.128	-	-	0.017	0.030
<i>a+d+aa</i>	957.080	936.099	0.098	0.017	0.015	-	-
<i>a+d+ad</i>	957.132	936.145	0.131	0.008	-	0.026	-
<i>a+aa+ad</i>	957.200	936.220	0.103	-	0.011	0.017	-
<i>a+aa+dd</i>	957.209	936.221	0.108	-	0.010	-	0.031
<i>a+ad</i>	957.360	936.373	0.131	-	-	0.030	-
<i>a+d+dd</i>	957.570	936.580	0.133	0.007	-	-	0.049
<i>a+aa</i>	957.609	936.622	0.092	-	0.019	-	-
<i>a+d</i>	957.722	936.735	0.136	0.050	-	-	-
<i>d+ad</i>	958.491	937.504	-	0.103	-	0.060	-
<i>d+ad+dd</i>	958.583	937.596	-	0.011	0.046	-	0.125
<i>a+d+aa+ad</i>	960.394	932.411	0.059	0.028	0.018	0.018	-
<i>d+aa+ad+dd</i>	962.3533	934.3702	-	0.020	0.033	0.012	0.012
<i>a+d+aa+dd</i>	962.5628	934.5797	0.077	0.023	0.017	-	0.017
<i>a+d+ad+dd</i>	962.8456	934.8625	0.124	0.021	-	0.017	0.017
<i>a+aa+ad+dd</i>	963.3248	935.3417	0.102	-	0.011	0.012	0.012
<i>completo</i>	985.1256	936.1552	0.112	0.006	0.008	0.010	0.011
<i>a+dd</i>	1111.910	1132.897	0.136	-	-	-	0.035
<i>d+dd</i>	1117.814	1096.827	-	0.102	-	-	0.069
<i>aa+dd</i>	1128.770	1107.783	-	-	0.033	-	0.044
<i>ad+dd</i>	1130.473	1109.486	-	-	-	0.080	0.044

Tabela 2- Seleção de modelos genéticos com base no critério de informação de Bayes. Modelo com interação genótipos por ambientes no resíduo.

<i>aa</i>	2707.876	2693.885			0.050		
<i>aa+ad+dd</i>	2711.867	2690.880			0.041	0.018	0.032
<i>d+aa+dd</i>	2712.264	2691.277		0.009	0.043		0.044
<i>aa+dd</i>	2712.633	2691.646			0.042		0.032
<i>aa+ad</i>	2712.935	2691.947			0.042	0.032	
<i>d+aa+ad</i>	2713.084	2692.097		0.011	0.042	0.026	
<i>a+aa+dd</i>	2713.898	2692.911	0.098		0.018		0.059
<i>d+aa</i>	2714.361	2693.374		0.046	0.044		
<i>a+d+dd</i>	2714.668	2693.680	0.142	0.012			0.103
<i>a+ad+dd</i>	2715.479	2694.492	0.142			0.027	0.062
<i>a+aa+ad</i>	2715.581	2694.593	0.092		0.020	0.027	
<i>a+d+aa</i>	2715.821	2694.834	0.071	0.030	0.028		
<i>a+aa</i>	2715.957	2694.969	0.064		0.035		
<i>a+dd</i>	2718.440	2697.453	0.143				0.055
<i>a+ad</i>	2718.448	2697.461	0.143			0.055	
<i>a+d+ad</i>	2718.661	2697.674	0.144	0.014		0.047	
<i>d+aa+ad+dd</i>	2719.265	2691.282		0.014	0.041	0.019	0.019
<i>a+aa+ad+dd</i>	2721.892	2693.909	0.096		0.018	0.020	0.020
<i>a+d+aa+ad</i>	2722.024	2694.040	0.087	0.016	0.021	0.021	
<i>a+d+aa+dd</i>	2722.586	2694.603	0.092	0.014	0.023		0.023
<i>a+d</i>	2722.994	2702.006	0.151	0.092			
<i>a+d+ad+dd</i>	2725.666	2697.683	0.147	0.015		0.029	0.029
<i>dd</i>	2727.982	2713.990					0.317
<i>ad</i>	2731.321	2717.329				0.160	
<i>d+ad+dd</i>	2735.590	2714.602		0.012		0.055	0.196
<i>ad+dd</i>	2738.469	2717.481				0.127	0.033
<i>d+ad</i>	2739.322	2718.335		0.065		0.126	
<i>d</i>	2739.714	2725.722		0.299			
<i>d+dd</i>	2741.848	2720.861		0.051		0.127	
<i>a</i>	2750.623	2736.631	0.207				