

Capacidade combinatória de genótipos de milho para tolerância ao encharcamento do solo

Combining the ability of maize genotypes for flooding tolerance

Sérgio Delmar dos Anjos e Silva¹ Maria Jane Cruz de Melo Sereno²
Cláudia Fernanda Lemons e Silva³ José Fernandes Barbosa Neto⁴

RESUMO

No sul do Brasil, a cultura do milho pode ser uma alternativa de cultivo para áreas de várzea; entretanto, o desenvolvimento de genótipos tolerantes ao encharcamento é condição fundamental para viabilizar economicamente esta opção. O objetivo do presente trabalho foi determinar a capacidade geral e específica de combinação e os efeitos recíprocos para tolerância ao encharcamento do solo de genótipos de milho. A análise foi baseada em um cruzamento dialélico envolvendo quatro linhagens: duas tolerantes ao encharcamento do solo (CT954280 e CT954330) e duas sensíveis (CT966200 e CT966208). O trabalho experimental foi realizado durante os anos de 2000 e 2001 em casa de vegetação localizada na Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. As variáveis analisadas foram matéria seca da raiz, matéria seca da parte aérea, estatura de planta, comprimento de raiz e conteúdo de clorofila na folha. Os resultados demonstraram a existência de variabilidade genética entre os genótipos estudados, sendo que ambos os efeitos aditivos e não aditivos foram de importância na determinação da herança da tolerância ao encharcamento em milho. A escolha do genitor feminino é fundamental para a obtenção de híbridos tolerantes, uma vez que o efeito materno observado foi elevado. Dentre os dois genótipos tolerantes analisados, a linhagem CT954330 foi a que apresentou a maior CGC e pode ser indicada como genitor preferencial em cruzamentos que visem incrementar a tolerância ao encharcamento.

Palavras-chave: análise dialélica, anoxia, *Zea mays*.

ABSTRACT

In southern Brazil, corn could be an alternative for cultivation in flooded areas. However, the development of genotypes tolerant to flooding is fundamental to make this option economically feasible. The objective of this paper was

to determine the general and specific combining ability and reciprocal effect for flooding tolerance in corn genotypes. The analysis was based on a Diallel cross among four inbreds: two flooding tolerant (CT954280 and CT954330) and two sensitive inbreds (CT966200 and CT966208). The experiment was conducted in 2000 and 2001 under greenhouse conditions at Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. Root dry matter, plant dry matter, plant high, root length, and leaf chlorophyll content were measured. Genetic variability among the inbreds was detected. Both additive and non-additive effects were important in the determination of the inheritance of flooding tolerance in corn. The correct choice of the female parent is fundamental for tolerant hybrids production, since maternal effects were relevant. Among the analyzed genotypes, the inbred CT954330 presented the highest GCA and may be indicated as a preferential progenitor in crossings that aim to increase flooding tolerance.

Key words: diallel analysis, anoxia, *Zea mays*.

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento e a produção da maioria das espécies vegetais cultivadas são prejudicados em solos mal drenados devido à falta de oxigênio livre no solo (VARTAPETIAN & JACKSON, 1997). A extensão de danos decorrentes do encharcamento do solo depende de vários fatores, incluindo a duração do período de saturação, o estágio de desenvolvimento da planta, a espécie e as condições ambientais. Para a cultura do milho, as reduções no rendimento de grãos

¹Embrapa Clima Temperado, BR 392, km 78, CP 403, 96001-970, Pelotas, RS, Brasil. E-mail: sergio@cpact.embrapa.br.

²Departamento de Plantas de Lavoura, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Av. Bento Gonçalves 7712, 90001-970, Porto Alegre, RS, Brasil. E-mail: sereno@ufrgs.br.

³Instituto de Física e Matemática, Departamento de Métodos Estatísticos, Universidade Federal de Pelotas (UFPel). Campus Universitário s/n, CP 354, 96010-900, Pelotas, RS. E-mail: lemons@terra.com.br.

