

**ESTUDOS CITOGENÉTICOS, GENÉTICOS E MOLECULARES
COMO FERRAMENTA AUXILIAR NO MELHORAMENTO GENÉTICO
DO MAMOEIRO**

PEDRO CORRÊA DAMASCENO JUNIOR

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO - UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JUNHO - 2008**

**ESTUDOS CITOGENÉTICOS, GENÉTICOS E MOLECULARES
COMO FERRAMENTA AUXILIAR NO MELHORAMENTO GENÉTICO
DO MAMOEIRO**

PEDRO CORRÊA DAMASCENO JUNIOR

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas”

Orientador: Prof^a Telma Nair Santana Pereira

**CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JUNHO - 2008**

ESTUDOS CITOGENÉTICOS, GENÉTICOS E MOLECULARES
COMO FERRAMENTA AUXILIAR NO MELHORAMENTO GENÉTICO
DO MAMOEIRO

PEDRO CORRÊA DAMASCENO JUNIOR

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas”

Aprovada em 17 de junho de 2008

Comissão examinadora:

Prof^o. Ney Sussumu Sakiyama (D.Sc., Genética e Melhoramento de Plantas) - UFV

Prof^o. Alexandre Pio Viana (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

Prof^o. Messias Gonzaga Pereira (Ph.D., Plant Breeding) - UENF

Prof^a. Rosana Rodrigues (D.Sc., Produção Vegetal) - UENF

Prof^a. Telma Nair Santana Pereira (Ph.D., Plant Breeding) – UENF
orientadora

Dedico esta conquista a toda minha família, em especial a minha mãe, Lúcia, que tanto me incentivou, e a todos os meus irmãos em Cristo que estiveram orando por mim.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por todas as incontáveis bênçãos durante estes quatro anos de curso.

A todos os meus familiares (minhas sobrinhas Isabela e Rebeca, minha irmã Luciana, meus irmãos Vinícius e Marcello, minhas cunhadas Andréa e Luanda, meu cunhado José de Anchieta, minha mãe Lúcia e meu padrasto Jorge).

A minha orientadora, professora Telma N. S. Pereira, quem me deu a oportunidade de continuar a estudar, e por todos os ensinamentos.

Ao professor Messias G. Pereira, por todo o suporte intelectual e logístico, além do grande incentivo.

A todos os professores do LMGV, em especial ao professor Alexandre Pio Viana, quem muito me ajudou.

Aos funcionários da Empresa Caliman Agrícola S.A., em especial ao Geraldo Ferreguetti.

Aos professores que participaram da banca, oferecendo sugestões valiosas para a melhoria do trabalho.

Aos colegas de república Rulfe, Sérgio, Felipe e Marcos, e aos colegas de laboratório Neuma, Karina, Carlos, Hérica, Fabiane, Emanueli, Kélen, Ana Paula, Helaine, Carlos Ide e, em especial, ao Chico, Fabiane, Monique, Daniela e Vitória, que me ajudaram diretamente na pesquisa.

À UENF, pela oportunidade de cursar o doutorado.

À FAPERJ, pela concessão da bolsa.

SUMÁRIO

| | |
|---|-----|
| RESUMO | vii |
| ABSTRACT | ix |
| 1. INTRODUÇÃO | 1 |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA | 4 |
| 2.1. A família Caricaceae | 4 |
| 2.1.1. <i>Carica papaya</i> | 5 |
| 2.1.2. <i>Jacaratia spinosa</i> | 6 |
| 2.1.3. <i>Vasconcellea monoica</i> | 7 |
| 2.1.4. <i>Vasconcellea cundinamarcensis</i> | 8 |
| 2.2. Importância Econômica | 9 |
| 2.3. Aspectos Citogenéticos | 10 |
| 2.4. Melhoramento genético do mamoeiro no Brasil | 12 |
| 2.4.1. Histórico e situação atual | 12 |
| 2.4.2. Metodologias de melhoramento aplicadas à cultura do mamoeiro | 14 |
| 3. TRABALHOS | 16 |
| 3.1. DETERMINAÇÃO CARIOTÍPICA DE QUATRO ESPÉCIES DA FAMÍLIA CARICACEAE | 16 |
| 3.1.1. RESUMO | 16 |
| 3.1.2. ABSTRACT | 17 |
| 3.1.3. INTRODUÇÃO | 18 |

| | |
|---|----|
| 3.1.4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 20 |
| 3.1.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 22 |
| 3.1.6. CONCLUSÃO | 27 |
| 3.1.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 28 |
| 3.2. COMPORTAMENTO MEIÓTICO DAS ESPÉCIES <i>Carica papaya</i> E <i>Vasconcellea monoica</i> | 31 |
| 3.2.1. RESUMO | 31 |
| 3.2.2. ABSTRACT | 32 |
| 3.2.3. INTRODUÇÃO | 33 |
| 3.2.4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 35 |
| 3.2.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 37 |
| 3.2.6. CONCLUSÕES..... | 45 |
| 3.2.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 46 |
| 3.3. DIVERGÊNCIA GENÉTICA ENTRE TRÊS ESPÉCIES DE CARICACEAE, VIA MARCADORES RAPD, COLETADAS EM DIFERENTES LOCAIS | 51 |
| 3.3.1. RESUMO | 51 |
| 3.3.2. ABSTRACT | 52 |
| 3.3.3. INTRODUÇÃO | 52 |
| 3.3.4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 54 |
| 3.3.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 57 |
| 3.3.6. CONCLUSÃO | 62 |
| 3.3.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 63 |
| 3.4. ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM MAMOEIRO (<i>Carica papaya</i> L.) QUANTO ÀS ANOMALIAS FLORAIS | 67 |
| 3.4.1. RESUMO | 67 |
| 3.4.2. ABSTRACT | 68 |
| 3.4.3. INTRODUÇÃO | 69 |
| 3.4.4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 70 |
| 3.4.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 76 |
| 3.4.6. CONCLUSÃO | 87 |
| 3.4.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 88 |
| 3.5. HERANÇA DAS ANOMALIAS FLORAIS E CAPACIDADE ESPECÍFICA DE COMBINAÇÃO EM MAMOEIRO (<i>Carica papaya</i> L.) | 92 |
| 3.5.1. RESUMO | 92 |

| | |
|--|-----|
| 3.5.2. ABSTRACT | 93 |
| 3.5.3. INTRODUÇÃO | 94 |
| 3.5.4. MATERIAL E MÉTODOS..... | 97 |
| 3.5.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 100 |
| 3.5.6. CONCLUSÃO | 106 |
| 3.5.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 107 |
| 4. RESUMO E CONCLUSÃO GERAL | 110 |
| 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 113 |
| APÊNDICE..... | 129 |

RESUMO

DAMASCENO JUNIOR, Pedro Corrêa, D.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Junho de 2008; Estudos citogenéticos, genéticos e moleculares como ferramenta auxiliar no melhoramento genético do mamoeiro; Orientadora: Prof^a. Telma Nair Santana Pereira. Conselheiros: Profs. Messias Gonzaga Pereira e Alexandre Pio Viana.

Nesta pesquisa objetivou-se gerar conhecimentos básicos e aplicados importantes para auxiliar o melhoramento genético do mamoeiro (*C. papaya* L.) e, para tal, foram realizados cinco estudos. No primeiro, foi determinado o cariótipo das espécies *Carica papaya*, *Vasconcellea monoica*, *V. cundinamarcensis* e *Jacaratia spinosa*. Dessa forma, pontas de raízes das três primeiras espécies foram pré-tratadas com paradiclorobenzeno durante 8 h e, a última, com trifluralin, durante 24h h, sendo ambas pré-tratadas a 4°C, em seguida, fixadas em 3:1. Suspensão de protoplastos foi obtida após digestão enzimática. Alíquotas da suspensão foram depositadas em lâminas, que, após secas à temperatura ambiente, foram coradas com Giemsa 5%. As imagens obtidas confirmaram que as espécies apresentam $2n=18$ cromossomos, sendo todos metacêntricos, exceto para *J. spinosa*, que apresentou cromossomos metacêntricos e submetacêntricos. No segundo estudo objetivou-se estudar o comportamento meiótico das espécies *C. papaya* e *V. monoica*, dando ênfase à meiose em si, ao índice meiótico e a viabilidade polínica. Botões florais em diferentes estádios foram fixados em 3:1 e conservados em *freezer* até a utilização. Lâminas foram preparadas via *squash*, ou seja, anteras foram maceradas em carmin acético 1%. A viabilidade polínica foi

analisada em solução de Alexander. O número de cromossomos e nível de ploidia das espécies foi confirmado como $2n=2x=18$ cromossomos. A meiose mostrou-se regular em *C. papaya* (índice meiótico-IM=94,84%) e irregular em *V. monoica* (IM=77,57%), e a viabilidade polínica foi de 96,0% e 70,93%, respectivamente. Cromossomos pegajosos e retardatários foram as principais irregularidades observadas nas duas espécies. No terceiro experimento objetivou-se verificar a divergência genética, via marcadores RAPD, entre e dentro das espécies *C. papaya*, *V. monoica* e *J. spinosa*, coletadas em quatro diferentes locais, sendo três no Estado do Espírito Santo (ES) e um no Rio de Janeiro (RJ). As espécies foram bastante dissimilares entre elas. *C. papaya* foi mais similar com *J. spinosa* do que com *V. monoica*. Para *V. monoica* o ambiente com maior diversidade genética foi a Serra do Caparaó (ES) e, para *J. spinosa*, todos os locais apresentaram uma diversidade genética relativamente alta. Os dois últimos experimentos foram referentes ao melhoramento da espécie cultivada, *C. papaya*, e apenas o tipo de análise foi distinta. Foi utilizado o DBC com 2 repetições. Avaliou-se, em março e julho/2007, o número de frutos carpelóides(NFC) e pentândricos(NFP), número de nós sem frutos(NSF), somatório do $NFC+NFP+NSF(=SOM)$ e o comprimento do “pescoço” (CPE), em 23 linhagens e 22 híbridos entre linhagens dos grupos Solo e Formosa. No quarto experimento, foi avaliado o comportamento reprodutivo. O NFC e NFP e o NSF, SOM e CPE foram maiores em julho e março, respectivamente. A esterilidade de verão (NSF+CPE) apresentou maior influência na redução da produção. Os híbridos Costa Rica x SS72/12 e Mamão Roxo x SS72/12 apresentaram excelente comportamento reprodutivo. No quinto experimento, avaliou-se o grau médio de dominância (GMD) e a capacidade específica de combinação (CEC). No geral, a carpeloidia e pentandria apresentaram herança sobredominante, tendendo para os genitores de maiores médias, e a esterilidade de verão, dominância parcial, tendendo para os genitores de menores médias na época de menor expressão, e genitores de maiores médias na época de maior expressão. A combinação Costa Rica x SS12/72 foi a única que apresentou valores negativos para a CEC em todas as características avaliadas, exceto para a pentandria, na qual foi igual a zero, sendo, portanto, uma combinação bastante promissora.

ABSTRACT

DAMASCENO JUNIOR, Pedro Corrêa; D.Sc.; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; June, 2008; Cytogenetic, genetic and molecular studies as a useful tools in papaya genetic breeding. Adviser: Telma Nair Santana Pereira. Committee Members: Messias Gonzaga Pereira and Alexandre Pio Viana.

