

GENES MAIORES DO MILHO (ZEA MAYS L.)

ALTAIR TOLEDO MACHADO



TRABALHO APRESENTADO JUNTO À
DISCIPLINA DE MELHORAMENTO
DE MILHO, DO CURSO DE
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E
MELHORAMENTO DE MILHO DA
ESALQ/USP

PIRACICABA

1985

00777

Í N D I C E

- I - Introdução
- II - Genes que afetam o endosperma
- III - Genes que afetam a meiose em milho
- IV - Genes que afetam o porte da planta
- V - Genes que controlam as folhas eretas
- VI - Genes que afetam a fotossíntese
- VII - Genes que afetam a flecha e espiga
- VIII- Genes que afetam a fisiologia da planta
 - VIIIa - Gens latentes e outros
 - VIIIb - Herança dos glucosídios
 - VIIIc - Resistência contra o ataque a doenças e pragas
- IX - Conclusões
- X - Bibliografia

INTRODUÇÃO

Grande variabilidade genética é apresentada ao longo de diversas linhas, variedades e raças de milho no mundo. Apenas alguma parte dessa variabilidade tem sido examinado sistematicamente. Fatores tem sido identificados determinando cor, forma, estrutura, constituintes ou processos em várias partes.

Se faz necessário, uma boa catalogação desses genes, para uma melhor compreensão em relação a utilização e função desses genes.

Um veículo, no qual traz constantemente dados sobre gens maiores em milho é o Maize Genetics Cooperation Newsletter, trazendo dados sobre ligação, expressões genéticas e outros detalhes.

A base da compilação, foi a partir do mapa de ligação inicialmente preparado por Dr. M.M. RHOADES (1950); com subsequente adições por Dr. Earl Patterson da Cooperativa Genética de Milho, pelos autores e por um número de outros.

Os trabalhos de EYSTER (1934), WEIJER (1952) e COE (1962), são alguns dos tradicionais na catalogação de gens maiores em milho, mas o trabalho mais importante sobre genética de milho foi feito por EMERSON et alii (1935), onde nenhum trabalho compreensivo sobre genética do milho foi feito antes desse trabalho.

Atualmente temos, alguns trabalhos como o The Mutants of Maize (NEUFFER et alii, 1968) com 170 fotografias coloridas e o The Genetics of Corn (NEUFFER AND COE, 1977).

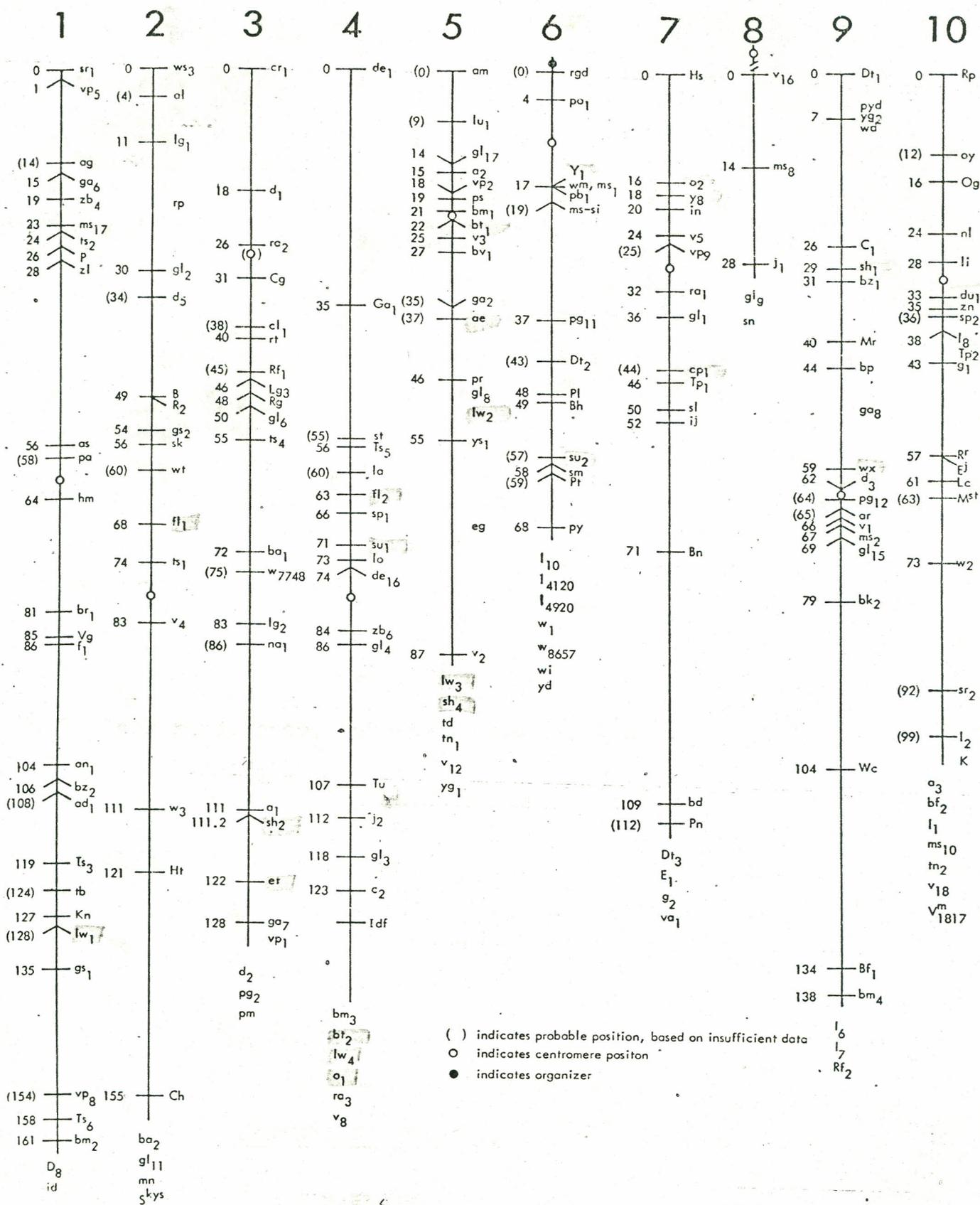
No Brasil podemos destacar o trabalho de BANDEL (1978). A importância dos gens maiores, está tanto para as indústrias que utilizam o milho como matéria-prima onde caracteres relacionados com aspecto, sabor e valores nutricionais com respeito ao teor de proteínas, aminoácidos, carboidratos, óleos, vitaminas, etc, são de grande importância, como para os agricultores e melhoristas que visam interesse em materiais com boa resistência ao tombamento e acamamento, às pragas e

doenças, ao frio e a seca, com portes adequados, como maior eficiência fotossintética, etc.

Em relação a essas utilidades, alguns gens foram descritos com maiores detalhes nesse trabalho. É dada ênfase a evolução dos trabalhos nesses genes, atual estágio e perspectivas futuras.

GENS QUE AFETAM O ENDOSPERMA

LINKAGE MAP OF MAIZE CHROMOSOMES



() indicates probable position, based on insufficient data
 ○ indicates centromere position
 ● indicates organizer

1. GENE OPACO

Existem vários mutantes denominados por opaco, desde o opaco 1 até o opaco 13, sendo o mais importante o opaco 2, que passaremos a descrever a seguir.

O gene opaco 2, foi descoberto por JONES E SINGLETON na década de vinte, em Connecticut (NELSON, 1911), e foi localizado no cromossomo 7 (SINGLETON, 1939).