⁴Departamento de Plantas de Lavoura, UFRGS. Av. Bento Gonçalves 7712, 90001-970, Porto Alegre, Brasil. E-mail: jfbn@ufrgs.br.

em áreas encharcadas são mais pronunciadas quando o estresse ocorre no início do estágio vegetativo (MUKHTAR et al., 1990; KANWAR et al., 1988).

No sul do Brasil, existe uma grande extensão geográfica ocupada por várzeas e a cultura do milho poderia ser uma alternativa para essas áreas. No entanto, o desenvolvimento de genótipos tolerantes ao encharcamento é condição fundamental para viabilizar economicamente esta opção. A existência de variabilidade genética na cultura do milho para a tolerância ao encharcamento do solo tem sido identificada por vários autores (SACHS et al., 1996; LEMKE-KEYES & SACHS, 1989), sendo que a ação gênica predominante é a dominância, com poucos genes envolvidos na manifestação do caráter (SACHS et al., 1996).

A realização de uma seleção eficiente depende do entendimento da herança da tolerância e da variabilidade genética existente. Um mecanismo utilizado para estudos de herança é a análise dialélica. Essa análise fornece informações importantes, como capacidade geral e específica de combinação, variâncias genéticas, herdabilidade e efeito materno, dependendo do método e do modelo utilizado (GRIFFING, 1956). A avaliação da capacidade combinatória é fundamental em programas de melhoramento de milho (VACARO et al., 2002; VASAL et al., 1992). A escolha dos genitores para a formação de híbridos ou populações determina o potencial genético que pode ser alcançado nos cruzamentos realizados, influenciando na obtenção de gerações segregantes e híbridos com alta frequência de genes desejáveis.

Neste sentido, o presente trabalho teve como objetivo determinar a capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeito recíproco (ER) para o caráter tolerância ao encharcamento do solo em genótipos de milho.

MATERIAL E MÉTODOS

A análise foi baseada em um cruzamento dialélico completo envolvendo quatro linhagens: duas tolerantes ao encharcamento do solo (CT954280 e CT954330) e duas sensíveis (CT966200 e CT966208), denominadas neste trabalho como (R1 e R2) e (S5 e S6), respectivamente. Estas linhagens foram obtidas do programa de melhoramento de milho da Embrapa Clima Temperado. A caracterização das linhagens foi realizada anteriormente através de testes no campo e em casa de vegetação com inundação artificial, avaliando o comportamento dos genótipos para os caracteres coloração das folhas, vigor, sobrevivência,

matéria seca de raiz e parte aérea e em laboratório foi feito a caracterização através da eletroforese para a enzima álcool desidrogenase (SILVA et al., 1997).

O trabalho experimental foi realizado durante os anos de 2000 e 2001 em casa de vegetação localizada na Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS. O delineamento experimental foi o de blocos casualizados com duas repetições. Foram avaliadas 14 plantas por repetição de cada geração: genitores, F_1 e recíprocos.

Nos dois anos, os experimentos foram conduzidos de julho a setembro, sendo mantidas as temperaturas mínimas de 25°C dentro da casa de vegetação. Para a suplementação de luz, foram utilizadas lâmpadas mistas, ligadas no período das 17 às 21 horas. Os genótipos de milho foram semeados em copos plásticos com 10,5cm de altura com capacidade para 200mL, perfurados na base e preenchidos com solo contendo 20% esterco e 80% solo. No segundo ano, visando facilitar a coleta das raízes, não foi utilizado esterco. Os copos foram colocados em tanques de madeira revestidos por lona plástica para evitar a saída da água. Um dia antes da semeadura foi colocada uma lâmina de água de 4cm, ficando o nível da água no tanque abaixo da metade do copo. Na semeadura, cada copo recebeu uma semente com o embrião voltado para cima à profundidade de aproximadamente 2cm. Após 11 dias da emergência, foi realizada a primeira inundação com uma lâmina de 12cm de água, deixando os copos submersos por quatro dias. Depois desse período de inundação, o excesso de água foi drenado da caixa e foi realizada adubação de cobertura na proporção de 120kg ha⁻¹ de N. Posteriormente, por um período de dez dias, foi mantida uma lâmina de 4cm de água nos tanques. Ao final deste período, foi realizada a segunda inundação nas mesmas condições da primeira. Logo após, foi retirada a água dos tanques e, ao final de sete dias, as plantas foram colhidas.