The objective of this research was to generate basic and applied knowledge to support papaya genetic breeding (*Carica papaya* L.). For this purpose, five experiments were conducted. In the first one, the karyotypes of *C. papaya*, *Vasconcellea monoica*, *V. cundinamarcensis* and *J. spinosa* were determined. Root tips from the first three species were pre-treated with paradichlorobenzene and the last one with trifluralin, during 8 and 24h, respectively, at 4° C, and after that, they were fixed in 3:1. After enzymatic digestion, protoplast suspensions were obtained and dropped on slides. The slides were dried at room temperature and stained with 5% Giemsa. All species showed 2n=18 chromosomes. Except for *J. spinosa*, which showed submetacentric and metacentric chromosomes, the other species had only metacentric forms. The objective of the second study was to analyze the meiotic behavior of *C. papaya* and *V. monoica*, emphasizing the meiosis, the meiotic index (MI) and the pollen viability. Floral buds at different development stages were fixed in 3:1 and conserved into the freezer until their use. Anthers were squashed in 1% acetic carmine. The pollen viability was analyzed with Alexander solution. The chromosome number and the ploidy level of these species were confirmed: 2n=2x=18 chromosomes. The meiosis was regular

in *C. papaya* (MI=94.84%), however, it was irregular in *V. monoica* (MI=77.57%). Their pollen viabilities were 96.0% and 70.93%, respectively. Sticky and delayed chromosomes were the main abnormalities observed in both species. The objective of the third experiment was to verify the genetic divergence, using RAPD markers, among and within *C. papaya*, *V. monoica* and *J. spinosa*, collected in four different places, three at Espírito Santo state (ES) and one at Rio de Janeiro state (RJ). The species were very dissimilar among them. *C. papaya* was closer to *J. spinosa* than to *V. monoica*. The highest *V. monoica* genetic diversity was verified at Serra do Caparaó, ES state, while to *J. spinosa*, all places showed a relatively high genetic diversity. The last two experiments referred to papaya genetic breeding; only the kind of the analysis was distinct. The experiment was conducted in a randomized complete block design with two replications. The characteristics evaluated were number of carpelodic fruits (NCF), number of pentandry fruits (NPF), number of nodes lacking fruits (NLF), NCF+NPF+NLF (SOM) and neck length (NLE). These evaluations were conducted in March and July, 2007 in 23 lines and 22 hybrids obtained by crosses between Solo and Formosa lines. The reproductive behavior was evaluated in the fourth experiment. NCF and NPF, and NLF, SOM and NLE were higher in July and March, respectively. The summer sterility (NLF+NLE) gave the highest contribution for the yield decrease. Costa Rica x SS72/12 and Mamão Roxo x SS72/12 hybrids showed an excellent reproductive behavior. In the fifth experiment, both average degree of dominance (ADD) and specific combining ability (SCA) were evaluated. In general, the carpelody and the pentandry showed overdominant inheritance, tending to the genitors with the highest means while the summer sterility showed partial dominance, tending to the genitors with the lowest means during the season of the lowest incidence and tending to the genitors with highest means during the highest incidence stage. The Costa Rica x SS72/12 was the only hybrid that showed negative values of SCA to almost all evaluated characteristics, except for pentandry, in which the SCA value was zero; it is a promising combination.

1. INTRODUÇÃO

Um dos grandes problemas do mamoeiro (*Carica papaya* L.) é a incidência de doenças virais, como o vírus do mosaico (*Papaya Ringspot Virus*) ou mancha anelar (Souza Junior, 2000), e não há na espécie cultivada variedades resistentes ao vírus (Magdalita et al., 1997). As espécies *Vasconcellea cauliflora*, *Vasconcellea cundinamarcensis* e *Jacaratia spinosa* são resistentes ao vírus do mosaico (Malaguetti et al., 1957) e, de acordo com Magdalita et al. (1997), estas espécies também apresentam outras qualidades importantes para serem utilizadas em programas de melhoramento genético da espécie cultivada.

Geralmente, quando não há variabilidade genética para uma determinada característica, o melhorista recorre a espécies silvestres e gêneros afins visando à transferência de genes desejáveis desses materiais genéticos para a espécie cultivada, via hibridação interespecífica ou intergenérica, ampliando, assim, a variabilidade na espécie cultivada.

A transferência de genes de espécies silvestres e/ou gêneros relacionados para espécies cultivadas, via hibridação, é de grande interesse para a combinação do potencial genético das espécies, além de possibilitar a introgressão de novos genes de interesse em variedades cultivadas. Dessa maneira, complementam-se as características comerciais da espécie cultivada com um ou mais fatores desejáveis provenientes dos genótipos silvestres. Outra consideração importante sobre a hibridação interespecífica, relaciona-se com a ampla variabilidade genética, geralmente ampliada nas gerações subseqüentes

(Siqueira et al., 1988). Programas de melhoramento que utilizam a hibridação interespecífica vêm sendo conduzidos na cultura do mamoeiro e alguns têm obtido relativo sucesso (Magdalita et al., 2003).

Para que um programa de hibridação interespecífica seja bem sucedido é necessário que se conheça citogeneticamente as espécies envolvidas. Várias metodologias podem ser utilizadas para esse fim, como a determinação do cariótipo, objetivando avaliar a similaridade entre os cromossomos das espécies, o nível de ploidia, a estabilidade meiótica das espécies, bem como a percentagem de viabilidade polínica das espécies envolvidas, já que o sucesso na obtenção do híbrido depende da similaridade entre estas (Singh, 1993). Metodologias moleculares também têm sido utilizadas para se conhecer a diversidade genética existente entre as espécies envolvidas em um programa de hibridação interespecífica, visando assim direcionar melhor o esquema de cruzamentos artificiais.

Um outro problema que os melhoristas de mamoeiro enfrentam é a questão das anomalias florais que essa cultura apresenta durante certas épocas do ano, ou seja, a flor hermafrodita, em determinadas épocas do ano, pode sofrer reversão sexual, também chamada de esterilidade de verão ou esterilidade feminina, isto é, suas flores apresentam o órgão feminino rudimentar, porém com o órgão masculino funcional, tornando-se assim, uma flor essencialmente masculina. A ocorrência da esterilidade feminina é devida também a fatores climáticos, segundo Arkle Jr. e Nakasone (1984), temperaturas altas, baixos níveis de nitrogênio e estresse causado por baixa umidade no solo podem provocar a reversão sexual.

Dependendo da época do ano e do genótipo, o mamoeiro pode também apresentar flores carpelóides, que nada mais é do que a transformação dos estames em estruturas como carpelos, sendo este fenômeno conhecido como carpeloidia dos estames (Arkle Jr. e Nakasone, 1984). De acordo com esses autores, a carpeloidia dos estames pode ser desencadeada por fatores ambientais, como temperaturas frias e/ou apenas noites com baixas temperaturas, também, a alta umidade do solo, alta umidade relativa do ar e altos níveis de nitrogênio no solo. Os frutos originados a partir das flores carpelóides apresentam um aspecto deformado e são inaptos à comercialização.

Outra alteração sofrida pelas flores hermafroditas do mamoeiro é a pentandria, que se constitui na redução do número de estames de 10 para 5, o que provoca sucros pronunciados no ovário da flor, e, assim, também nos frutos formados, tornando-os não comercializáveis (Couto e Nacif, 1999; Marin e Gomes, 1986). De acordo com Silva et al. (2007a), essa anomalia é desencadeada principalmente nas épocas mais frias do ano. Vale dizer, que a esterilidade feminina, carpeloidia dos estames e a pentandria são modificações da flor hermafrodita alongada, provocadas pela influência do ambiente no genótipo, nos quais respondem de forma variável de acordo com a sua própria carga genética.

A seleção de genótipos com ocorrência mínima de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão deve ser um dos objetivos em um programa de melhoramento do mamoeiro (Luna, 1986; Giacometti e Ferreira, 1988). Entretanto, poucos estudos existem sobre a herança dessas características, o que dificulta, em parte, o desenvolvimento de materiais menos vulneráveis a alterações florais.

Assim, acredita-se ser de grande importância a geração de conhecimentos que irão auxiliar os programas de melhoramento genético para a cultura. Com base nesses fatos, na presente pesquisa, teve-se por objetivo gerar conhecimentos citogenéticos e moleculares envolvendo o mamoeiro e espécies silvestres relacionadas, bem como gerar conhecimento genéticos importantes para o melhoramento intraespecífico da cultura. A pesquisa resultou em cinco artigos aqui apresentados, sendo o primeiro sobre a determinação do cariótipo das espécies *Carica papaya*, *Vasconcellea cundinamarcensis*, *V. monoica* e *Jacaratia spinosa*; o segundo referente ao comportamento meiótico de *Carica papaya* (hermafrodita) e *Vasconcellea monoica*, objetivando principalmente verificar a ocorrência de segregação irregular de cromossomos e o índice meiótico; o terceiro visou estimar a divergência genética em três espécies da família Caricácea via marcadores moleculares RAPD; o quarto e o quinto referiram-se sobre as estimativas de parâmetros genéticos e a determinação da herança, respectivamente, em características referentes às anomalias florais, como a carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A família Caricaceae

A família Caricaceae pertence à classe Dicotyledoneae, subclasse Archichlamydeae, ordem Violales, subordem Caricinae e família Caricaceae, que compreende seis gêneros (Badillo, 2000): *Cylicomorpha*, *Jarilla*, *Horovitzia*, *Vasconcellea*, *Jacaratia* e *Carica*, com duas, três, uma, vinte e uma, sete e uma espécie, respectivamente, sendo o gênero *Carica* constituído por apenas uma espécie, a forma cultivada comercialmente, *C. papaya*.

Badillo (1993a) classificou a família Caricaceae em cinco gêneros: *Cylicomorpha*, que corresponde as espécies indígenas da África Equatorial; *Carica* e *Jacaratia* são predominantes da América do Sul, além de espécies indígenas da América Central, e *Horovitzia* e *Jarilla*, que são restritos a América Central. Apesar disso, o centro de origem do mamoeiro (*C. papaya* L.) é ainda bastante discutido. Conforme Badillo (1971), o gênero *Cylicomorpha* é o mais primitivo da família Caricaceae.

Mello e Spruce (1869), citados por Badillo (1971), descreveram como possível centro de origem do mamoeiro, as Antilhas. Entretanto, o próprio Badillo (1971) descarta tal hipótese, por não existir nesta região outras espécies do gênero. Solms (1889), citado por Badillo (1971), relatou que a provável origem do mamoeiro é o México e a América Central, porém, segundo Badillo (1971), não existe consistência nessa hipótese, pois nestas regiões não existem espécies da

mesma seção botânica, Eupapaya. De Candolle (1884) considera o mamoeiro, em sua obra “A origem das plantas cultivadas”, como sendo originário da América Central, próximo ao Golfo do México. Vavilov, em 1935, estudando o centro de origem das plantas cultivadas, considerou o Peru como sendo o centro de origem do mamoeiro (Medina, 1980). Badillo (1971) considera o noroeste da América do Sul como sendo o centro de origem do mamoeiro (*C. papaya* L.), pois nesta região, segundo este autor, outras espécies relacionadas apresentam com *C. papaya* certa similaridade. Por meio da análise de distribuição e dispersão da espécie em questão, Medina (1980) concorda com os relatos de Badillo (1971), como sendo a região noroeste da América do Sul, vertente oriental dos Andes, mais precisamente na Bacia Amazônica Superior, onde ocorre a máxima diversidade genética de *C. papaya* e de outras espécies do gênero, atualmente, classificado por Badillo (2000), como gênero *Vasconcellea*.