O trabalho de MERTZ et alii (1964), foi de profunda importância mostrando as perspectivas no desenvolvimento do milho visando melhor qualidade protéica, principalmente devido ao aumento dos teores de lisina e triptofano, dois aminoácidos essenciais e que normalmente se encontram em baixa quantidade em milhos normais.

Devido às qualidades proteicas elevadas, o milho opaco não só é recomendado a animais como também aos humanos.

Apesar dos bons resultados com milho opaco existem vários efeitos pleiotrópicos indesejáveis, tais como: menor rendimento, endosperma macio, maior teor de umidade e maior suscetibilidade a doenças e pragas (TOSELLO, 1974; 1978). Apesar desses inconvenientes os melhoristas têm conseguido apreciáveis progressos nos últimos anos através da obtenção de seleções com alto teor de lisina e com características que se aproximam de suas contrapartes híbridas normais, com base na utilização de genes modificadores que possibilitam alterar o fenótipo opaco-2, tornando o endosperma mais firme e, portanto de melhor aceitação (TOSELLO, 1974; BAEZINGER e GLOVER, 1977), sem que com isso perca em qualidade protéica.

2. GENE "FARINÁCEO" (FLOURY)

Nesse mutante existem três tipos de genes o farináceo 1, 2 e 3 dando-se maior atenção ao farináceo 2, que passaremos a descrever.

A descoberta desse gene se deu também na década de vinte, devido às observações realizadas por Dr. Mumm,

na Universidade de Illinois (NELSON, 1971a). PATTERSON (1968), localizou-o no cromossomo 4 e NELSON et alii (1965) constatou aumentos substanciais nos teores de lisina, triptofano e metionina em comparação com endospermas normais. Poucos são os trabalhos mostrando as qualidades nutricionais desse mutante, sabe-se porém que a suplementação de rações para frangos com o genefarináceo-2 determina rendimentos superiores aos dos milhos normais e opacos, segundo CROMWELL, citado por TOSELLO (1978), dadas as maiores exigências que esses animais apresentam com relação a metionina.

Em relação ao fenótipo, o gene fl₂, a exemplo do o₂, confere à semente do milho uma textura farinácea, endosperma macio e alta opacidade (TOSELLO, 1978).

Apesar do milho farináceo ser menos produtivo do que os tipos normais e opacos segundo DUDLEY et alii (1975) ele pode ser aproveitado na formação de híbridos e variedades fl₂ com alto teor protéico segundo NELSON (1976).

3. GENE CEROSO

Esse gene localiza-se no cromossomo 9, e foi introduzido nos USA a partir da China, em 1908, sendo mantido como uma curiosidade genética, resultando seu nome da aparência cerosa do endosperma, quando exposto em cortes (ALEXANDER E CREECH, 1977). COLLINS, em 1909, fez a primeira descrição desse milho, relatando que o gene wx ("waxy") causava diferenças no conteúdo de açúcares e amido do grão, quando comparado ao normal (TOSELLO, 1978).

Através dos trabalhos de WEATHERWAX (1922), demonstrou-se, que o amido ceroso é representado exclusivamente por amilopectina.

Segundo trabalhos realizados por TOSELLO (1974) o gene wx, ao contrário de outros mutantes, não tem uma diminuição significativa na produção de grãos.

Esse tipo de milho, devido às propriedades físico-químicas da amilopectina pode ser empregado no preparo de alimentos como substituto do amido de mandioca, sendo co-

nhçada sua aplicabilidade na indústria de produtos adesivos e alimentares, sob a forma de gomas, pudins, sorvetes, cremes, sopas, entre outras, segundo BANDEL (1978) e TOSELLO (1978), além de ser aproveitado com vantagens em relação ao milho normal no arraçamento de bovinos, TOSELLO (1978).

KNOSHITA E PATERNIANI (1976), a partir de um programa dirigido para obtenção de uma variedade de milho amarelo e amido "waxy", introduziram o gene wx na variedade centralmex e nos compostos dentados e flint e atualmente a ESALQ-USP através do Prof. Paterniani realizam trabalhos com o milho "waxy" para a Refinações de Milho Brasil Ltda, onde essa, está dando grande importância a esse trabalho.

4. GENE "ALTA AMILOSE"

Através dos trabalhos realizados por VINEYARD e BEAR, em 1952, foram feitas as primeiras descrições do gene "Alta Amilose" e segundo trabalhos de KRAMER et alii (1956), também verificou-se a presença de milho com alta quantidade de amilose e localizaram esse gene no cromossomo 5. Segundo esse mesmo trabalho, mostrou-se que é difícil a identificação fenotípica de mutantes de alta amilose, devendo ser feita uma análise bioquímica do amido, principalmente quando se quer selecionar espigas com alta amilose.

Segundo TOSELLO (1978), esse mutante confere à semente um aspecto levemente enrugado e com uma coloração mais para o tipo opaco, e dentre as alterações determinadas pelo gene ae, em relação à composição de grãos normais, além do aumento do teor de amilose, pode-se citar a ocorrência de redução no conteúdo de amido, com conseqüente diminuição no peso dos grãos. Segundo ZUBER et alii (1960) a um aumento acentuado na quantidade de óleo e proteína no grão. CREECH et alii (1963) mostrou uma ligeira elevação no conteúdo de polissacarídeos solúveis em água, além de mencionar a existência de evidências de que o gene ae está associado a um bloqueio parcial entre a sacarose e a cadeia ramificada de polissacarídeos que dá formação a amilopectina.

Segundo TOSELLO (1978) observa-se que, em termos industriais, o emprego desse tipo de amido relaciona-se à fabricação de filmes. plástico, celofane, adesivos, aproveitamento na indústria textil, entre outras finalidades.

5. GENE SUGARY

Nessa classe podemos destacar os genes sugary-1 e sugary-2 sendo o 1º de maior importância.

O gene sugary-2 (su-2), aumenta o teor de amilose para mais de 40%, sendo descrito pela primeira vez por EYSTER (1934), que observou uma certa translucidez e um leve enrugamento nos grãos. Sua localização foi detectada como sendo no cromossomo 6 por KRAMER et alii, (1958).

O gene sugary-1 produz endosperma rico em polissacarídeos solúveis em água; quando seco o grão se apresenta muito enrugado e com endosperma translúcido. Esse mutante é muito importante para a indústria de milho enlatado, pois o alto teor de WSP (polissacarídeos solúveis em água) mantém a integridade do grão. EASTE e HAYES (1911) foram os primeiros a descrever esse alelo e foi localizado no cromossomo 4, por CREECH (1968). NO trabalho de TOSELLO (1978) existe bastante referências sobre o assunto, destacando as principais características requeridas por milho doce de alta qualidades, suas formas de consumo, principalmente nas formas de milho verde e enlatado e a associação desse gene su-1 com outros genes como o o2, procurando com essa combinação melhorar a qualidade proteica do grão. Essa combinação é comercializada pela UNICAMP com o nome de NUTRIMAIZ.

No Brasil, apesar do interesse por milho verde estar crescendo dia a dia, principalmente devido ao aumento da indústria de milho verde enlatado, esse aumento na verdade ainda é muito baixo.