A determinação de variáveis para estudos de estresses abióticos não é uma tarefa fácil, uma vez que o nível de estresse pode invalidar algumas variáveis relacionadas com o caráter de interesse. Neste trabalho, foram definidas como variáveis para determinar o nível de tolerância ao encharcamento na fase de planta jovem a matéria seca da raiz (MSR) e a matéria seca da parte aérea (MSP). Essas variáveis representam uma medida final do comportamento de vários mecanismos ligados indiretamente à sobrevivência e ao diferencial de comportamento entre genótipos tolerantes e sensíveis, com base em dados da literatura (DIAS-FILHO & CARVALHO, 2000). Além dessas variáveis, foram avaliadas a estatura de planta, o comprimento de raiz e o conteúdo de clorofila na folha. Os genótipos tolerantes foram considerados

como aqueles com maior peso de matéria seca da parte aérea e de raiz.

A avaliação da matéria seca da raiz (mg) e matéria seca da parte aérea (mg) foi realizada com base em plantas individuais após a secagem em estufa por quatro dias a 65°C. A estatura de planta (cm) foi considerada como a distância entre o nível do solo e a ponta da última folha totalmente desenvolvida; o comprimento de raiz (cm) foi medido entre a ponta da raiz mais longa e o último nó do qual havia emissão de raízes e o conteúdo de clorofila na folha foi obtido um dia antes da colheita, através da medida direta com clorofilômetro em unidades SPAD (medida de teor relativo de clorofila) em três pontos da última folha totalmente desenvolvida.

Os dados das variáveis em estudo foram submetidos à análise de variância e comparação de médias pelo teste de Duncan, a 5% de probabilidade. A análise dialélica foi realizada conforme GRIFFING (1956), considerando o modelo fixo e o método I. Os componentes quadráticos para o modelo fixo adotado foram estimados conforme CRUZ & REGAZZI (1997). O coeficiente de correlação linear simples entre as variáveis foi estimado conforme STEEL & TORRIE (1980).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de variância apresentou significância para os tratamentos em todas as variáveis analisadas, sugerindo a existência de variabilidade genética entre os genótipos cruzados (Tabela 1). Assim sendo, a soma de quadrados de tratamentos foi decomposta em capacidade geral de combinação (CGC), capacidade específica de combinação (CEC) e efeitos recíprocos, onde todos os efeitos também foram significativos, com exceção do efeito recíproco na variável conteúdo de clorofila. Esses resultados sugerem que o caráter tolerância ao encharcamento é controlado por genes com ação aditiva e não aditiva, existindo um efeito materno pronunciado. A magnitude dos componentes quadráticos associados a CEC e efeitos recíprocos evidenciou a maior importância dos efeitos não aditivos para todas as variáveis. Na cultura do milho, a maior importância dos efeitos não aditivos tem consequência direta na exploração de variedades híbridas. Por outro lado, no desenvolvimento de linhagens, esse resultado indica que a seleção para o caráter tolerância ao encharcamento será mais eficiente em gerações avançadas quando os efeitos de dominância forem menos pronunciados. O efeito materno observado pode ser devido à ocorrência de herança citoplasmática ou a genes modificadores

presentes em um dos pais. No presente trabalho, não foi possível separar esse fenômeno; entretanto, existem relatos de que o controle do pH poderia estar relacionado com um mecanismo de tolerância ao encharcamento, sendo que genes citoplasmáticos envolvidos foram descritos em ervilha, feijão, milho e soja (ROBERTS et al., 1992; ROBERTS et al., 1985).