O gênero *Carica* foi dividido por Badillo (1993a), em duas seções, *Carica* e *Vasconcella* (Saint-Hill). A seção *Carica* é caracterizada por plantas cujas flores têm um ovário unilocular e é representada apenas pela espécie *C. papaya*, enquanto a seção *Vasconcella* compreende todas as outras espécies do gênero *Carica*, possuindo ovários pentaloculares. Badillo (2000) elevou a seção *Vasconcella* em gênero *Vasconcellea*, incluindo mais um gênero na família Caricaceae, portanto, atualmente, essa família possui seis gêneros. Assim sendo, o gênero *Carica* é monotípico, incluindo apenas a espécie *Carica papaya* L.; proposta esta também sugerida por Aradhya et al. (1999) e Kim et al. (2002).

A seguir faremos uma descrição botânica das espécies que foram utilizadas nesta pesquisa.

2.1.1. *Carica papaya*

O mamoeiro (*C. papaya*) é uma espécie que possui três formas básicas de flores: femininas, masculinas e hermafroditas (Badillo, 1971). A flor feminina típica apresenta-se isolada ou em grupo de duas a três flores na axila foliar. São flores grandes quando comparadas com as flores masculinas, apresentam cinco pétalas livres até a parte inferior da corola. Não apresenta estames ou quando presentes são rudimentares. A flor masculina apresenta pedúnculo longo, originando-se também nas axilas foliares. O tubo da corola é muito longo e estreito, apresentando 5 pétalas. Esta flor apresenta órgão feminino muito

rudimentar e geralmente estéril. Em certas épocas do ano, plantas masculinas podem gerar frutos devido o surgimento de flores hermafroditas (Marin e Gomes, 1986), fenômeno esse conhecido como reversão sexual. Nesse caso, a reversão será na direção masculina para hermafrodita. A diferenciação ou formação dos estames começa em torno da oitava a sétima semanas antes da antese e é completada em três semanas (Arkle Jr. e Nakasone, 1984). A flor hermafrodita alongada, típica flor perfeita, apresenta pedúnculos curtos, origina-se nas axilas foliares, reunidas em pequenos grupos idênticos às femininas. As flores são menores que as flores femininas e apresentam as pétalas soldadas na base ou até quase a metade do seu comprimento (Marin e Gomes, 1986). Os frutos formados a partir deste tipo floral têm forma alongada, podendo variar de piriforme a cilíndrico, possuindo cavidade interna bem menor do que a dos frutos produzidos por flores femininas, por isso possuem polpa espessa e, conseqüentemente, maior valor comercial (Couto e Nacif, 1999).

As plantas de mamoeiro geralmente medem entre 3 a 8 metros de altura, tronco único, marcado com cicatrizes foliares grandes e numerosas. Possui folhas de limbo amplo circular ou quase circular, profundamente palmatilobados, com 7 a 11 nervuras, com lobos em número de 7, 9 ou, mais frequentemente, em número de 11 (Badillo, 1993a). Os frutos do mamoeiro são ovóides, esférico-piriforme, que variam de tamanho pequeno (2 a 10 centímetros) a grande, com polpa amarela, alaranjada e, às vezes, rosada. As sementes medem de 5 a 7 mm, possuem sarcotesta mucilagínosa e esclerotesta com numerosas protuberâncias irregularmente dentadas (Badillo, 1993a).

2.1.2. *Jacaratia spinosa*

Jaracatia spinosa A. DC. é conhecida como jaracatiá, mamão-bravo e mamão-do-mato (Medina, 1980) e se trata de uma espécie dióica (Baker, 1976). Badillo (1971) relata que a distribuição geográfica de *J. spinosa* se estende do Norte da Argentina até a Nicarágua, porém, não há indicativo da sua ocorrência na Venezuela e na Colômbia.

De acordo com Badillo (1971), *J. spinosa*, anteriormente denominada de *J. costarricensis*, *J. dodecaphylla*, *J. actinophylla*, *Papaya spinosa* e *Carica spinosa*, nos anos de 1924, 1902, 1889, 1864 e 1825, 1804 e 1775, respectivamente, é uma planta arbórea, com altura média de 40 metros, com

presença de acúleos cônicos lateralmente, folhas digitadas e verdes escuras em tom brilhante vivo. Conforme Faegri e Van der Pijl (1979), as características das flores do Jaracatiá indicam como síndrome de polinização, a falenofilia, cuja polinização é realizada por insetos de hábitos noturnos.

A flor do jaracatiá tem antese noturna (Piratelli et al., 1998) e existe dimorfismo sexual no tamanho dessas, sendo que as flores femininas são maiores que as masculinas. As flores masculinas têm cálice pentalobado, dez estames, em dois verticilos de cinco, são tubulosas e ocorrem em inflorescências pendentes nas pontas dos ramos. As pétalas têm coloração verde e os estames são de cor verde-amarelada. As flores medem aproximadamente 20 mm e o tubo da corola cerca de 9 mm de comprimento, com 2 mm de diâmetro. As inflorescências femininas ocorrem em grupos de três a quatro flores, no ápice dos ramos, e medem cerca de 20 mm de comprimento. Conforme Badillo (1971), os frutos são elipsóides, às vezes ovóides, amarelos ou alaranjados, com polpa doce e alaranjada, e medem de 2 a 12 centímetros de comprimento e de 1,0 a 3,5 centímetros de diâmetro, com 5 sulcos leves e pedúnculo medindo entre 2 e 10 centímetros de comprimento. As sementes são ovóides, numerosas, com sarcotesta mucilagínosa e esclerotesta escura com cristas delgadas, lembrando as sementes de mamoeiro.

2.1.3. *Vasconcellea monoica*

A espécie *Vasconcellea monoica*, classificada anteriormente como *Carica monoica* (Badillo, 2000), é uma espécie silvestre (Badillo, 1993a). Essa espécie está distribuída nas regiões subtropicais localizadas na parte oriental dos Andes, e encontrada na faixa que compreende 600 a 1.700 metros de altitude, em regiões úmidas ou de clima ameno, e apresenta-se quase sempre em ambientes protegidos ou sombreados (Badillo, 1993a).

As plantas de *V. monoica* se caracterizam por serem arbustivas ou herbáceas, que medem entre 1 e 3 metros de altura. As folhas são trilobadas até a metade do comprimento, possuindo três, cinco ou sete lóbulos, verdes escuros e brilhantes, ou também verdes claros. A inflorescência apresenta flores masculinas e femininas, ambas de coloração branco-cremoso, brancas ou amarelo-pálido. Porém, conforme a época do ano, observam-se apenas flores masculinas. As flores femininas, quando presentes, estão circundadas por flores

masculinas. Badillo (1971) relata que *V. monoica* é estritamente monóica, porém, pode faltar flores pistiladas em certas épocas do ano. De acordo com Badillo (1993a), *V. monoica* pode produzir, em determinada época do ano, flores hermafroditas incompletas, que são originadas a partir da transformação de estames em carpelos, que às vezes são mal formadas, e com óvulos expostos.

Os frutos se situam de forma erguida na planta, com pedúnculo longo, ovóide, medindo 7,5 centímetros de comprimento e 5,5 centímetros de largura, com casca amarela, lisa e brilhante, carnosos e insípidos. As sementes são escuras e grandes, medindo 10 mm de comprimento e 5,5 a 8 mm de diâmetro, com esclerotesta de grandes protuberâncias mais ou menos dispersas, sendo essas bastante rugosas (Badillo, 1971).

2.1.4. *Vasconcellea cundinamarcensis*

A espécie *V. cundinamarcensis* (Badillo 2000), conhecida também como “*papaya de terras altas*”, se distribui abundantemente em locais de clima temperado, como nos Andes, a uma altitude entre 1.500 a 3.000 metros, com dispersão desde a Colômbia e Venezuela até a Bolívia (Badillo, 1993a). De acordo com Badillo (1971), *V. cundinamarcensis* pode ser também encontrada em lugares sombreados e úmidos, bem como em campo aberto, em locais de clima seco e ocorrência de muito vento.

São plantas arbóreas, monóicas e dióicas, vigorosas, que podem atingir 10 metros de altura, vigorosas. Possui folhas grandes com limbo pubescente, principalmente nas nervuras, nas quais ocorrem em número de sete e, às vezes, cinco, e seu tamanho pode atingir 40 a 60 centímetros de comprimento. Em plantas dióicas, a inflorescência masculina apresenta-se com pedúnculo e corola pubescente, e as flores femininas com pedúnculos e cálices curtos. Em plantas monóicas as inflorescências são bissexuais e apresentam pedúnculos curtos e o ápice é constituído de flores femininas e, frequentemente, essas flores podem também apresentar um ou outro estame, e, de acordo com a estação do ano, a inflorescência pode conter apenas flores masculinas (Badillo, 1993a).

Os frutos de *V. cundinamarcensis* são oblongos, alaranjados, aromáticos, ácidos e pulposos, com base atenuada e obtusamente pentágona, e outras vezes com cinco sulcos profundos, semelhantes aos frutos de cacão, medindo de 6 a 15 centímetros de comprimento, e 3 a 8 centímetros de diâmetro. As sementes são

numerosas, com sarcotesta abundantes de cor amarelada e esclerotesta de cor castanha com protuberâncias de base alargada. Em plantas monóicas, os frutos apresentam-se com pedúnculos compridos (Badillo, 1993a).

2.2. Importância Econômica

A importância econômica da família Caricaceae reside grandemente na produção de frutos por parte de sua principal espécie, *Carica papaya* L., amplamente cultivada na região dos trópicos (Heywood, 1985). Conforme Oliveira et al. (1994) e Marin et al. (1995), *C. papaya* adapta-se bem em regiões com temperatura entre 21 e 33° C, sendo que a temperatura ótima para a espécie é em torno de 25 ° C e umidade relativa de 60 a 85%.

Em 2007, de acordo com a FAO (2008), o Brasil figurou como o maior produtor de mamão no mundo, com uma produção de 1.898.000 toneladas, em 36.700 hectares de área plantada. Os Estados do Espírito Santo e Bahia, juntos respondem pela maior produção de mamão brasileira, com 40 e 46,2% da produção nacional, respectivamente (IBGE, 2007).

A qualidade de produção de frutos no Brasil é de alto padrão internacional, considerando tanto o mercado interno como o externo, sendo essa a razão da adoção cada vez maior da Produção Integrada de Frutas (PIF) por parte dos produtores. Das seis frutas mais exportadas pelo Brasil, o mamão corresponde a 4,3% do total exportado (Portal Toda Fruta, 2006). Os principais países importadores do mamão brasileiro são os Estados Unidos, Holanda, Portugal, Reino Unido e Espanha (Boteon, 2005).

De acordo com Hinojosa e Montgomery (1988), o mamão possui acidez baixa se comparado com outras frutas tropicais, dessa forma, o mamão tem certa vantagem nutricional, podendo ser consumido por pessoas sensíveis a frutos ácidos. Porém, tal vantagem se torna uma desvantagem quando se trata de conservação dos frutos, pois o pH alto, favorece a atividade das enzimas e o crescimento de microrganismos. Segundo os mesmos autores, o mamão tem componentes como açúcares e vitaminas A, B1, C e niacina e, de acordo com Oliveira et al. (1994), é também fonte de cálcio, tornando este fruto um excelente alimento para humanos de todas as idades. Diversos produtos podem ser extraídos do mamoeiro, como por exemplo, a papaína, que, segundo Oliveira et al. (1994), corresponde a uma enzima proteolítica de ação semelhante à pepsina

e tripsina, sendo utilizada para os mais variados fins nas indústrias têxteis, farmacêuticas, de alimentos e de cosméticos. Além da papaína, das folhas, frutos e sementes do mamoeiro, extrai-se a carpaína, que é um alcalóide utilizado como ativador cardíaco.