6. GENE SHRUNKEN

Existem vários genes shrunken, como sh1, sh2, sh4 e o shrunken-floury semelhante ao sh4, sendo sh2 o mais importante. Esse gene produz uma maior quantidade de açúcar no endosperma, do que qualquer outro gene, por isso é chamado de super doce,

porém não produz uma quantidade apreciável de WSP, por essa razão não é recomendado para a indústria de enlatamento, porém pode ser utilizado com bons resultados para o consumo "in natura". HUTCHISSON (1921) foi o primeiro autor a descrever o gene (sh₁) e BARBOSA E GLOVER (1978) o localizaram no cromossomo 9. BURNHAM (1944) após observações feitas sobre um mutante cujo fenótipo era semelhante ao sh₁, denominou-o por (sh₂).

7. GENE "DULL"

Segundo CREECH e MC ARDLE (1966), o gene du al altera a relação amilose-amilopectina, aumentando a porcentagem da primeira fração para cerca de 38%. Segundo MANGELSDORF (1947) esse gene localiza-se no cromossomo 10 e os grãos apresentam uma aparência opaca, embaçada.

ZUBER et alii (1960) mostram evidências de que os aumentos na proporção de amilose do amido são acompanhados por acréscimo correspondente no teor de óleo e de proteína do endosperma. O seu uso é semelhante ao do ae (alta amilose).

8. GENE "BRITTLE"

Temos os mutantes brittle-1 e brittle-2, sendo descritos respectivamente por MANGELSDORF (1926) e TEAS E TEAS (1953) e segundo CAMERON e TEAS (1954) estão localizados respectivamente nos cromossomos 5 e 4 e determinam a formação de endospermas que, quando maduros, se apresentam colapsados, levemente mais escuros que o normal, frequentemente translúcidos e quebradiços. Esses genes causam, a partir do período médio de desenvolvimento do grão, aumento nos conteúdos de açúcares redutores e sacarose, sendo o desta última mais expressivo, bem como uma redução substancial na quantidade de amido e possuem baixo teor de WSP. Atualmente foi descrito um terceiro gene designado por brittle-4.

Esses genes de uma maneira geral não têm despertado interesse em melhoramento.

9. GENE "Y"

Segundo BANDEL (1978) o gene "Y" (Yellow) condiciona a cor amarela dos grãos de milho e domina a forma recessiva y, que relaciona-se à cor branca. A coloração amarela em geral é devido à presença de pigmentos do grupo carotenóide, sendo perceptível desde que o pericarpo e a aleorona, camadas que recobrem o endosperma, sejam translúcidas e incolores; esses genes, segundo CRANE (1964), estão localizados no cromossomo 6. Na Tabela seguinte são apresentados efeitos do gene "Y" sobre a coloração de grãos e teor de Vit.A., xantofilas e carotenos.

TABELA 1. Efeitos de doses de gene Y sobre a coloração de grãos e teor de Vit. A, xantofilas e carotenos em milho*.

GENOTIPO DO ENDOSPERMA	COLORAÇÃO DO GRÃO	UNIDADE DE Vit.A por g	XANTOFILAS (ppm)	CAROTENOS (ppm)
Y Y Y	branca	0,05	0.4	0.2
Y y y	Amarela	2,25	6.5	2.5
Y Y y	Amarelo-laranja	5,00	18.2	4.0
Y <u>Y</u> y	Laranja	7,50	45.7	4.7

*FONTE: BANDEL (1978), ADAPTADO DE PATERNIANI (1966).

Segundo BANDEL (1978), milhos com maior número de genes Y, além de possuírem maior valor nutritivo, em decorrência de teores mais elevados de vitamina A, também são de interesse na indústria de frangos de corte e de postura, pois a coloração amarelo-laranja conferida à pele e pernas das aves, bem como às gemas dos ovos, é um caráter de valor econômico devido à sua apreciação pelo mercado consumidor. Por outro lado, segundo informações pessoais de PATERNIANI (1984), há uma preferência dos árabes na importação de frangos com peles e pernas brancas, havendo com isso maior importância nos grãos brancos. Em vários outros setores de processamento de milho,

há uma variação nas preferências dos tipos de cor de grãos bem como no mercado consumidor.

Segundo NEUFFER et alii (1968) temos outros genes que afetam o endosperma do milho, como o "lemon white" (lw₁) que reduz a cor amarela do endosperma, além dos lw₃ e lw₄. Com efeitos semelhantes temos ainda o "etched endosperm" (et), grãos cobertos por pequenas fissuras, à semelhança de cicatrizes; "defective endosperm" (de), grãos pequenos e defeituosos; "white mutable" (wm), endosperma branco com setores amarelos, que parece ser alélico ao gene Y; "lemon yellow endosperm" (Y₈), "collapsed endosperm" (cp₁) e (cp₂) que conferem endosperma colapsado, parcialmente defeituoso, e finalmente o "soft starchy" (h), endosperma opaco, conforme NELSON et alii (1965).

COMENTÁRIOS

Em relação aos genes que afetam o endosperma do milho, principalmente os relacionados com a qualidade proteica, onde esses genes sob a forma simples ou em combinações afetam o metabolismo de carboidratos do endosperma do milho alterando-os em relação aos padrões normais apresentados pelos milhos comuns, apresentam grande importância econômica e social, devido basicamente à sua utilização como alimento aos animais e humanos, e também devido a sua grande diversidade de uso no setor industrial.

Como podemos observar, os milhos opaco e farinhaço (floury) são dois tipos de grande potencial, principalmente devido a sua melhor qualidade proteica, como decorrencia de seu menor teor de zeína, proteína de baixa digestibilidade, e maior conteúdo de lisina e triptofano, bem como de metionina, no caso específico de gene farinhaço-2. Podendo por essa razão ser utilizado como fonte proteica para animais e humanos, principalmente para animais monogástricos na fase jovem, onde lisina e triptofano são fatores limitantes para o bom desenvolvimento. Em merendas escolares e principalmente no atendimento às classes sociais mais carentes nas formas de farinhas e fubas, esse é um pro-

grama que deve receber maior atenção dos políticos e melhoristas.

Podemos destacar ainda o gene sugary-1 que devido aos maiores níveis de açúcar e polissacarídeos solúveis em água (WSP) assume papel de grande importância na indústria de enlatados e ainda no consumo de milho verde, milho verde debulhado e congelado, ou como milho desidratado.

Podemos destacar os trabalhos de MERTZ et alii (1964); NELSON (1971); NELSON et alii (1965) e CREECH (1968), como de grande importância para o desenvolvimento de programa utilizando esses genes, sendo os 2 primeiros voltados mais para o opaco, o terceiro para o farináceo e opaco e o quarto para o milho doce.

No Brasil podemos destacar os trabalhos realizados principalmente pelo Prof. G. Tosello, na ESALQ/USP, com populações braquíticas e normais de milho opaco e com bons caracteres agrônômicos e produtividade além de populações de milho doce. Podemos destacar ainda os trabalhos dos Prof. Paulo Arruda e Willian da Silva, na UNICAMP, onde possuem trabalhos com milhos opaco e doce e comercializam um milho chamado "Nutrimais", que é a combinação de su1 com o o2, e ainda temos a destacar os trabalhos do IAC. No setor comercial, o milho doce é muito pouco explorado, o mesmo acontecendo com o opaco, apesar da Agrocerec ter trabalhado com um híbrido opaco, o Ag 504 em tempo atrás. Cabe nesse sentido uma melhor política para esses milhos, bem como trabalhos mais intensivos no Setor de Melhoramento, visando tirar caracteres desfavoráveis desses milhos como por exemplo o aspecto farináceo do milho opaco, para uma forma mais vítrea, maior produtividade e outros caracteres correlatos.