A linhagem R2 apresentou comportamento superior às demais para MSR e MSP em 2000; entretanto, em 2001 não houve significância para as diferenças observadas (Tabela 2). De maneira geral, a linhagem S5 foi a que apresentou o pior comportamento para ambas as variáveis, sendo que R1 e S6 tiveram comportamento intermediário. Os híbridos apresentaram valores superiores aos dos pais, revelando heterose para as variáveis. Uma exceção foi para o híbrido entre as linhagens tolerantes (R1 x R2), que, nos dois anos de avaliação, apresentou valor igual ou inferior ao genitor R2 para MSP e MSR quando a linhagem R1 foi utilizada como genitor feminino. Isto sugere que o genótipo R1 não possui um sistema radicular com mecanismo eficiente de tolerância ao encharcamento na fase de planta jovem. Os híbridos que apresentaram melhor rendimento de matéria seca tiveram como genitor comum a linhagem tolerante R2 e os piores híbridos tiveram como genitor comum a linhagem R1. Os híbridos entre as linhagens sensíveis apresentaram valores similares ou superiores ao melhor genitor tolerante, linhagem R2. Este comportamento heterótico sugere que o caráter é governado por mais de um gene, os quais atuam de maneira complementar e com participação importante da ação gênica de dominância. Resultados similares também foram encontrados por SACHS et al. (1996).

O comportamento médio dos genótipos, tanto as linhagens quanto os híbridos, para as variáveis MSR e MSP foi diferencial conforme o ano, sendo que no ano de 2000 o nível de manifestação destas variáveis foi superior (Tabela 2). Contudo, esta variação não alterou a classificação geral dos genótipos tolerantes, não determinando alterações importantes na análise genética do caráter. O comportamento diferencial de ano para ano pode ser explicado pelas variações de ambiente, principalmente em relação à temperatura, que foi mais elevada no experimento conduzido em 2001. Este fator é muito prejudicial às plantas em condição de estresse por encharcamento (LEMKE-KEYES & SACHS, 1989). Outro fator que pode ter influenciado na redução dos valores destas variáveis em 2001 foi o emprego de solo sem estercos.

Os caracteres estatura de planta e comprimento de raiz apresentaram correlação elevada e significativa com o peso de matéria seca da parte aérea e da raiz, enquanto este parâmetro foi médio, porém

Tabela 1 - Resumo da análise de variância, média e coeficiente de variação (CV%) para as variáveis matéria seca da parte aérea (MSP), matéria seca da raiz (MSR), conteúdo de clorofila (CL), estatura de planta (EP) e comprimento de raiz (CR) em 16 genótipos de milho conduzidos em casa de vegetação. Pelotas, RS, 2000 e 2001.

Causas da variação	Quadrado médio														
	GL	MSP(mg.planta ⁻¹)				MSR(mg.planta ⁻¹)				CL(SPAD)		EP(cm)		CR(cm)	
		2000	2001	2000	2001	2001	2000	2001	2000	2000	2000				
Genótipo	15	99.201 **	119.859 **	23.170 **	21.414 **	9,38 *	75,0 **	37,5 **							
CGC	3	60.184 **	180.295 **	14.348 **	35.056 **	13,05 **	80,0 **	25,0 **							
CEC	6	171.027 **	160.812 **	31.381 **	25.056 **	13,18 **	105,0 **	63,0 **							
Recíproco	6	46.884 **	48.687 *	19.370 **	10.949 **	3,73	43,0 **	18,0 **							
g ¹		3.713	10.539	867	2.099	0,69	4,7	1,4							
s ²		85.128	74.572	15.452	11.797	5,59	49,8	29,9							
rc ³		11.528	9.254	4.723	2.371	0,43	9,6	3,9							
Média		805	562	359	236	28,70	59,3	29,9							
CV (%)		3,6	19,2	7,1	16,2	5,30	3,6	5,9							

* Significativo pelo teste F a 5% de probabilidade;

** Significativo pelo teste F a 1% de probabilidade.

¹ Componente quadrático associado à capacidade geral de combinação (CGC).