Algumas espécies do gênero *Vasconcellea* também são chamadas de *papayas* de terras altas, sendo estas espécies ainda não exploradas, porém apresentam frutos saborosos e de alta qualidade, além de fonte de enzimas proteolíticas (National Research Council, 1989). De acordo com Badillo (1971), no Equador, *V. cundinamarcensis* produz frutos comestíveis bastante doces, e *V. goudotiana* é utilizada na preparação de refrescos. Segundo Micheletti de Zerpa (1967), *V. parviflora* produz frutos pequenos de agradável sabor, além de flores com alto conteúdo de papaína. A espécie *J. heterophylla* é a única espécie do gênero que apresenta frutos consumidos pelo homem, sendo esses utilizados em bebidas refrescantes. Também, suas raízes tuberosas eram consumidas por indígenas (Gentry, 1942, citado por Badillo, 1971). No México, a espécie *J. mexicana* é comercializada em mercados de diversas regiões. A espécie *J. spinosa* produz grandes quantidades de látex em suas folhas e frutos.

2.3. Aspectos Citogenéticos

O conhecimento do número de cromossomos ou do nível de ploidia, além de importante para a caracterização de germoplasma, é imprescindível para os trabalhos de melhoramento genético, quando são programados cruzamentos (Schifino-Wittmann, 2001).

De acordo com Hartl e Jones (1998), o cariótipo de um indivíduo ou organismo é representado pelo conjunto de cromossomos metafásicos, que são organizados conforme o seu comprimento e a posição do centrômero de cada cromossomo. Segundo Greilhuber e Ehrendorfer (1988), os cromossomos também apresentam marcadores citológicos, como por exemplo, posição do centrômero, regiões organizadoras de nucléolo e bandas heterocromáticas, além disso, seu conteúdo de DNA pode ser mensurado. Conforme Sharma e Sem (2002), no genoma, diferenças na morfologia cromossômica entre diferentes genótipos, em geral, indicam diferenças no conteúdo gênico dos indivíduos. Conforme os mesmos autores, as maiores variações que podem ser observadas nos cromossomos entre espécies relacionadas são as variações na morfologia

dos cromossomos, que podem ser devido a: um rearranjo gênico, nos quais podem influenciar a segregação destes e a própria recombinação; variações no comprimento absoluto e relativo, que podem ter sido ocasionadas por qualquer diferença no conteúdo dos produtos gênicos, ou por duplicações de genes, podendo influenciar a síntese de proteínas e interações entre estes; variações no número de cromossomos, incluindo aneuploidias, podendo conduzir a diferenças no conteúdo gênico; e, por último, variações nas propriedades químicas dos cromossomos, representada pela variação na coloração destes, influenciando seu tempo de condensação ou replicação.

De acordo com Levan (1964), os cromossomos são classificados conforme a posição do centrômero e estes podem ser metacêntricos (*sensu stricto*), com a proporção entre braço longo e braço curto (r), assumindo valores de $r = 1,0$; metacêntricos, com $r = 1,0$ a $1,7$, submetacêntricos, com valores de $r = 1,7$ a $3,0$, subtelocêntricos, com $r = 3,0$ a $7,0$, acrocêntricos, com $r = 7,0$ ao infinito (∞), e telocêntricos, com $r = \infty$, ou seja, centrômero na posição terminal do cromossomo. Porém, Guerra (1986) propôs modificações na classificação de Levan, sendo os cromossomos classificados em apenas quatro tipos: metacêntricos ($r = 1,00$ a $1,49$), submetacêntricos ($r = 1,50$ a $2,99$), acrocêntricos ($r = 3,00$ ao infinito (∞)) e telocêntricos ($r = \infty$).

As espécies *V. monoica*, *V. goudotiana*, *V. microcarpa* (Micheletti de Zerpa, 1959), *V. cauliflora* (Storey, 1941), *V. quercifolia* (Darlington e Wylie, 1955) e *Jacaratia spinosa* (Kumar e Srinivasan, 1944), da família Caricaceae, tiveram um número somático de cromossomos idêntico, sendo de $2n = 18$ cromossomos.

Datta (1971), estudando cinco variedades indianas de mamoeiro, encontrou 18 cromossomos em todas as variedades, concordando, assim, com estudos prévios do número de cromossomos para a espécie. O mesmo resultado também foi encontrado por Araújo e Carvalho (2005), que observaram nove pares de cromossomos em *C. papaya*. De acordo com Datta (1971), a maioria das variedades apresentou pares cromossômicos com constrições secundárias. As constrições primárias foram geralmente medianas ou submedianas. Os cromossomos de todas as variedades estudadas foram em geral curtos, com comprimento variando entre 1 a $4,23 \mu\text{m}$. O comprimento total dos cromossomos variou entre as cinco variedades estudadas, tendo a variedade Washington o maior comprimento total, e Bangalore, o menor comprimento total.

2.4. Melhoramento genético do mamoeiro no Brasil

2.4.1. Histórico e situação atual

Giacometti e Mundim (1953) relataram que os primeiros trabalhos envolvendo o melhoramento do mamoeiro datam de 1938, publicados por Hofmeyr, na União Sul Africana, onde este aborda questões básicas sobre a herança do sexo na cultura. Em seguida, Storey, em 1947, publica trabalhos abordando outros assuntos a respeito do melhoramento do mamoeiro, como por exemplo, a divisão das formas sexuais do mamoeiro: forma A (feminina); forma B (hermafrodita fértil); forma C (hermafrodita estéril de verão) e forma D (masculina). No Brasil, Graner, em 1941, publicou trabalhos relacionados à herança do sexo e, de acordo com Giacometti e Mundim (1953), tais resultados foram concordantes com os de Hofmeyr, em 1938. Em 1949, o Instituto Agrônomo do Estado de Minas Gerais já desenvolvia trabalhos na área do melhoramento genético do mamoeiro. Storey (1953) afirma que ainda em 1949 existiam poucas linhagens melhoradas ou mesmo variedades com características definidas, fato este ocorrido, em função da propagação de sementes durante sucessivas gerações, sem o devido controle parental.

O melhoramento do mamoeiro visa melhorar características relacionadas à própria planta e do fruto, como: vigor; ausência de ramificação lateral; frutificação precoce em altura mais baixa na planta; ausência ou ocorrência mínima de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão; resistência a doenças e pragas; alta capacidade produtiva; tamanho uniforme do fruto, além de ser livre de manchas, com casca amarelo-clara quando maduro, polpa espessa e cavidade ovariana pequena; alto teor de sólidos solúveis; ausência de odor desagradável de almíscar e longevidade dos frutos no pós-colheita (Luna, 1986; Giacometti e Ferreira, 1988).

De acordo com Costa e Pacova (2003), o melhoramento genético do mamoeiro objetiva contribuir no aumento da produção e da qualidade dos frutos, dessa forma, incrementando a rentabilidade do produtor e seu nível sócio-econômico, bem como atender às exigências de mercados internacionais, como o europeu e o americano. Assim sendo, algumas instituições hoje no Brasil, se preocupam com o progresso da cultura. Esses autores descrevem, ainda, que o

Brasil é dependente de germoplasma externo há muitos anos. Para reduzir tal dependência, os programas de melhoramento genético se tornaram prioritários em diversas instituições do país. As instituições de pesquisa de maior expressão atualmente no Brasil, onde se trabalha com melhoramento genético do mamoeiro são a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), em Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro; a Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias (EMBRAPA Mandioca e Fruticultura)/Centro Nacional de Mandioca e Fruticultura (CNPMPF), em Cruz das Almas, Bahia; e o Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural (INCAPER), no Estado do Espírito Santo (Costa e Pacova, 2003).

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), em parceria com a Empresa Caliman Agrícola S.A., sediada em Linhares, Espírito Santo, vem implementando vários trabalhos na área do melhoramento genético da cultura.

Atualmente, os híbridos disponíveis no mercado são as cultivares Tainung 01 e UENF/Caliman 01. O primeiro citado é importado e foi desenvolvido pela Estação Experimental de Fengshan, em Formosa, China, sendo resultado do cruzamento entre 'Sunrise Solo' e uma seleção da cultivar Costa Rica, de polpa vermelha. Os frutos são alongados, apresentando coloração verde-clara e polpa laranja-avermelhada, e peso de fruto variando entre 1.400 e 1.600 gramas, com ótimo sabor, durabilidade e resistência ao transporte. Este híbrido se trata de um material altamente produtivo e tem grande aceitação no mercado interno (Costa e Pacova, 2003). O híbrido UENF/Caliman 01 (Calimosa), assim como o Tainung 01, é altamente produtivo, e foi resultado do cruzamento entre uma seleção de uma linhagem Solo com uma Formosa. Seus frutos apresentam alto teor de sólidos solúveis, casca fina e de cor verde, com peso médio de fruto de 1.200 gramas, polpa alaranjada, aroma intermediário e ótima qualidade de mesa (Pereira, 2003).

Os materiais genéticos descritos acima são amplamente aceitos nos mercados internos e/ou externos, porém, existem diversos outros materiais utilizados em programas de melhoramento do mamoeiro. A cultivar Baixinho de Santa Amália, tem como principal característica o porte baixo das plantas (1,70 metros), o qual pode viabilizar sua utilização em cultivos protegidos (Marin et al., 1995). A cultivar Waimanalo apresenta alto grau de tolerância à podridão de raiz

causada por *Phytophthora* e boa resistência ao transporte. Também a cultivar Maradol, proveniente de Cuba, apresenta um alto teor de sólidos solúveis e resistência ao manuseio pós-colheita (Ruggiero, 1995).

2.4.2. Metodologias de melhoramento aplicadas à cultura do mamoeiro

O melhoramento convencional do mamoeiro vem sendo amplamente praticado, podendo-se citar, como estratégias mais utilizadas, coleta de germoplasmas, produção de linhagens através da fixação de alelos via autofecundações, capacidades combinatórias visando à produção de híbridos (Pereira, 2003; Costa e Pacova, 2003; Marin et al., 2006; Dantas et al., 1999); retrocruzamentos (Silva et al., 2007a); hibridações interespecíficas e utilização de testadores elites, seleção massal, testes de progênie (Bueno et al., 2001) e avaliação da divergência genética, de médias e variâncias e determinação de parâmetros genéticos (Pereira 2003; Cattaneo, 2001).

A introdução de plantas, caracterização e avaliação de acessos de mamoeiro possibilitou um grande avanço na cultura de mamão no Brasil, fornecendo material básico para programas de melhoramento, além da identificação de genótipos superiores. Segundo Dantas et al. (1999), com a preocupação em evitar a erosão genética do mamoeiro e espécies relacionadas, existe em todo mundo cerca de 30 coleções de germoplasmas. No Brasil, o maior banco ativo de germoplasma pertence a EMBRAPA Mandioca e Fruticultura, em Cruz das Almas (BA). Este banco de germoplasma possui diversos acessos de *C. papaya* e de espécies relacionadas a esta, como *V. quercifolia*, *J. spinosa* e *V. cauliflora*.

O Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural (INCAPER), localizado na região norte do Estado Espírito Santo, e algumas empresas particulares desta região, vêm utilizando a seleção massal em linhagens Solo e Formosa de mamoeiro, como método de melhoramento. Também a seleção de genótipos superiores com posterior teste de progênie vem sendo utilizada, sendo este mais eficiente que a seleção massal, além de se avaliar em diferentes locais, o que minimiza o efeito da interação genótipo x ambiente na seleção (Bueno et al., 2001).