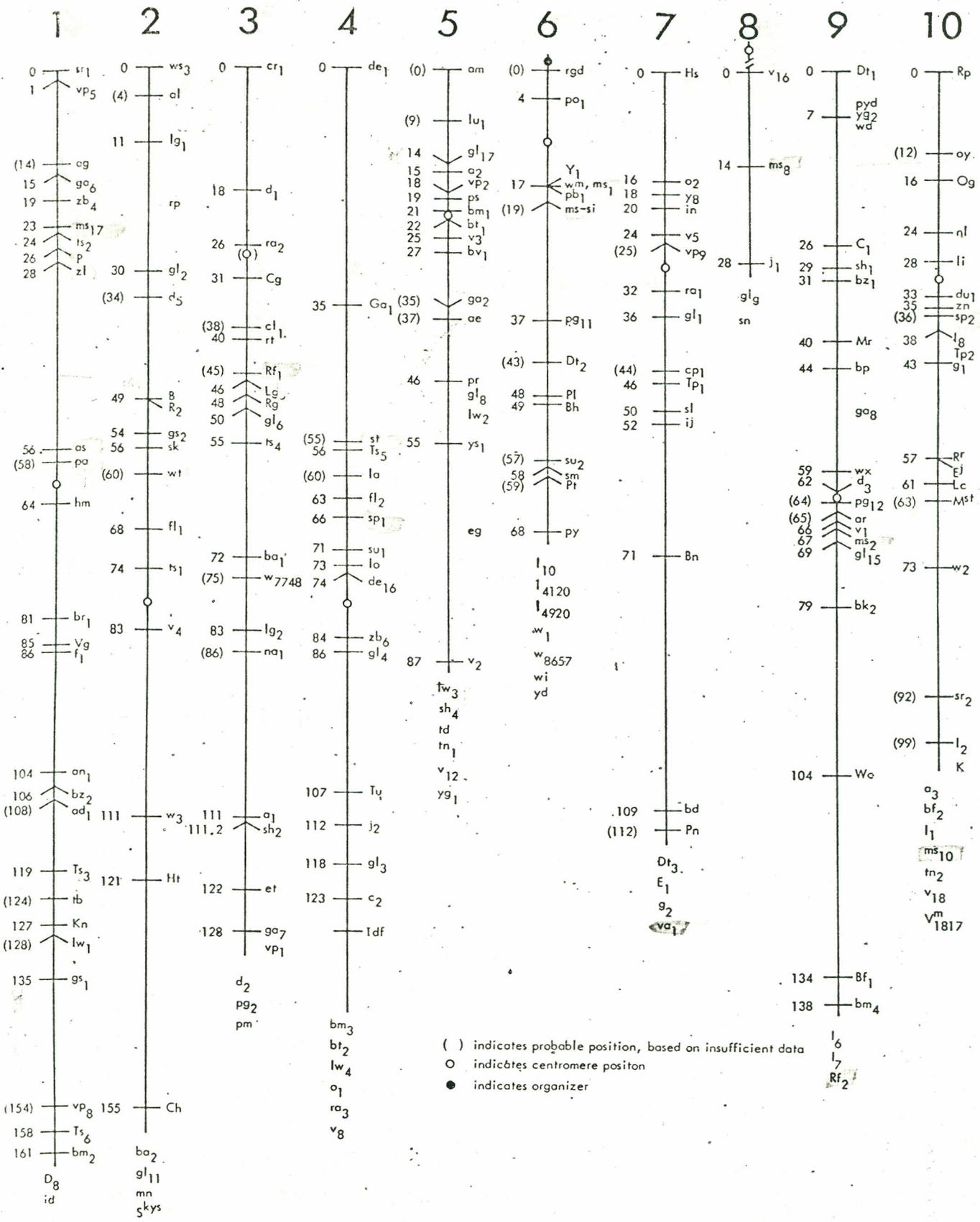
O gene ceroso (wx) tem seu papel de importância como substituto do amido de mandioca, na indústria de produtos adesivos e alimentares, sob a forma de gomas, pudins, sorvetes, cremes, sopas entre outras, além da alimentação bovina devido principalmente à composição do amido praticamente ser amilopectina. Podemos destacar o trabalho realizado no Brasil pelo Prof. Paterniani na ESALQ/USP desenvolvendo a variedade Centralmex contendo o mutante waxy e atualmente sendo aproveitado e utilizado pela Refinações de Milho Brasil.

O gene amylose extender (ae), também tem grande importância na fabricação de filmes, plásticos, celofane, adesivos, aproveitamento na indústria têxtil, além de outras finalidades, devido principalmente a amidos com cerca de 60% de amilose, originados a partir do bloqueio parcial da Amilopectina, dando origem ao tipo especial de milho chamado de "Amilomaize"; o gene dull também aumenta o teor de amilose podendo ter a mesma utilidade. Podemos destacar o trabalho de ZUBER et alii (1960) como de grande importância para o estudo e utilização desses genes.

Os genes shrunken-2 e brittle-1, embora menos importantes, são potencialmente úteis onde poderão vir a ser empregados na conservação da qualidade do milho doce durante um período mais prolongado.

Como podemos observar, existe um grande potencial nesses genes acima descrito onde vários trabalhos de melhoramento estão sendo realizados apesar da necessidade de um maior apoio político e financeiro para que esses trabalhos sejam incrementados, devido a grande importância e diversidade de utilização desses mutantes para atingir exatamente os setores carentes de nossa sociedade.

GENS QUE AFETAM A MEIOSE



() indicates probable position, based on insufficient data
 O indicates centromere position
 ● indicates organizer

Genes que afetam a meiose em milho

1. ms - MACHO ESTÉRIL

Segundo, GOTTSCHALK e KAUL (1974) existem 44 genes ms conhecidos nos meados dos anos 50. Desses, 17 mutantes ms foram descritos apresentando ação recessiva. Em todos esses casos a fertilidade feminina não foi influenciada.

Treze genótipos desse grupo não são capazes de produzir grãos de pólen funcionais e, portanto, são completamente macho estéreis. Mutantes ms6; ms12 e ms17, produzem parcialmente pólen estéreis. Os genes ms8, ms9 e ms17 induzem à degeneração precoce dos microsporócitos em estágios intermediários ou primeira prófase meiótica. O gene ms6 atua durante a diacinese da anáfase I. Os genes ms2, ms7 e ms11 provocam degeneração dos grãos de pólen no período de 5 a 10 dias depois de completada a meiose. Os genes ms8, ms9, ms17, afetam o estágio inicial da profase.

Ainda segundo os autores acima, temos o mutante "Variable steril" va1 que provoca a ausência da citocinese e o va2 no qual é semelhante ao va1 e temos um outro chamado protuberância das anteras - wa no qual os microsporócitos degeneram em certas partes da antera, porém com desenvolvimento em outras partes.

Temos o gene designado por "elongate" (el) e tem sido observado durante a microsporogênese sob três aspectos: os cromonemas permanecem unidos na metafase I, anáfase I e metafase II, formando cromossomos alongados porém a disjunção é normal e somente esporo haplóide têm sido observados.

NEUFFER et alii (1968) citam que os restos dos cromossomos desenrolados durante a metafase e anáfase de plantas el el, produzem anormalidade cromossômicas, incluindo gametas não reduzidos.