² Componente quadrático associado à capacidade específica de combinação (CEC).

³ Componente quadrático associado ao efeito recíproco (ER).

significativo, para o caráter teor de clorofila (Tabela 3). Isto sugere que não seria necessário avaliar tais variáveis, uma vez que as variáveis principais relacionadas com a produção de matéria seca têm maior facilidade e precisão de avaliação. Analisando o

comportamento dos genitores para estatura de planta, a linhagem R2 foi maior do que as outras três, enquanto S5 foi superior às R1 e S6 (Tabela 3). Esse caráter na fase de planta jovem pode indicar o vigor do genótipo, que, neste caso, pode estar correlacionado com o

Tabela 2 - Médias de matéria seca da parte aérea (MSP) e da raiz (MSR) em 16 genótipos de milho conduzidos em casa de vegetação. Pelotas, RS, 2000 e 2001.

Genótipo	2000				2001			
	MSP (mg.planta ⁻¹)		MSR (mg.planta ⁻¹)		MSP (mg.planta ⁻¹)		MSR (mg.planta ⁻¹)	
R1 x R2	550,00	f ¹	289,21	hi ¹	459,40	cde ¹	214,34	bcdef ¹
R1 x S5	911,43	c	386,43	def	342,10	de	138,71	fgh
R1 x S6	715,00	e	342,86	efgh	617,90	bcd	230,42	bcde
R2 x R1	1.040,71	b	601,43	a	602,20	bcd	271,76	bc
R2 x S5	991,43	b	375,71	ef	913,80	ab	424,21	a
R2 x S6	1.029,29	b	397,14	cde	1.196,50	a	465,32	a
S5 x R1	848,57	cd	315,00	gh	450,10	cde	168,02	efg
S5 x R2	1.106,14	a	456,14	b	643,10	bcd	247,24	bcde
S5 x S6	809,05	d	384,52	def	584,50	bcd	264,09	bcd
S6 x R1	832,86	d	370,71	efg	539,00	cde	197,91	cdef
S6 x R2	1.033,50	b	437,50	bcd	782,30	bc	294,58	b
S6 x S5	906,43	c	453,57	bc	489,50	cde	267,14	bcd
R1	531,92	f	249,23	ij	395,40	de	181,82	defg
R2	687,15	e	332,23	fgh	486,70	cde	242,50	bcde
S5	376,15	g	151,54	k	204,80	e	64,23	h
S6	503,85	f	203,08	jk	290,00	de	103,80	gh

¹Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

Tabela 3 - Médias de estatura de planta (EP), comprimento de raiz (CR) e conteúdo de clorofila (CL) e suas correlações com matéria seca da parte aérea (MSP) e da raiz (MSR) em 16 genótipos de milho conduzidos em casa de vegetação. Pelotas, RS, 2000 e 2001.

Genótipo	2000		2001			
	EP (cm)	CR (cm)	EP (cm)	CR (cm)		
R1 x R2	51,71	f ¹	27,21	fgh ¹	28,45	ab ¹
R1 x S5	64,57	abc	36,29	ab	28,61	ab
R1 x S6	55,79	ef	26,93	fgh	29,60	a
R2 x R1	67,50	a	31,57	cde	31,64	a
R2 x S5	66,00	ab	37,57	a	28,85	ab
R2 x S6	63,07	abcd	33,71	abcd	30,12	a
S5 x R1	64,00	abc	29,93	def	30,46	a
S5 x R2	65,67	ab	34,43	abc	30,08	a
S5 x S6	60,38	cde	26,74	fgh	29,67	a
S6 x R1	58,93	de	32,86	bcd	28,63	ab
S6 x R2	61,93	bc	31,73	cdef	27,61	ab
S6 x S5	60,50	cd	28,29	efg	29,46	a
R1	46,76	g	23,19	h	30,57	a
R2	58,25	de	27,80	efg	28,19	ab
S5	52,92	f	24,19	gh	22,88	c
S6	51,00	fg	25,31	gh	25,03	bc
R(MSP)	0,88	** ²	0,78	**	0,45	**
R(MSR)	0,75	**	0,56	**	0,45	**

¹Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre si pelo teste de Duncan a 5% de probabilidade.