Marin et al. (2006) utilizaram a capacidade combinatória para predizer o valor genético de híbridos, no qual foram produzidos nove híbridos, e destes, até

o momento, um foi lançado comercialmente. Este é o primeiro híbrido de mamão produzido no Brasil, denominado UENF/Caliman 01 (Calimosa), que possui entre outras qualidades, alta produtividade e frutos com excelente qualidade de mesa, diferenciando esta cultivar das demais, inclusive do híbrido Formosa mais cultivado no país, o Tainung 01 (Costa e Pacova, 2003).

Os retrocruzamentos também estão sendo utilizados no melhoramento genético do mamoeiro. De acordo com Allard (1971), com os retrocruzamentos, pode-se obter um genótipo com as mesmas qualidades do parental recorrente, sendo, porém, superior a este parental na característica específica para a qual o programa foi conduzido. Alguns trabalhos vêm sendo realizados na UENF, em Campos dos Goytacazes, Estado do Rio de Janeiro, como por exemplo, a transferência do caráter hermafroditismo da cultivar Sunrise Solo 783, para uma outra cultivar, Cariflora, altamente produtiva, na qual só havia genótipos dióicos. Após três gerações de retrocruzamentos assistida por marcadores RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), Silva et al. (2007b) já haviam recuperado cerca de 95% do genoma recorrente, ou seja, da cultivar Cariflora, porém, com a introdução da característica de hermafroditismo.

Conforme Oliveira et al. (1996), a aplicação da biotecnologia como ferramenta auxiliar no melhoramento genético do mamoeiro é recente e diversas técnicas têm sido aplicadas, como por exemplo, o resgate de embriões, a cultura de anteras e o isolamento e cultivo de protoplastos, além da seleção *in vitro*, a produção de sementes artificiais, a micropropagação de plantas, os marcadores moleculares e a transformação genética. Conforme Fitch et al. (1992), plantas transgênicas resistentes ao *Papaya Ringspot Virus* (PRSV) foram produzidas na década de 90, nos Estados Unidos, pela parceria entre a Universidade de Cornell, Universidade do Havaí e a empresa UpJohn. No Brasil, com a parceria EMBRAPA/Centro Nacional de Fruticultura e Universidade de Cornell, objetivou-se o desenvolvimento de plantas transgênicas que expressem o gene da capa protéica de isolados brasileiros. Tais transgênicos mostraram-se resistentes a um amplo espectro de isolados brasileiros de PRSV e também a isolados do Havaí e Tailândia (Souza Júnior, 2000).

3. TRABALHOS

3.1. DETERMINAÇÃO CARIOTÍPICA DE QUATRO ESPÉCIES DA FAMÍLIA CARICACEAE

3.1.1. RESUMO

A determinação sexual no mamoeiro é devido a um gene com três formas alélicas, porém, alguns relatos na literatura mencionam a presença de cromossomos sexuais nesta espécie. No presente estudo teve-se por objetivo determinar o cariótipo de quatro espécies de Caricaceae, a forma cultivada (*Carica papaya*) e três espécies silvestres (*Jacaratia spinosa*, *Vasconcellea monoica* e *V. cundinamarcensis*). Para tal, pontas de raízes foram dissecadas, pré-tratadas com substâncias anti-mitóticas, hidrolisadas e coradas com Giemsa 5%. O comprimento absoluto dos cromossomos, o tamanho do braço longo e do braço curto foram medidos em cinco células metafásicas. Com base nesses dados foram estimados a razão entre braços cromossômicos (r), o conteúdo do lote haplóide (CLH), o índice de simetria (IS) e o índice centromérico (IC) e, com base em " r " e no "IC", os cromossomos foram classificados de acordo com a posição do centrômero. As quatro espécies apresentaram 9 pares de

cromossomos, ou seja $2n=18$ cromossomos, como já descrito na literatura para a família Caricaceae. As espécies *C. papaya*, *J. spinosa* e *V. monoica*, pré-tratadas com paradiclorobenzeno, apresentaram constrições secundárias nos pares cromossômicos 6, 1 e 3, respectivamente. Em *V. cundinamarcensis*, pré-tratada com trifluralin, não foi possível observar nenhum tipo de constrição secundária nos cromossomos. O tamanho dos cromossomos de *C. papaya* variou de 1,52 a 2,29 μm , de *V. monoica* variou de 1,35 a 2,49 μm , de *V. cundinamarcensis* variou de 1,66 a 2,45 μm , e de *J. spinosa* variou de 1,67 a 2,92 μm . As primeiras três espécies apresentaram cromossomos metacêntricos, e, a última, metacêntricos e submetacêntricos. O comprimento do lote haplóide para as quatro espécies foi de 20,17 μm , para *J. spinosa*, 18,69 μm , para *V. cundinamarcensis*, 17,11 μm , para *V. monoica*, e 17,18 μm , para *C. papaya*, concluindo-se que a forma cultivada apresenta um dos menores genomas entre as espécies estudadas. O cariótipo das quatro espécies é simétrico. Não foi observada nenhuma característica que sugerisse a presença de cromossomos sexuais nas espécies estudadas, portanto, se existem tais cromossomos, envolvidos na determinação sexual do mamoeiro, este é do tipo homomórfico.

3.1.2. ABSTRACT

The sexual determination in papaya is due to one single gene with 3 allelic forms, although some reports in the literature suggest the presence of sexual chromosomes in this species. The objective of this work was to determine the karyotype of four Caricaceae species, the cultivated form (*C. papaya*) and three wild species (*J. spinosa*, *V. monoica* and *V. cundinamarcensis*). Root tips were dissected, pre-treated with antimetabolic solutions, hydrolyzed and stained with 5% Giemsa. The characteristics total chromosome length and the long and the short arms lengths were measured in five metaphase cells. Based on these data, the arm ratio (r), the haploid lot length (HLL), the symmetry index (SI) and the centromeric index (CI) were estimated; “ r ” and “CI” were used to classify the chromosomes according to their centromere positions. The four species showed 9

chromosome pairs, which means $2n=18$ chromosomes, as described in the literature to Caricaceae family. *C. papaya*, *J. spinosa* and *V. monoica* species, treated with paradichlorobenzene, showed secondary constrictions in the 6th, 1st and 3rd chromosome pairs, respectively. In *V. cundinamarcensis*, which was pre-treated with trifluralin, the secondary constriction could not be observed. The chromosome sizes ranged between 1.52 and 2.29 μm in *C. papaya*, 1.35 and 2.49 μm in *V. monoica*, 1.66 and 2.45 μm in *V. cundinamarcensis* and 1.67 and 2.92 μm in *J. spinosa*. The first three species showed only metacentric chromosomes, while the last one showed metacentric and submetacentric chromosomes. The haploid lot length was 20.17 μm in *J. spinosa*, 18.69 μm in *V. cundinamarcensis*, 17.11 μm in *V. monoica* and 17.18 μm in *C. papaya*. It can be concluded the cultivated form has one of the smallest genomes among the studied species. The karyotypes of the four species were symmetric. It was not observed any characteristic that could suggest the presence of sexual chromosomes in the studied species. Thus, if there are sexual chromosomes in *C. papaya*, they are the homomorphic type.

3.1.3. INTRODUÇÃO

A família Caricaceae é composta por seis gêneros: *Carica*, com uma única espécie (*C. papaya*), *Vasconcellea* (21 espécies), *Cyclimorpha* (2 espécies), *Jarilla* (3 espécies), *Jacaratia* (7 espécies) e *Horovitzia* (1 espécie) (Badillo, 2000). Quase todas as espécies são dióicas, com exceção de *V. monoica*, que é estritamente monóica, e *V. cundinamarcensis* e *C. papaya*, que apresentam indivíduos dióicos e monóicos, e dióicos e andromonóicos, respectivamente (Badillo, 1971). Todas as espécies são diplóides com $2n=2x=18$ cromossomos (Darlington e Ammal, 1945).

O sexo nas plantas de mamoeiro (*C. papaya* L.) é determinado por um gene com três formas alélicas, *m*, *M₁* e *M₂*, sendo que os indivíduos portadores dos genótipos *mm*, *M₁m* e *M₂m* são denominados ginóicos, andróicos e

andromonóicos ou hermafroditas, respectivamente. As combinações M_1M_1 , M_2M_2 e M_1M_2 são letais zigóticas (Hofmeyr, 1938; Storey, 1938; Storey, 1953).

Hofmeyr (1941) estabeleceu a hipótese de que a determinação do sexo em plantas de mamoeiro envolve balanço gênico. Os símbolos M_1 e M_2 representam regiões inertes ou desativadas, de tamanho variado, encontradas nos cromossomos sexuais. A região homóloga m é normal e os genótipos viáveis são M_1m (planta masculina), M_2m (planta hermafrodita) e mm (planta feminina). A grande concentração de genes para feminilidade está nos cromossomos sexuais, enquanto que para masculinidade, está nos autossomos. Portanto, o genótipo mm é pistilado e sua condição homozigota confere estabilidade fenotípica. O alelo M_1 apresenta uma região inerte longa e se expressa fenotipicamente como estaminada, em função de sofrer uma grande influência dos genes autossomais. A região M_2 , menor que M_1 , sofre menor influência dos genes autossomais, assim, se expressa fenotipicamente como andromonóica. Por esta razão, os genótipos M_1M_1 , M_2M_2 , e M_1M_2 não são encontrados, devido à letalidade zigótica. Assim sendo, a heterozigose dos genótipos M_1m (planta masculina), M_2m (planta hermafrodita) torna-os vulneráveis a alterações na expressão fenotípica ou reversão sexual, devido a fatores ambientais.

Horovitz e Jimenez (1967), trabalhando com outras espécies de *Carica*, atualmente *Vasconcellea* (Badillo, 2000), além de *Carica papaya* L., propuseram uma hipótese similar à de Hofmeyr (1938) e Storey (1938), usando a terminologia cromossomo sexual X, Y e Z, em que XX representa planta feminina, XY_1 planta masculina, XY_2 planta hermafrodita (somente em *Carica papaya*) e ZZ em espécies monóicas. Nos híbridos provenientes do cruzamento entre espécies dióicas e monóicas, o genótipo XZ pode ser monóico ou pistilado, dependendo da planta pistilada usada como progenitor. As combinações Y_1Y_1 , Y_1Y_2 e Y_2Y_2 são letais. Essa hipótese também postula que o cromossomo Z, homólogo ao X e ao Y, contém um gene F , que controla a expressão da feminilidade (ginoícia), e um gene Am , que controla a expressão da masculinidade (androícia).

Apesar desses autores fazerem referência a cromossomos sexuais na determinação do sexo das plantas, nenhum deles registrou a existência de cromossomo sexual heteromórfico ou homomórfico, nessas espécies. Westergaard (1958) considera que o estudo da genética do sexo em plantas deve primeiramente estabelecer a existência ou não de cromossomo sexual e, se houver,

caracterizar se são homórficos ou heteromórficos. Liu et al. (2004) trabalhando com marcadores moleculares, concluíram que o mamoeiro tem um cromossomo Y incipiente, com uma região masculina específica que corresponde à 10% do cromossomo sexual e que sofre supressão de *crossing over* e degeneração da seqüência de DNA.

Considerando a falta de um cariótipo definido para a família Caricaceae, esta pesquisa foi realizada visando determinar o cariótipo das espécies *C. papaya*, *V. monoica*, *J. spinosa* e *V. cundinamarcensis*, todas pertencentes à família Caricaceae, e verificar se há a presença de cromossomos homólogos heteromórficos que possam sugerir a existência de cromossomos sexuais nas espécies.