Temos ainda, segundo Bandel (1978) os genes st (sticky), sp1 e sp2 ("small pollen") e am ("ameiotic"), também causam esterilidade masculina e feminina de uma forma parcial ou total.

No gene assinaptico "as", segundo Beadle (1933), a sinapse ocorre aparentemente normal em plantas assinâpticas porém o pareamento dos cromossomos homologos ocorre separadamente durante o paquíteno e a frequência de quiasmas é baixa, com isso o pareamento dos cromossomos homologos durante a meiose do milho é bastante dificultada.

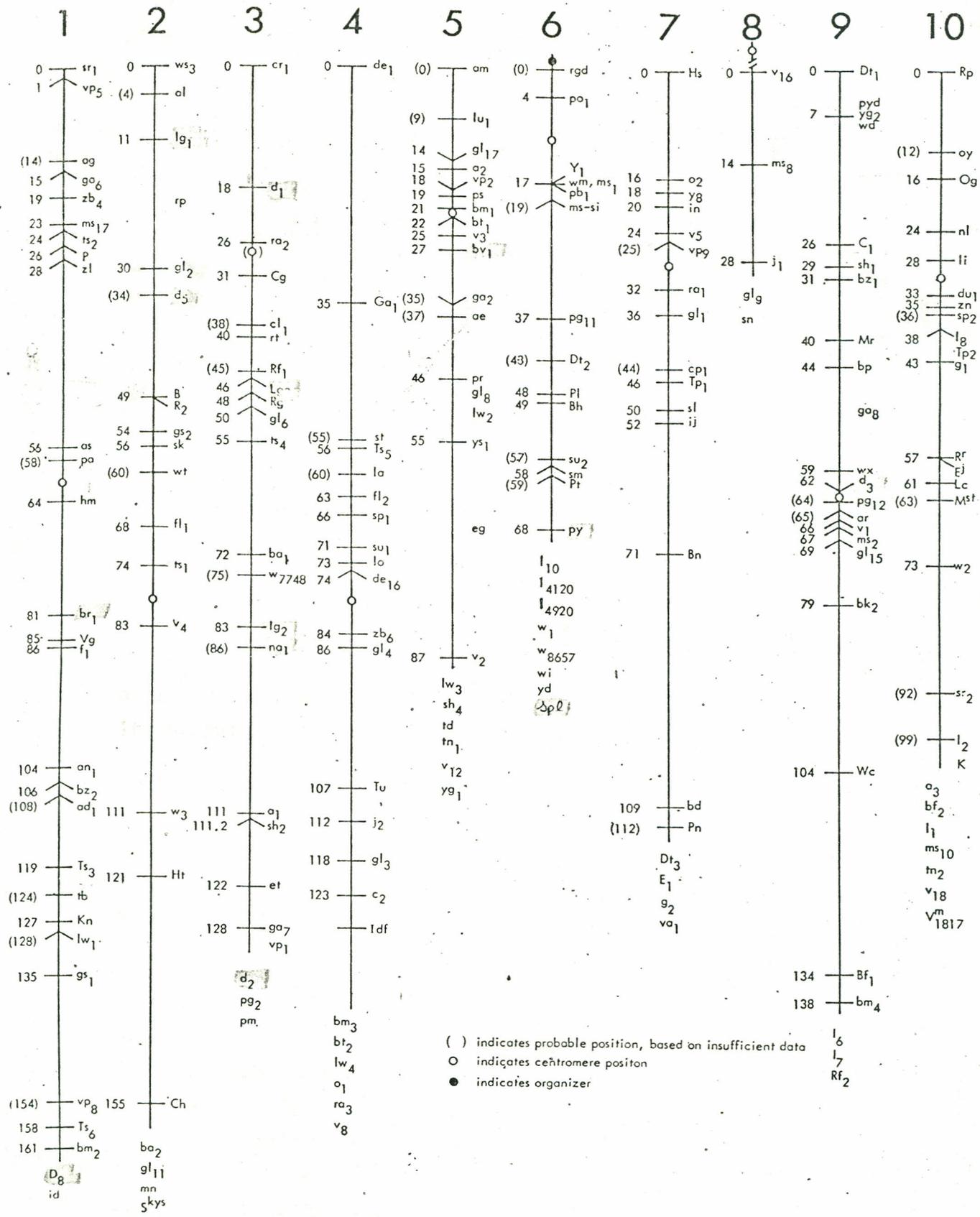
O gene pa "pollen abortion" afeta somente o início da meiose, tornando inviável todos ou quase todos grãos de pólen que o carregam segundo BURNHAM (1941).

Temos ainda o zl "zigoto letal" e o lo "óvulo letal" que também afetam a fertilidade do pólen. Os genes Rf₁ e Rf₂ restauram a fertilidade masculina em plantas com citoplasma macho estéril.

COMENTÁRIOS

As alterações da divisão meiótica no milho provocada pela ação dos diversos genes, quando em homossigose causa efeitos em estágios específicos, resultando ou não na formação de gametas inviáveis, levando a uma baixa taxa de fertilização às plantas que os transportam por outro lado a esterilidade total masculina controlada geneticamente (e não pelo citoplasma) é uma alternativa que poderia ser empregada nos programas de milho híbrido. DUVICK (1972) propôs um método cromossomal-genético que permite a produção de plantas macho estéreis que originam plantas híbridas férteis, heterozigotas, para o gene macho-estéril ms. Cabe salientar ainda a importância dos genes Rf₁ e Rf₂ como restauradores da fertilidade nos programas de milho híbrido, onde a esterilidade masculina citoplasmática tem sido bastante utilizada.

GENS QUE AFETAM O PORTE DA PLANTA E FOLHAS ERETAS



() indicates probable position, based on insufficient data
 O indicates centromere position
 ● indicates organizer

Genes que afetam a parte da planta

Vários genes maiores podem ser responsáveis pela redução da planta em milho, de acordo com NEUFFER, JONES e ZUBER (1968) e temos os seguintes: br₁, br₂ (plantas braquíticas); bv₁, bv₂ (plantas reduzidas); d₁, d₂, d₃, d₅, D₈ (plantas ~~pp~~ãs, dwarf); na₁ (plantas "nana"), py (plantas pigmeu) e spl (plantas pequenas), entretanto o gene braquítico-2 tem sido considerado o que acarreta menores mudanças nas características agronômicas e de espiga (SINGLETON, 1959; KHERA et alii, 1975; BANDEL, 1978). Em vista disso é também o gene mais apropriado para ser utilizado em melhoramento de plantas.

O caráter braquítico foi descrito pela 1ª vez em milho por KEMPTON (1920). A forma braquítica é considerada recessiva e a dominância da forma normal, entretanto nem sempre é completa.

A introdução do referido gene em linhagens ou populações é muito fácil por se tratar de uma herança mendeliana simples, e por isto é particularmente interessante ao melhoramento.

Entre as principais alterações causada pelo gene braquítico nas plantas temos: redução na altura da planta e alterações no colmo da planta em consequência do encurtamento dos internódios acima e abaixo da espiga e uma das consequências mais importantes da diminuição do comprimento do colmo é a redução de seu acamamento, uma característica extremamente importante para as condições brasileiras.