²Significativo a 1% de probabilidade por teste de r (STEEL & TORRIE, 1980).

comportamento de tolerância ao estresse aplicado. Em relação ao comprimento de raiz, os genitores extremos (R1 e R2) apresentaram diferença significativa, sendo as linhagens S5 e S6 de comportamento intermediário. Para a variável conteúdo de clorofila na folha, as linhagens tolerantes R1 e R2 tiveram comportamento semelhante entre si e superior às duas sensíveis, enquanto R2 foi superior apenas à S5. A habilidade para conservar os níveis de clorofila na folha sob condições de anoxia é considerada um mecanismo de tolerância ao encharcamento em gramíneas (DIAS-FILHO & CARVALHO, 2000; BARUAH, 1996). Entre os híbridos, não houve diferença significativa para conteúdo de clorofila na folha, sendo que todos apresentaram comportamento semelhante aos pais tolerantes. Assim sendo, os resultados para teor de clorofila não indicam esta variável como favorável para medir tolerância ao encharcamento, uma vez que não foi possível separar totalmente os genótipos sensíveis dos tolerantes.

As estimativas de CGC para ambas as variáveis MSP e MSR evidenciaram a superioridade da linhagem R2 para o caráter tolerância ao encharcamento (Tabela 4), sugerindo que esse genitor poderá contribuir com genes de ação aditiva para o caráter em programas de desenvolvimento de populações ou de formação de variedades híbridas. As demais linhagens avaliadas neste trabalho apresentaram predominantemente valores negativos para CGC, com exceção da linhagem S6 em 2001 para MSP (36,37) e MSE (4,88). No entanto, é importante destacar que essas linhagens possuem genes que contribuem para o caráter, o que está evidenciado no comportamento heterótico de seus cruzamentos. Provavelmente, nesses genótipos a ação gênica predominante seja de dominância. Os resultados de CEC também demonstraram a superioridade do genótipo R2 como genitor feminino, sendo que todos os cruzamentos com envolvimento dessa linhagem apresentaram CEC elevada (Tabela 5), com exceção do cruzamento R1 x R2. Os efeitos recíprocos foram pronunciados, sendo que a escolha do genitor masculino ou feminino pode variar conforme a combinação.

Estes resultados têm implicação prática no planejamento dos cruzamentos para tolerância ao encharcamento em milho. A análise realizada possibilitou a detecção de variabilidade genética para o caráter, evidenciando a participação de ação gênica aditiva e não aditiva na manifestação do caráter. Assim sendo, a exploração de variedades híbridas com tolerância ao encharcamento é uma alternativa atraente, uma vez que híbridos podem manifestar esse caráter em alto grau. No entanto, é importante destacar que a escolha correta do genitor feminino é um aspecto decisivo no comportamento do híbrido, uma vez que o efeito materno detectado foi pronunciado e decisivo para a manifestação final do caráter tolerância ao encharcamento em milho.

Tabela 4 - Efeito de capacidade geral de combinação para as variáveis matéria seca da parte aérea (MSP) e da raiz (MSR) de quatro linhagens de milho conduzidas em casa de vegetação. Pelotas, RS, 2000 e 2001.

Genótipo	MSP		MSR	
	2000	2001	2000	2001
R1	-59,29	-87,15	-8,63	-37,91
R2	86,08	134,01	43,55	64,30
S5	-13,92	-83,24	-24,84	-31,27
S6	-12,87	36,37	-10,08	4,88

Tabela 5 - Efeito de capacidade específica de combinação (CEC) e recíproco para as variáveis matéria seca da parte aérea (MSP) e da raiz (MSR) entre as combinações de quatro linhagens de milho conduzidas em casa de vegetação. Pelotas, RS, 2000 e 2001.