3.1.4. MATERIAL E MÉTODOS

3.1.4.1. Germinação das sementes

Sementes de *C. papaya*, *V. monoica* e *J. spinosa* germinaram em B.O.D. a 27,5°C, com 8 horas de luz e 16 horas de escuro. Para a avaliação dos cromossomos da espécie *C. papaya*, utilizou-se a cultivar Golden (Tipo Solo) e Maradol (Tipo Formosa). Sementes de *V. cundinamarcensis* foram germinadas em vasos e as plântulas desenvolveram-se sob condições de casa de vegetação.

3.1.4.2. Pré-tratamento

Pontas de raízes das plântulas, medindo entre 1 a 2 cm, foram coletadas e pré-tratadas com solução saturada de paradiclorobenzeno a 4° C por 8 horas, enquanto que as pontas de raízes de *V. cundinamarcensis* foram pré-tratadas com solução de trifluralin a 2µM, por 21 horas, a 4° C. Após pré-tratamento, as pontas foram enxaguadas durante 3 minutos e posteriormente fixadas em 3:1 (metanol : ácido acético), e armazenadas em *freezer* até o momento de utilização.

3.1.4.3. Obtenção das placas metafásicas

Quatro pontas de cada espécie foram transferidas para tubos de 1ml e submetidas à digestão enzimática, conforme Jewell e Islam-Faridi (1994), com algumas modificações. No final do tempo de digestão, procedeu-se a primeira centrifugação, obtendo-se um *pellet*. Em seguida, a solução enzimática foi descartada e os protoplastos (em forma de *pellet*) contidos no tubo foram resuspendidos em 400 µL de 3:1 (metanol : ácido acético) e centrifugados novamente para obtenção do *pellet*. Esse último passo foi realizado mais 3 vezes. Por fim, os protoplastos foram ressuspendidos em 25 µL de 3:1, e alíquotas de 2 µL foram depositadas individualmente em lâminas e deixadas secar ao ar. Após observação destas lâminas ao microscópio ótico (Olympus BX 60, USA), sob contraste de fase, as melhores metáfases foram selecionadas e as lâminas contendo tais metáfases foram coradas com Giemsa a 5%, seladas e observadas sob microscópio ótico.

3.1.4.4. Digitalização das imagens

Imagens de alta-resolução foram capturadas por meio de câmera digital (3.3 MPixel Qcolor3C) conectada ao microscópio ótico (Olympus BX 60, USA), utilizando-se o software de captura Image-Pro Plus versão 5.1 (Media Cybernetics).

3.1.4.5. Análise dos cromossomos

Os cromossomos metafásicos foram mensurados utilizando-se o Software MicroMeasure versão 3.3 (Reeves e Tear, 2000). Foram mensuradas as médias e os desvios-padrões do comprimento absoluto dos cromossomos (µm) e o comprimento dos braços longo e curto. Com base nesses dados foi estimada a razão entre braços ($r = \text{braço curto}/\text{braço longo}$), o comprimento do lote haplóide (CLH = soma do comprimento absoluto dos cromossomos metafásicos de cada espécie), o índice centromérico (IC = $[\text{comprimento do braço curto}/\text{comprimento total}] \times 100$) e o índice de simetria (IS), que, segundo Huziwara (1962), corresponde à razão entre o somatório dos braços curtos e o comprimento do lote haplóide. Os cromossomos foram classificados de acordo com Guerra (1986), no qual propôs quatro tipos cromossômicos: metacêntricos (M, $r = 1,00$ a $1,49$; IC = $40,1$ a $50,0$), submetacêntricos (SM, $r = 1,50$ a $2,99$; IC = $25,1$ a $40,0$),

acrocêntricos (A, $r = 3,00$ ao infinito (∞); IC = 0,01 a 25,0) e telocêntricos (T, $r = \infty$; IC = zero). Para determinação dos cromossomos homólogos foram observados o tamanho absoluto e a relação de braços. Os cromossomos foram arranjados de acordo com a posição do centrômero, para montagem dos kariogramas e ideogramas, nos quais foram baseados em medições cromossômicas realizadas em cinco placas metafásicas de diferentes amostras.

3.1.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A técnica de coloração convencional dos cromossomos produziu bons resultados, revelando cromossomos espalhados e com poucas sobreposições. Em todas as células observadas foram contados 18 cromossomos (Figura 1), confirmando o número já registrado para família *Caricaceae* (Darlington e Ammal, 1945).

O comprimento dos cromossomos na espécie cultivada variou de 1,52 a 2,29 μm , em *V. monoica* variou de 1,35 a 2,49 μm , em *V. cundinamarcensis* de 1,66 a 2,45 μm e em *J. spinosa* de 1,67 a 2,92 μm , prevalecendo, assim, a ocorrência de cromossomos de tamanho pequeno (Tabela 1). Datta (1971) estudando o cariótipo de cinco variedades de mamoeiro, também observou que os cromossomos são pequenos, com comprimentos variando entre 1,0 a 4,25 μm entre as cultivares estudadas, e Eder-Silva et al. (2007) observaram que *J. spinosa* apresentou cromossomos pequenos variando de 1,5 a 2,5 μm . Essas diferenças de resultados podem ser explicadas pelo uso de metodologias, pré-tratamento e colorações distintas (Sybenga, 1959).

O comprimento do lote haplóide foi de 20,17 μm para *J. spinosa*, 18,69 μm para *V. cundinamarcensis*, 17,18 μm para *C. papaya* e 17,11 μm para *V. monoica*. Com base nesses dados, pode-se concluir que a forma cultivada apresenta um dos menores tamanhos de genoma entre as espécies aqui estudadas. De acordo com Arumuganathan e Earle (1991), em termos de conteúdo de DNA, a espécie *C. papaya* possui um genoma relativamente pequeno, sendo este da ordem de 372 Mpb.

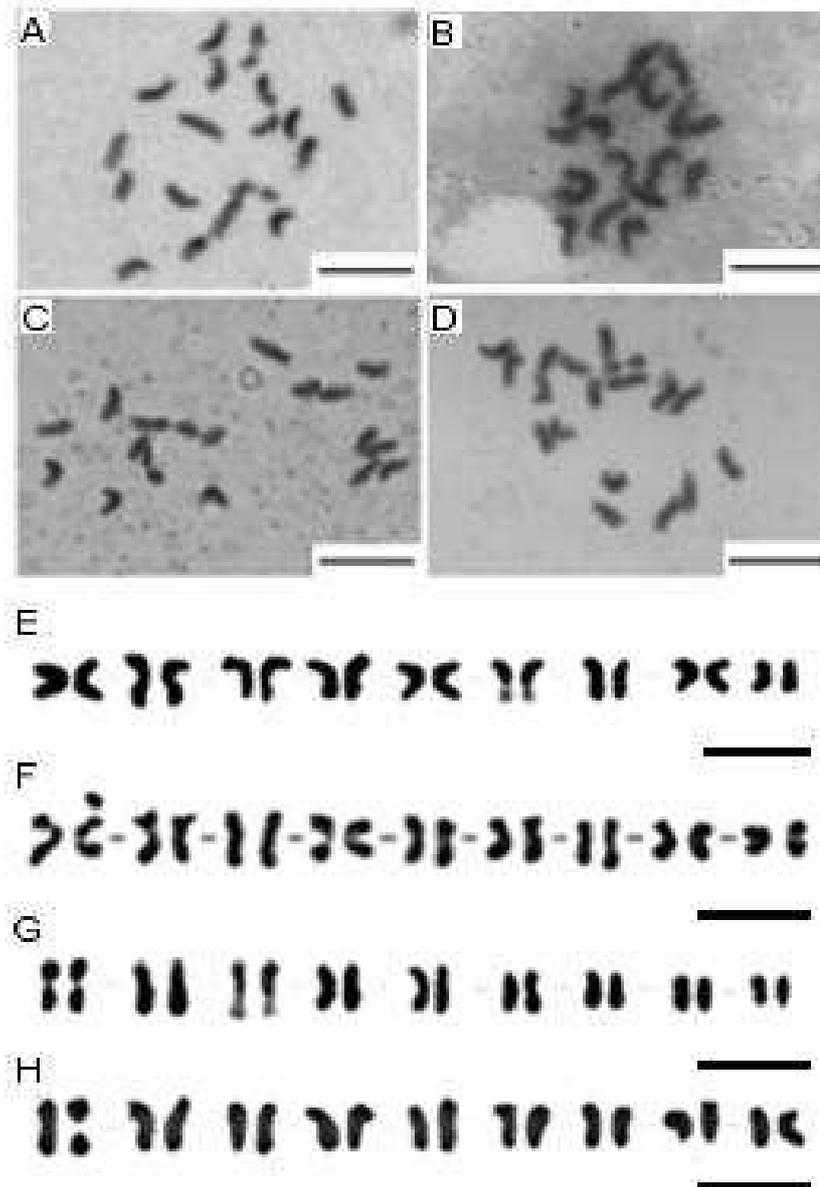


Figura 1 – Metáfases mitóticas (A a D) e cariogramas (E a H) em quatro espécies da família Caricaceae, apresentando $2n = 18$ cromossomos. A e E) *Carica papaya*; B e F) *Jacaratia spinosa*; C e G) *Vasconcellea monoica*; D e H) *V. cundinamarcensis*. Barra = 5 μm .

O ideograma de *C. papaya*, *V. monoica* e *V. cundinamarcensis* (Figura 2) mostra que o genoma delas é constituído de cromossomos metacêntricos, e apenas a espécie *J. spinosa* apresentou cromossomos dos tipos metacêntrico e submetacêntricos, conforme classificação de Guerra (1986). Datta (1971), analisando, via coloração convencional, o cariótipo de 5 variedades de mamoeiro (*C. Papaya*), observou que os cromossomos são do tipo metacêntricos e submetacêntricos e são pequenos.