Um dos primeiros programas a trabalhar com certa intensidade com o gene braquítico foi o da "Illinois Exp. Station" (USA) e que foi relatado por LENG (1957). Entretanto seus resultados foram considerados bastante ruins. No Mississippi (USA) o programa com braquítico também iniciou-se em 1957 e CAMPBELL (1965) relatou os resultados obtidos onde híbridos braquíticos foram obtidos com produção até mesmo semelhantes e maiores que os tipos normais e enumerou uma série de fatores do insucesso dos braquíticos nos Estados Unidos, tais como: 1) na região da faixa do milho nos EUA a altura da es-

piga e da planta já é relativamente baixa. A introdução do gene br₂ neste material produz plantas excessivamente baixas; 2) o gene br₂ tem sido introduzido em linhagens (e não em populações), onde o sucesso não é tão garantido; 3) o número de retrocruzamentos que tem sido feitos nos EUA (somente 2 ou 3) tem se mostrado insuficientes, pois a recuperação do genótipo paternal não é satisfatório; 4) as práticas agrícola adotadas não foram as mais convenientes, principalmente em relação a densidade de planta; 5) o trabalho com genes modificadores do caráter braquítico tem sido insuficiente.

No Brasil, os primeiros trabalhos com milho braquítico foram realizados pelo Prof. Paterniani em Piracicaba na ESALQ/USP, tendo os primeiros dados publicados em 1973. Existem atualmente várias populações braquíticas no Brasil com caracteres agrônômicos bastante favoráveis, destacando os materiais produzidos em Piracicaba como o Piranão VD.2 e Piranão VF.1 e o material produzido pelo Instituto Agrônomo de Campinas, o IAC Mayanão, sendo o, Piranão VD.2 e o IAC Mayanão materiais de grãos dentados onde o Tuxpeño br-2, serviu como fonte doadora do gen braquítico e o Cimmyt br-2, foi utilizado pelo Piranão VF-1, de grãos duros, como doador de gen braquítico. Existem ainda vários híbridos intervarietais braquíticos com bastante sucesso, tais como o Piranão HV-21 e HV-12 e alguns tipos de híbridos duplos braquíticos comercializados e produzidos por Companhias de Semente como é o caso do Ag 351 e 352 pela Agrocères.

COMENTÁRIOS

Entre os genes maiores de milho que reduzem a parte da planta, é o gene braquítico br₂ o que tem se mostrado mais promissor, por praticamente não afetar o tamanho da espiga.

Vários trabalhos no Brasil têm mostrado a eficiência da utilização do milho braquítico principalmente no que se refere à resistência ao acamamento e quebramento, destacando-se o trabalho de PATERNIANI (1980), além de outros trabalhos no que se refere à tolerância ao alumínio, resistên

cia à seca e eficiência na absorção dos nutrientes, e outros trabalhos relacionados com o alto potencial produtivo dos milhos braquíticos em igualdade com os milhos normais, podemos destacar em relação a esse item o trabalho de CASTRO (1983).

Apesar desses vários trabalhos, o milho braquítico ainda não assumiu o seu verdadeiro lugar dentro da agricultura brasileira, muitas vezes devido ao desconhecimento do agricultor, mas principalmente devido a falta de interesse na comercialização desse produto entre as companhias de sementes.

Apesar dessas dificuldades, o milho braquítico deverá se propagar no futuro e ser melhor explorado.

Genes que controlam as folhas "eretas" em milho

Do ponto de vista da arquitetura foliar, plantas de folhas mais eretas têm sido sugeridas como um dos meios de aumentar-se a eficiência das gramíneas no aproveitamento da energia solar.

Os genes "liguleless" (sem lígula) lg_1 , lg_2 e lg_3 do milho são responsáveis pela ausência da lígula nas folhas o que acarreta uma diminuição de ângulo de inserção no colmo.

As folhas mais eretas de uma maneira geral permitem um aumento da área foliar da cultura sem os agravantes do sombreamento de folhas, promovendo uma melhor distribuição da radiação solar para um maior número de folhas.

Um dos primeiros trabalhos publicados a respeito do comportamento de plantas com folhas eretas em milho em condição de campo, foi realizado por PENDLETON et alii (1968) utilizando material homozigoto $lg_2\ lg_2$.

COMENTÁRIOS

Uma das vantagens da utilização das plantas sem lígula é a utilização de densidades maiores de plantio. As plantas de folhas eretas podem ser cultivadas num espaçamento mais reduzido do que as plantas de folhas normais, além de poder ser aproveitadas com grandes vantagens em consórcio com outras culturas.

Atualmente no Brasil, bastantes trabalhos têm sido desenvolvidos utilizando-se o gen lg_2 onde podemos destacar o trabalho realizado pelos Prof^o Mõro e Zinsly do Depto^o de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba.



GENES QUE AFETAM A FOTOSSÍNTESE, A FECHA E A ESPIGA

GENES QUE AFETAM A FOTOSSÍNTESE

Segundo CRUMPACKER (1967), existem 180 genes descritos controlando a fotossíntese. Folhas que apresentam estrias verdes, brancas e amarelas são a manifestação dos seguintes genes como o sr₁ (estriado), zb₄ (zebra), f₁ ("fine stripe"), gs₁ ("green stripe"), ys₁ ("yellow stripe"), v₅ ("virescent"), j₁ ("japônica"), wd ("white deficiency"), og ("old gold stripe"), zn ("zebra necrotic") e outros.

Os genes maiores que afetam a fotossíntese do milho são responsáveis pelo aparecimento de folhas com coloração uniforme, diferente da cor verde típica e podemos destacar os seguintes:

bz₂ (bronze), lw₁ ("lemon white"), al ("albescens"), wt ("white tip"), v₄ ("virescent"), w₃ ("white seedling"), cl₁ ("chlorophyll"), pb₁ ("prebald"), pg₂ ("pale green"), ar ("argentina"), oy ("oil yellow"), Bf₁ ("blue fluorescent"), l₂ ("luteus"), etc.

GENES QUE AFETAM A FLECHA E A ESPIGA

Podemos destacar entre os genes que afetam a flecha, o gene ts₂ ("tassel seed") que acarreta a formação de flechas monoicas, onde ocorrem a formação de sementes e grãos de pólen.

O gene v_g ("vestigial glumes") é responsável pela formação de anteras semi nuas, parcialmente recobertas por glumas, e temos ainda o gene ra₂ ("ramosa") que causa muitas ramificações no pendão, tendo um formato cônico semelhante a uma árvore de natal.

O gene Tu ("tunicata") origina a formação de folhas cujas anteras são envolvidas por glumas grossas e volumosas, e existem outras que não mencionaremos aqui.

Entre os genes que afetam a espiga podemos destacar os genes a₁ ("antho cyaninless"), C₁ ("aléuronecolor")

e R₁ ("colored aleurone and plant") que agem simultaneamente de uma forma bastante complexa e controlam a coloração das fô-lhas, do colmo, da aleurona, do pericarpo, do sabugo, etc.

O gene P ("pericarp and cob color"), da mesma forma condiciona a formação de grãos e de sabugos que apresentam diversas tonalidades de coloração (laranja, amarelo, branco, marrom, vermelho, etc.).

O gene an₁ ("anther ear") é responsável pela formação de anteras nas espigas. O gene bz₁ ("bronze") ocasiona na sementés de cor de bronze nas espigas e o gene lw₁ ("lemon white") causa um amarelo-pálido no endosperma (NEUFFER et alii 1968).