Genótipo	MSP				MSR			
	2000		2001		2000		2001	
	CEC	Recíproco	CEC	Recíproco	CEC	Recíproco	CEC	Recíproco
R1 x R2	-36,02	-245,35	-78,41	-71,38	51,25	-156,10	-19,35	-28,71
R1 x S5	148,62	31,43	4,18	-53,99	25,03	35,71	-13,47	-14,65
R1 x S6	41,49	-58,93	66,89	39,46	16,36	-13,92	11,19	16,26
R2 x S5	172,04	-57,36	165,37	135,35	38,07	-40,21	66,69	88,49
R2 x S6	153,59	-2,12	256,68	207,10	24,70	-20,17	74,76	85,37
S5 x S6	79,73	-48,69	21,55	47,48	94,82	-34,52	56,00	-1,52

CONCLUSÕES

Há variabilidade genética para o caráter tolerância ao encharcamento entre genótipos estudados, sendo que as ações gênicas aditivas e não aditivas são importantes na manifestação do caráter. Há um efeito materno pronunciado para o caráter, o qual deve ser considerado no desenvolvimento de cultivares híbridas de milho.

REFERÊNCIAS

- BARUAH, K.K. Physiological disorder in rice (*Oriza sativa* L.) I. Effect of flooding. **Indian Journal of Agricultural Research**, Karnal, v.30, p.101-108, 1996.
- CRUZ, C.D.; REGAZZI, J.A. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2.ed. Viçosa: UFV, 1997. 390p.
- DIAS-FILHO, M.B.; CARVALHO, C.J.R. Physiological and morphological responses of *Brachiaria spp.* to flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, p.1959-1966, 2000.
- GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to crossing systems. **Australian Journal of Biology Science**, East Melbourne, v.9, p.463-493, 1956.
- KANWAR, R.S. et al. Excessive soil water effects at various stages of development on the growth and yield of corn. **Transactions of the ASAE**, St. Joseph, v.31, p.133-141, 1988.
- LEMKE-KEYES, C.A.; SACHS, M.M. Genetic variation for seedling tolerance to anaerobic stress in maize germplasm. **Maydica**, Bergamo, v.34, p.329-337, 1989.
- MUKHTAR, S. et al. Corn growth as effected by excessive soil water. **Transactions of the ASAE**, St. Joseph, v.33, p.437-442. 1990.
- ROBERTS J.K.M. et al. Contribution of malate and amino acid metabolism to cytoplasmic pH regulation in hypoxic maize roots tips studied using nuclear magnetic resonance spectroscopy. **Plant Physiology**, Rockville, v.98, p.480-487, 1992.
- ROBERTS J.K.M. et al. Further evidence that cytoplasmic acidosis is a determinant of flooding intolerance in plants. **Plant Physiology**, Rockville, v.77, p.492-494, 1985.
- SACHS, M.M. et al. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.47, p.1-15, 1996.
- SILVA, S.D.A. et al. Uso de marcadores protéicos na identificação de genótipos de milho tolerantes ao encharcamento do solo. In: ENCONTRO BRASILEIRO DE BIOTECNOLOGIA VEGETAL, 2., 1997, Gramado. **Programas e Resumos...** Gramado: REDBIO Sub-região Brasil, 1997. p.227.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 2.ed. New York: McGraw-Hill, 1980. 633p.
- VACARO, E. et al. Combining ability of twelve maize populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.36, p.67-72, 2002.
- VARTAPETIAN, B.B.; JACKSON, M.B. Plant adaptations to anaerobic stress. **Annals of Botany**, London, v.79, p.3-20, 1997.
- VASAL, S.K. et al. Heterosis and combining ability of CIMMYT's subtropical and temperate early-maturity maize germplasm. **Crop Science**, Madison, v.32, p.884-890, 1992.