Tabela 1 - Comprimento (μm) médio dos cromossomos (C) dos braços longo (BL) e curto (BC) e seus respectivos desvios-padrões, proporção dos braços longo/curto (r), índice centromérico (IC) e tipo cromossômico (TC) em espécies de Caricaceae.

| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | TOTAL |
|----------------------------|----|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------|
| <i>C. papaya</i> | BL | 1,23 \pm 0,12 | 1,15 \pm 0,17 | 1,15 \pm 0,19 | 1,06 \pm 0,17 | 1,09 \pm 0,14 | 1,01 \pm 0,06 | 0,94 \pm 0,08 | 0,93 \pm 0,09 | 0,80 \pm 0,12 | 9,36 |
| | BC | 1,06 \pm 0,12 | 1,00 \pm 0,09 | 0,91 \pm 0,07 | 0,93 \pm 0,06 | 0,85 \pm 0,07 | 0,84 \pm 0,10 | 0,80 \pm 0,08 | 0,71 \pm 0,08 | 0,72 \pm 0,09 | 7,82 |
| | C | 2,29 \pm 0,19 | 2,15 \pm 0,25 | 2,06 \pm 0,22 | 1,99 \pm 0,17 | 1,94 \pm 0,09 | 1,85 \pm 0,09 | 1,74 \pm 0,17 | 1,64 \pm 0,13 | 1,52 \pm 0,19 | 17,18 |
| | R | 1,16 | 1,15 | 1,26 | 1,14 | 1,28 | 1,20 | 1,18 | 1,31 | 1,11 | |
| | IC | 46 | 0,47 | 44 | 47 | 44 | 45 | 46 | 43 | 47 | |
| | TC | *M | M | M | M | M | M | M | M | M | M |
| | | | | | | | | | | | |
| <i>V. monoica</i> | BL | 1,43 \pm 0,18 | 1,22 \pm 0,11 | 1,18 \pm 0,20 | 1,08 \pm 0,08 | 1,06 \pm 0,17 | 0,97 \pm 0,11 | 0,94 \pm 0,14 | 0,90 \pm 0,06 | 0,76 \pm 0,07 | 9,54 |
| | BC | 1,06 \pm 0,09 | 0,99 \pm 0,08 | 0,94 \pm 0,07 | 0,90 \pm 0,08 | 0,82 \pm 0,10 | 0,82 \pm 0,08 | 0,76 \pm 0,06 | 0,69 \pm 0,08 | 0,59 \pm 0,07 | 7,57 |
| | C | 2,49 \pm 0,20 | 2,21 \pm 0,12 | 2,12 \pm 0,13 | 1,98 \pm 0,13 | 1,88 \pm 0,14 | 1,79 \pm 0,14 | 1,70 \pm 0,15 | 1,59 \pm 0,10 | 1,35 \pm 0,12 | 17,11 |
| | R | 1,34 | 1,23 | 1,25 | 1,20 | 1,26 | 1,13 | 1,23 | 1,30 | 1,28 | |
| | IC | 42 | 44 | 44 | 45 | 43 | 45 | 44 | 43 | 43 | |
| | TC | M | M | M | M | M | M | M | M | M | |
| | | | | | | | | | | | |
| <i>V. cundinamarcensis</i> | BL | 1,25 \pm 0,03 | 1,27 \pm 0,03 | 1,26 \pm 0,19 | 1,28 \pm 0,14 | 1,11 \pm 0,04 | 1,00 \pm 0,02 | 1,00 \pm 0,02 | 0,93 \pm 0,01 | 0,87 \pm 0,04 | 9,97 |
| | BC | 1,20 \pm 0,04 | 1,13 \pm 0,07 | 1,03 \pm 0,12 | 0,90 \pm 0,13 | 0,94 \pm 0,07 | 0,98 \pm 0,02 | 0,88 \pm 0,06 | 0,87 \pm 0,01 | 0,79 \pm 0,12 | 8,72 |
| | C | 2,45 \pm 0,01 | 2,40 \pm 0,03 | 2,29 \pm 0,07 | 2,18 \pm 0,01 | 2,05 \pm 0,02 | 1,98 \pm 0,05 | 1,88 \pm 0,03 | 1,80 \pm 0,01 | 1,66 \pm 0,16 | 18,69 |
| | R | 1,04 | 1,12 | 1,22 | 1,42 | 1,18 | 1,02 | 1,13 | 1,06 | 1,10 | |
| | IC | 48 | 47 | 44 | 41 | 45 | 49 | 46 | 48 | 47 | |
| | TC | M | M | M | M | M | M | M | M | M | |
| | | | | | | | | | | | |
| <i>J. spinosa</i> | BL | 1,79 \pm 0,20 | 1,63 \pm 0,24 | 1,52 \pm 0,10 | 1,37 \pm 0,17 | 1,30 \pm 0,14 | 1,29 \pm 0,13 | 1,13 \pm 0,13 | 1,10 \pm 0,12 | 1,02 \pm 0,15 | 12,15 |
| | BC | 1,13 \pm 0,18 | 1,02 \pm 0,28 | 0,96 \pm 0,22 | 0,91 \pm 0,11 | 0,89 \pm 0,10 | 0,83 \pm 0,13 | 0,85 \pm 0,10 | 0,78 \pm 0,06 | 0,65 \pm 0,11 | 8,02 |
| | C | 2,92 \pm 0,25 | 2,65 \pm 0,21 | 2,48 \pm 0,20 | 2,28 \pm 0,15 | 2,19 \pm 0,15 | 2,12 \pm 0,14 | 1,98 \pm 0,15 | 1,88 \pm 0,14 | 1,67 \pm 0,14 | 20,17 |
| | R | 1,61 | 1,79 | 1,66 | 1,41 | 1,47 | 1,58 | 1,37 | 1,42 | 1,74 | |
| | IC | 39 | 38 | 39 | 40 | 41 | 39 | 43 | 42 | 39 | |
| | TC | **SM | SM | SM | M | M | SM | M | M | SM | |
| | | | | | | | | | | | |

*M = cromossomo do tipo metacêntrico; **SM = cromossomo do tipo submetacêntrico.

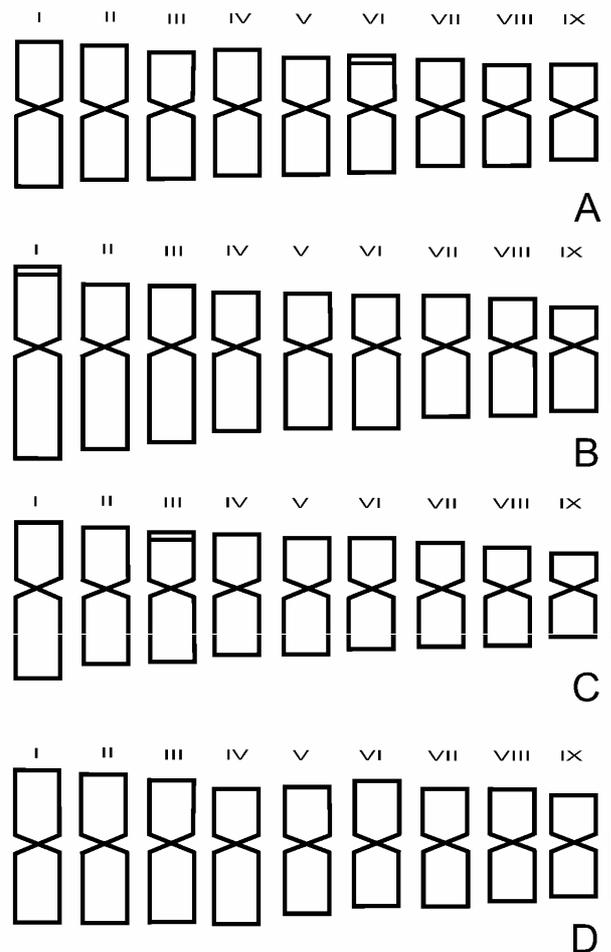


Figura 2 – Ideogramas em 4 espécies da família Caricaceae, indicando a presença de nove pares cromossômicos ($2n = 18$ cromossomos). A) *Carica papaya*; B) *Jacaratia spinosa*; C) *Vasconcellea monoica*; D) *V. cundinamarcensis*. Barra = 1 μ m.

As quatro espécies apresentam cariótipo simétrico, ou seja, cromossomos de tamanho semelhante e com centrômeros do tipo mediano ou submediano. O índice de simetria (IS) de *C. papaya*, *V. monoica*, *V. cundinamarcensis* e *J. spinosa* foram, respectivamente, 0,46, 0,44, 0,47 e 0,40. Segundo Huziwara (1962), o IS pode variar entre zero a 0,5, sendo este último valor característico de cariótipos extremamente simétricos. Cariótipos assimétricos apresentam cromossomos de tamanho variado e centrômeros mais terminais; os cariótipos simétricos são considerados mais primitivos e originariam os assimétricos (Mayeda, 1997).

Nas Figuras 1 e 2 pode-se notar em *C. papaya* (1E e 2A), *J. spinosa* (1F e 2B) e *V. monoica* (1G e 2C), a presença de possíveis constrições secundárias, cuja natureza é heterocromática nos pares cromossômicos 6, 1 e 3, respectivamente, que podem estar ligadas com a região organizadora de nucléolos (RON's). De acordo com Ming et al. (2008), o genoma de *C. papaya* é, em grande parte, constituído por eucromatina, porém, nas regiões centroméricas e pericentroméricas da maioria dos cromossomos, existe a presença de Knobs, regiões estas constituídas por heterocromatina. Na espécie *V. cundinamarcensis* não foi possível identificar nenhuma ocorrência de constrições secundárias. A utilização do antimitótico paradiclorobenzeno em *C. papaya*, *J. spinosa* e *V. monoica* pode ter promovido um tipo de condensação cromossômica, na qual possibilitou a identificação de um maior contraste entre as regiões mais condensadas e menos condensadas nos cromossomos, já que este antimitótico induz a clarificação das constrições dos cromossomos devido a contração e hidratação diferencial dos segmentos cromossômicos (Sharma & Sharma, 1994). Já o trifluralin, não promoveu a distinção destes segmentos diferenciados de condensações nos cromossomos, tornando-os com um aspecto mais uniforme.

Não foi observado nenhum par de cromossomos sem homólogo ou heteromórfico ou mesmo nenhum corpúsculo de cromatina, que sugerisse a presença de cromossomos sexuais. Datta (1971) também não observou nenhum par de cromossomo heteromórfico ou mesmo nenhum cromossomo sem homólogo, concluindo que a determinação do sexo na espécie pode ser devida a um fator citoplasmático não detectável por técnicas citológicas convencionais. Costa et al. (2006), ao usar a técnica FISH em cromossomos de mamoeiro, também não faz referência a existência de cromossomo sexual.

Na maioria das angiospermas, o sexo das plantas é devido à presença de um gene autossomal e em algumas poucas é devido à presença de cromossomos sexuais. Existem espécies que apresentam cromossomos sexuais heteromórficos, como têm sido relatado nas famílias Cannabinaceae, Caryophyllaceae, Cucurbitaceae, Loranthaceae, Vitaceae e Polygonaceae; e existem também espécies, dióicas, como o Kiwi, a tâmara e o aspargo, que apresentam cromossomos sexuais homomórficos, ou seja, não distintos morfologicamente (Charlesworth e Gilmartin, 1998). Entretanto, para elucidar completamente esse tema em tâmara, que apresenta cromossomos pequenos e homomórficos e

relacionados com a região organizadora de nucléolo (RON), foi necessário a aplicação de técnicas mais sofisticadas de coloração (Siljak-Yakovlev al., 1996). De acordo com Liu et al. (2004), a espécie *C. papaya* apresenta um cromossomo Y primitivo ainda em processo evolutivo, no qual 10% deste é referente a uma região masculina, que sofre supressão de recombinação e em processo degenerativo em sua seqüência de DNA. Portanto, é necessário que novos estudos sejam conduzidos utilizando técnicas citogenéticas mais sofisticadas, como por exemplo a hibridização *in situ* fluorescente, com o objetivo de elucidar como se processa a determinação sexual na família Caricaceae e, principalmente, na espécie cultivada, *C. papaya*.

3.1.6. CONCLUSÃO

Os resultados obtidos nesta pesquisa permitiram concluir que nessas espécies os cromossomos são muito pequenos e os cariótipos são simétricos.

Todas as espécies aqui estudadas possuem $2n=18$ cromossomos. As espécies *C. papaya*, *V. monoica* e *V. cundinamarcensis* apresentaram apenas cromossomos metacêntricos, enquanto que *J. spinosa* apresentou cromossomos metacêntricos e submetacêntricos.

O pré-tratamento utilizando o antimitótico paradiclorobenzeno possibilitou a visualização de padrões diferentes de condensação nos cromossomos, permitindo a observação de possíveis constrições secundárias nos pares cromossômicos 6, 1 e 3 de *C. papaya*, *J. spinosa* e *V. monoica*, respectivamente.

Não se observou nenhum par cromossômico heteromórfico, que poderia sugerir a presença de cromossomos sexuais na espécie.