GENES QUE AFETAM A FISILOGIA

GENES QUE AFETAM A FISILOGIA DA PLANTA

Segundo BANDEL (1978), os caracteres relacionados com a fisiologia da planta geralmente são poligênicos assim, precocidade, adaptação a climas frios, quentes e secos, a dependência do fotoperíodo, a reação à deficiências minerais do solo e outros caracteres fisiológicos, geralmente são controlados por muitos genes. Existem porém alguns casos de genes maiores que controlam esses caracteres que passaremos a descrever a seguir:

Os Gens "latente" (lt_1 e lt_2)

Trabalhos conduzidos pela ROCKEFELLER FOUNDATION (1961) mostraram, no México, que uma linhagem de milho Michoa cã reduzia drasticamente seu crescimento sob condições de seca; quando era fornecida água, seu crescimento se restabelecia rapidamente. Esse caráter foi denominado "latente". MUÑOZ et alii (1969) fizeram uma ampla revisão sobre o assunto e além de observarem uma ampla resistência à seca do caráter latente verificaram ainda que o mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos do "latente" é mais eficiente em relação ao normal e também foi observado maior resistência do milho latente à queda.

No Brasil, MIRANDA (1972) do IAC, relatou estudos conduzidos com o caráter latente e mais recente fez uma ampla revisão no assunto, MIRANDA et alii (1984).

OUTROS FATORES

Temos ainda em relação a fisiologia da planta o gene id ("indeterminate growth") que requer dias curtos para o florescimento. Os super-gens R_1 e R_2 , segundo MIRANDA et alii (1984), regulam além da resistência ambiental tanto a tolerância a calor em sementes, como a tolerância a alumínio. Esses genes controlam a síntese de distribuição de antocianinas, ou substâncias similares, nas partes da planta ex

postas à luz do sol.

O gen Asr1, é um gen dominante responsável pela ausência de Raízes Seminais de milho pueblo no cromossomo 4; nesse mesmo cromossomo está o gen adh2 (alcool desidrogenase-2) que possibilita a respiração anaeróbica necessária para os plantios profundos. Segundo MIRANDA et alii (1984), estão sendo desenvolvidos trabalhos com o propósito de incorporar características de raiz pivotante, com mesocotilo longo, aos latentes e normais, o que deverá conferir-lhes maior resistência à seca; tais características devem possibilitar a mudança do sistema de plantio, inclusive o cultivo mínimo, assim como a maior tolerância ao encharcamento do solo, por apresentarem as plantas maior tolerância às condições anaeróbicas.

HERANÇA DE GLUCOSÍDIOS EM MILHO

A herança dos glucosídeos (antocianinas, flavonas e similares), COE e NEUFFER (1977), depende em geral, da presença de genes dominantes complementares. Se um desses genes é recessivo, o efeito não aparece. Segundo MIRANDA et alii (1984) foi encontrado um sistema de resistência de dois fatores no IAC MAYA designadas Mer1 e Mer2 (maya earworn resistance) e em Zapalote Chico foi encontrado um sistema com 4 fatores designados por Zer1, Zer2, Zer3, Zer4 (Zapalote earworn resistance).

Esses gens são muito importantes por permitirem resistência horizontal as pragas e moléstias. O glucosídeo não é tóxico, porém quando estimulado, ele se hidroliza produzindo açúcar, e uma aglucona que é tóxica.

RESISTÊNCIA CONTRA ATAQUE DE DOENÇAS E PRAGAS

PUCCINIA SORGHI - Genes dominantes (Rt) tem sido identificados nos cromossomos 3,4 e 10 (WILKINSON e HOOKER 1968) que conferem resistência a p.sorghii.

CONCLUSÕES

Esse trabalho procurou de uma maneira geral, ilustrar um pouco da importância dos gens maiores para os diversos programas de melhoramento, e eles estão sendo utilizados nos diversos programas dos vários Institutos de Pesquisas do Brasil.

Os trabalhos mais intensos com gens maiores, como podemos verificar, ganharam ênfase a partir da década passada e hoje observamos que eles serão de fundamental importância para os programas de melhoramento no sentido de se aumentar a qualidade nutricional bem como de se aumentar a produtividade e obter materiais com bons caracteres agrônomicos.

A tendência da realidade mundial é crescente em relação a fome e aos altos custos de produção dos alimentos. A inflação e a miséria são quadros presentes em nossos dias e em vista disso novas alternativas de melhoramento não só utilizando os gens quantitativos, mas também os qualitativos se fazem necessários. A interligação de melhoristas, bioquímicos, fisiologistas e outros na resolução dos diversos problemas principalmente relacionada à alimentação, serão de grande valia.

Por essa razão, esse trabalho atinge uma parcela de fundamental importância, na resolução dos diversos problemas atuais e do futuro, em que os melhoristas poderão contribuir com grande desenvoltura.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, D.E. e R.G. CREECH, 1977. Breeding special industrial and nutritional types. In: SPRAGUE, G.F., ed. Corn and corn improvement. Madison, Wisconsin, American Society of Agronomy, Inc., p.363-390.
- BAENZINGER, P.S. e D.V. GLOVER, 1977. Protein body size and distribution and protein matrix morphology in various endosperms mutants of Zea Mays L. Crop Science. Madison, 17:415-421.
- BANDEL, G., 1978. Genética. In: Paterniani, E., Coord. Melhora - mento e produção do milho no Brasil. Piracicaba/ESALQ, Mar - print, p.97-121.
- BARBOSA, H.M. e D.V. Glover, 1978. Isolamento e descrição de endospermas duplo-mutantes de milho (Zea mays L.) envolvendo o gene opaco-2. Experientiae. Viçosa, 24:43-54.
- BEADLE, G.W. 1932. A gene in Zea mays for failure of cytokinesis during meiosis. Citologia 3:142-155.
- BURNHAM, C.R. 1941. Cytogenetics studies of case of pollen abortion in maize. Genetics, 24:68 (Abst.)
- BURNHAM, C.R. 1944. Reports from cooperators-minnesota university. Maize Genetics Cooperation News Letter. Ithaca, New York- 18:15.
- CAMERON, J.W. e H.J. Teas, 1954. Carbohydrate relationships in developing and mature endosperms of brittle and related maize genotypes. American Journal of Botany. Baltimore, Maryland, 41:50-55.
- CAMPBELL, C.M., 1965. New dwarfs and modifiers. Proceedings of the 20th Annual Hybrid Corn Industry-research conference. Washington, 20:22-29.
- CASTRO, E.M., 1983. Competição entre populações de milhos normais e braquíticas. Piracicaba, ESALQ/USP. (Tese de Doutorado). 155p.
- CREECH, R.G. 1968. Carbohydrate synthesis in maize. Advances in Agronomy. New York, 20:275-322.

- COE, E.H., Jr. 1962. Symbol Index to maize News Letters Vol. 12 Through 35. Maize Genetics Cooperation news letters 36 Appendix
- CREECH, R.G. e F.J. McARDLE, 1966. Gene interaction for quantitative change in carbohydrates in maize kernels Crop Science. Madison, 6: 192-194.
- CREECH, R.G., F.J. McARDLE e H.H. TCRAMER, 1963. Genetics control carbohydrate type and quantity in maize kernels. Maize Genetics Cooperation News Letter. Bloomington, Indiana, 37:111-120.
- CRUMPACKER, D.W. 1966. Inheritance of chlorophyll deficiencies in maize (*zea mays* L.). Colo. STATE UNIV. Tech. Bull, 94: 19 pp.
- DUDLEY, J.W., D.E. ALEXANDER & R.J. LAMBERT, 1975. Genetic improvement of modified protein maize. In: High Quality protein maize. Proceedings of the CIMMYT-PURDUE Symposium on Protein Quality in Maize. Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson e Ross, Inc. p.120-135.
- DUVIAK, D.N. 1972. Potential usefulness of new cytoplasmic male steriles and sterility systems. Proc. 27th corn Res. conf., pp.192-201 - Amer. Seed Trade Assoc. citado por Jugenheimer (1976).
- EAST, E.M. e D.F. JONES. 1920. Genetic Studies on the protein content of maize. GENETICS. BALTIMORE, Maryland, 5: 543 - 610.
- EMERSON, R.A., G.W. BEADLE AND A.C. FRASER, 1935. A summary of linkage studies in maize. Cornell Memoir 180.
- EYSTER, W.H., 1934. Genetics of *Zea mays*. Bibliografia Genetica. Hague, Netherlands, 11: 187-392
- GOTTSCHACK, W. e M.L.H. KAUL. 1974. The genetic control of microsporogenesis in higher plants. The nucleus (calcutta) 17 (3): 133-166.
- HOOKE, A.L., 1963. Monogenic resistance in *Zea mays* L. to Helminthosporium turcicum. Crop Sci. 3: 381-383.

- HUTCHINSON, C.B., 1921. Heritable characters of maize. VII. Shrunken endosperm. Journal of Heredity. Washington D.C. 12: 76-83.
- JONES, LORNG M. 1965. The ten chromosomes of maize. Dekalb Agricultural Research Assoc. Inc. Dekalb. III.
- KEMPTON, J.H., 1920 - Heritable characters of maize. III. brachytic culms. Journal of Heredity. Washington . 11: 111-115.
- KHERA, A.S.; V.V. MALHORA , V.K. SAXENA e B.S. DHILLON. 1975. Role of brachytic-2 in genetic improvement of maize. Egyptian journal of genetics and cytology. Alexandria 4:430-2.
- KNOSHITA, K. e E. PATERNIANI, 1976. Obtenção de milho ceroso (waxy) amarelo. In: Anais da XI Reunião Brasileira de Milho e Sorgo. Piracicaba, p.171-172.
- KRAMER, H.H.; R.L. WHISTLER e E.G. ANDERSON, 1956. A new gene interaction in the endosperm of maize. Agronomy Journal. Madison, 48: 170-172
- KRAMER, H.H.; P.L. PFAHLER e R.L. WHISTLER, 1958. Gene interactions in maize affecting endosperm properties. Agronomy Journal. Madison, 50: 207-210.
- LENG, E.L. 1957. Genetic production of short stalked hybrids Proceeding of the 12th Annual Hybrid Corn industry - Research Conference. Washington 12: 81-87.
- MANGELSDORF, P.C. 1947. The inheritance of amylaceous sugary endosperm and its derivatives in maize Genetics. Menasha, Wisconsin, 32: 448-458.
- MERTZ, E.T.; L.S. BATES e D.E. NELSON. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases Lysine content of maize endosperm. Science Washington, D.C., 145: 279 - 280
- MIRANDA, L.T. de. 1972. A característica latência do milho (Zea mays L.) e suas possibilidades no melhoramento. Tese de doutoramento Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz USP, Piracicaba, Brasil 93 p.
- MIRANDA, L.T.; L.E.C. MIRANDA e E. SAWASAKI, 1984. Genética Ecológica e Melhoramento do Milho. Campinas, Fundação Cargill, 30 p.

- MUÑOZ, O.A. e H.H. ANGELES, A. 1969. Investigaciones sobre resistência a la sequia en el mejoramento del maiz en México. Agronomia Tropical. Revista del Centro de Investigaciones Agronômicas. Minist. Agric. Y Cria. Maracay. Venezuela. XIX (4) 319-333.
- NELSON, O.E., E.T. MENTZ e L.S. BATES. 1965. Second mutant gene affecting the amino acid pattern of maize endosperm proteins science. Washington, D.C., 150: 1469-1470.
- NELSON, O.E. 1974. O programa de milho opaco-2 na Universidade de Purdue. In; Anais da VII Reunião Brasileira de Milho e I Simpósio sobre milho opaco Universidade Federal de Viçosa, Imprensa Universitária, p. 160-183.
- GENETICS COOPERATION NEWS LETTERS. Columbia, Missouri, 50:114.
- NEUFFER, M.G.; L. JONES, e M.S. ZUBER, 1968. The mutant of maize. Madison, Wisconsin, Crop Science Society of America - 74 p.
- PATERNIANI, E. 1966. Genética e Melhoramento de milho. In Cultura e Adubação do Milho. Inst. Bras. de Potassa - São Paulo - Brasil. p. 109 - 151.
- PATERNIANI, E. 1973. Origem e comportamento do milho Piranão. Relatório Cient. Dept. de Genética, ESALQ, Piracicaba - pp. 148-160.
- PATERNIANI, E. 1980. Avaliação de cultivares de milhos braquíticos. Relatório Científico do Instituto de Genética. ESALQ/USP. Piracicaba, 14: 61-68.
- PATTERSON, E.B. 1968. Location of fls2. Maize Genetics Cooperation news letter. Bloomington. Indiana 42: 42-44
- PENDLETON, J.W.; G.E. SMITH, S.R. WINTER e T.S. JOHNSTON - 1968. Field investigations of the relationships of leaf angle in corn (Zea mays L.) to grain yield and apparent photosynthesis. Agronomy Journal. Madison 60: 422-424.
- RHOADES, M.M. 1950. Meiosis in maize J. Heredity 41: 59-67
- ROCKFELLER FOUNDATION. 1961. Program in Agricultural Sciences Annual Report 1960 - 1961. Mexican Agricultural Program. Corn Results in 1960 p. 40-41.

- RHOADES, 1950. Meiosis in maize, J. Heredity. 41: 59-67.
- SINGLETON, W.R., 1939. Recent linkage studies in maize. V. opaque endosperm-2 (o₂) Genetics Menasha, Wisconsin 24: 61.
- SINGLETON, W.R., 1959. High potential in brachytic-2 dwarf hybrids, maize genetics cooperation news letter Columbia 33: 3 -4.
- TOSELO, G.Á. 1974. Evaluation of protein and carbohydrate quality and content in selected endosperm mutants and their double-mutant combination with opaque-2 at two immature stages of development in Zea mays L. West Lafayette, Indiana, University, 120 p. Tese de phd.
- TOSELO, G.A. 1978. Milhos especiais e seu valor nutritivo In: Paterniani, E. Coord. Melhoramento e produção do milho no Brasil. Piracicaba, Marprint p. 310-338.
- VINEYARD, M.L. e R.P, BEAR, 1952. Amylose content Maize Genetics Cooperation News Letter. Ithaca New York, 26:5.
- WEATHERWX, P. 1922. A rare carbohydrate in waxy maize. Genetics .New York. 7: 568-572.
- WEIJER, J. 1952. A catalogue of genetic maize Types Together with a maize bibliography. Bibliographia Genética. 14: 189-425.
- ZUBER, M.S. W.L. Deatherage, C.O. Grogan e M.M. Mac Masters, 1960. Chemical composition of Kernel fractions of corn samples. Varying in Amylose content. Agronomy Journal. Madison, Wisconsin, 52: 572-575.
- WILKINSON, D.R., A.L. HOOKER. 1968. Genetics of reaction to Puccinia sorghi in the corn inbred lines from Africa and Europe. phytop 58: 605:608.