3.1.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Arumuganathan, K; Earle, E. D. (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 9: 208-218.

Badillo, V. M. (2000) *Carica* L. vs *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae): con le rehabilitación de este ultimo. *Ernstia*, 10:74-79.

Charlesworth, D.; Gilmarin, P. (1998) Lily or billy - Y the difference. *Trends in Genetics*, 14: 261-262.

Costa, F. R.; Pereira, T. N. S.; Hodnett, G. L.; Anderson, J. C.; Pereira, M. G., and Stelly, D. M. (2006) - Fluorescent in situ hybridization of 18S and 5S rDNA in papaya (*Carica papaya* L.). *Plant and Animal Genome. XV Conference*, San Diego, CA. p.153.

Darlington C. D.; Ammal E. K. J. (1945) *Chromosome atlas of cultivated plants*. George Allen and Unwin LTD., London.

Datta P. C. (1971) Chromosomal biotypes of *Carica papaya* L. *Cytologia* 36: 555-562.

Eder-Silva, E.; Felix, L.P.; Bruno, R. (2007) Citogenética de algumas espécies frutíferas nativas do nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 29: 110-114.

Guerra, M., (1986) Reviewing the chromosome nomenclature of Levan et al. *Revista Brasileira de Genética*, 4:741-743.

Hofmeyr, J. D. J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya*. *South African Journal of Science*, 35: 300-304.

Hofmeyr J. D. J. (1941) The genetics of *Carica papaya*. *Chronica Botanica*, 6 (11): 245-247

Horovitz S.; Jiménez H. (1967) Cruzamientos interespecificos e intergenericos en Caricaceas y sus implicaciones fitotécnicas. *Agronomia Tropical*, 17:323-344.

Huziwara, Y. (1962) Karyotype analysis in some genera of compositae. VIII. Further studies on the chromosome of *Aster*. *American Journal of Botany*, 49: 116-119.

Jewell D. C.; Islam-Faridi, M. N. (1994) *A technique for somatic chromosome preparation and C-banding of maize*. In: M. Freeling and V. Walbot (eds.) "The maize handbook". Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Liu, Z.; Moore, P. H.; Ma, H.; Ackerman, C. M.; Ragiba, M.; Yu, Q.; Pearl, H. M.; Kim, M. S.; Charlton, J. W.; Stiles, J. I.; Zee, F. T.; Paterson, A. H.; Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature*, 427:22-26.

Mayeda, L. C. (1997) Estudo citogenético em dez taxons do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Dissertação de mestrado*. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. USP, Piracicaba. 89p.

Ming, R.; Hou, S.; Feng, Y.; Yu, Q.; Dionne-Laporte, A.; Saw, J. H.; Senin, P.; Wang, W.; Ly, B. V.; Lewis, K. L. T.; Salzberg, S. L.; Feng, L.; Jones, M. R.; Skelton, R. L.; Murray, J. E.; Chen, C.; Qian, W.; Shen, J.; Du, P.; Eustice, M.; Tong, E.; Tang, H.; Lyons, E.; Paull, R. E.; Michael, T. P.; Wall, K.; Rice, D. W.; Albert, H.; Wang, M. L.; Zhu, Y. J.; Schatz, M.; Nagarajan, N.; Acob, R. A.; Guan, P.; Blas, A.; Wai, C. M.; Ackerman, C. M.; Ren, Y.; Liu, C.; Wang, J.; Wang, J.; Na, J. K.; Shakirov, E. V.; Haas, B.; Thimmapuram, J.; Nelson, D.; Wang, X.; Bowers, J. E.; Gschwend, A. R.; Delcher, A. L.; Singh, R.; Suzuki, J. Y.; Tripathi, S.; Neupane, K.; Wei, H.; Irikura, B.; Paidi, M.; Jiang, N.; Zhang, W.; Presting, G.; Windsor, A.; Navajas-Perez, R.; Torres, M. J.; Feltus, F. A.; Porter, B.; Li, Y.; Burroughs, A. M.; Luo, M. C.; Liu, L.; Christopher, D. A.; Mount, S. M.; Moore, P.

H.; Sugimura, T.; Jiang, J.; Schuler, M. A.; Friedman, V.; Mitchell-Olds, T.; Shippen, E. E.; Pamphilis, C. W. de; Palmer, J. D.; Freeling, M.; Paterson, A. H.; Gonsalves, D.; Wang, L.; and Alam, M. (2008) The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452: 991-997.

Reeves, A.; Tear, J. (2000) *Micromasure. Version 3.3*. Free Program distributed by the authors over the internet from Department of Biology at Colorado State University. (www.biology.colorstate.edu/MicroMeasure).

Sharma, A. K.; Sharma, A. (1994) *Chromosome Techniques – A Manual*. Harwood Academic Publishers USA. 368 p.

Siljak-Yakovlev, S.; Benmalek, S.; Cerbah, M.; Coba De La Pena, T.; Bounaga, N.; Brown, S. C.; Sarr, A. (1996) Chromosomal sex determination and heterochromatin structure in date palm. *Sexual Plant Reproduction*, 9: 127-132.

Storey W. B. (1938) Segregation of sex types in Solo papaya and their application to the selection of seed. *Proceedings of American Society of Horticultural Science*, 35: 83–85.

Storey, W. B. (1953) Genetics of the papaya. *Journal of Heredity*, 44(2): 70-78.

Sybenga, J. (1959) Some sources of error in the determination of chromosome length. *Chromosoma*, 10: 355-364.

Westergaard, M. (1958) The mechanism of sex determination in dioecious plants. *Advanced Genetic*, 9: 217-281.

3.2. COMPORTAMENTO MEIÓTICO DAS ESPÉCIES *Carica papaya* E *Vasconcellea monoica*

3.2.1. RESUMO

As espécies *Carica papaya* L. e *Vasconcellea monoica*, cultivada e silvestre, respectivamente, pertencem à família Caricaceae e possuem $2n=18$ cromossomos. No presente trabalho objetivou-se avaliar a meiose e a viabilidade polínica nas duas espécies. Botões florais em diferentes estádios de desenvolvimento foram coletados em 3:1 (etanol:ácido acético) e conservados em *freezer* até sua utilização. Anteras foram maceradas em lâminas com gotas de carmin acético a 1% e, após a montagem das lâminas, essas foram seladas e observadas sob microscópio ótico. Através das análises meióticas, confirmou-se que as duas espécies são diplóides com $2n=2x=18$ cromossomos, ambas apresentando pareamento regular dos cromossomos, observando-se nove bivalentes para ambas as espécies, confirmando, assim, o nível de ploidia das mesmas. *C. papaya* apresentou 70% das células em anáfase I, com cromossomos retardatários, e *V. monoica*, 92,31%. Irregularidades em diferentes fases da meiose foram encontradas para as duas espécies, sendo maiores em *V. monoica*, na qual, cromossomos pegajosos (*sticky chromosomes*), provavelmente, conduziram a uma segregação irregular na anáfase I, contribuindo para a formação de células desbalanceadas, que resultaram em produtos meióticos irregulares. *C. papaya* apresentou índices meióticos e viabilidade

polínica maiores do que *V. monoica*, sendo de 94,84 e 96,0%, e 77,57 e 70,93%, respectivamente. Esses dados sugerem que *V. monoica* é uma espécie meioticamente instável, tendo como consequência a sua baixa viabilidade polínica, portanto, esta pode apresentar problemas quando envolvida em hibridações. Não foram observados cromossomos sem pareamento em ambas as espécies, portanto, os dados sugerem a não existência de cromossomos sexuais heteromórficos.

3.2.2. ABSTRACT

Both *Carica papaya* L. and *Vasconcellea monoica*, cultivated and wild forms, respectively, belong to Caricaceae family and have $2n=18$ chromosomes. The objective of the present work was to evaluate the meiosis and the pollen viability in both species. Floral buds in different development stages were collected in 3:1 ethanol/acetic acid and put into the freezer until their utilization. Anthers were macerated on slides, stained with 1% acetic carmine and covered with cover glasses. The slides were sealed and observed under optical microscope. The meiotic analyses confirmed that both species are diploid, with $2n=2x=18$ chromosomes, they have a regular chromosome pairing, with 9 bivalents. 70% of *C. papaya* cells and 92.31% of *V. monoica* cells were in anaphase I. In *C. papaya* case, its cells showed delayed chromosomes. Abnormalities were observed in different meiotic stages, in both species, although they were higher in *V. monoica*. This fact could be explained by the presence of sticky chromosomes in *V. monoica*, which resulted in an irregular segregation during the anaphase I and contributed to produce unbalanced cells and consequently, irregular meiotic products. The meiotic index and pollen viability were higher in *C. papaya* than in *V. monoica*: 94.84 and 96.0% against 77.57 and 70.93%, respectively. These data suggest that *V. monoica* is a meiotic unstable species with low pollen viability. Therefore, this species can be problematic when involved in hybrid crosses. No unpaired chromosomes were observed in both species. Thus, there is no evidence of sexual heteromorphic chromosomes.

3.2.3. INTRODUÇÃO

O mamoeiro (*C. papaya* L.) é uma cultura importante, cuja pesquisa ainda é incipiente em algumas áreas do conhecimento, especialmente em conhecimentos básicos que possam contribuir no melhoramento genético da cultura. Um dos problemas mais sérios da cultura é a suscetibilidade de todas as variedades comerciais ao vírus da meleira (Souza Júnior, 2000), não havendo registro de que a forma cultivada possua genes de resistência ao vírus. Por outro lado, a literatura reporta a existência de genótipos resistentes em espécies relacionadas, como *Vasconcellea cundinamarcensis* (Magdalita et al., 1988) e *V. cauliflora* (Acuizo e Rojkind., 1987). Além dessa característica, outras são também importantes, como a textura da casca do fruto. Esta característica, no mamoeiro, tem caráter poligênico, que está associado à consistência da polpa e, geralmente, genótipos de casca lisa possuem polpa menos consistente que os de casca rugosa (Costa e Pacova, 2003). *V. monoica* é uma espécie silvestre que apresenta textura lisa e brilhante da casca, associada a uma ótima consistência de polpa (Badillo, 1993a). De acordo com Giacometti e Mundim (1953), os frutos de mamoeiro devem possuir casca lisa, sem lobos e rugosidades. Assim sendo, a espécie *V. monoica* se faz muito útil ao melhoramento genético de *C. papaya*, por possuir características relacionadas à qualidade do fruto interessantes em programas de melhoramento.

O melhorista de plantas geralmente recorre a espécies silvestres e gêneros afins, visando à transferência de genes desejáveis desses genótipos para a forma cultivada, via hibridação interespecífica ou intergenérica, criando, assim, variabilidade. Entretanto, para que seja bem sucedida a hibridação, o melhorista deve conhecer as relações genéticas entre as espécies, além de conhecer o potencial da fertilidade dos gametas das espécies envolvidas, através da análise do comportamento meiótico e do percentual da viabilidade polínica das espécies envolvidas.

Considerando a meiose, os principais eventos observados são o pareamento de cromossomos homólogos, a formação do complexo sinaptonêmico, a permuta ou *crossing over*, a formação de quiasmas, a recombinação e a formação dos produtos haplóides, e todo o processo meiótico está sob controle genético. Vários são os genes que atuam durante a pré-meiose, meiose e pós-meiose (Kaul, 1988; Rees, 1961). Anormalidades ocorridas durante essas fases podem resultar no surgimento de grãos de pólen anormais ou inviáveis (Horner e Palmer, 1995). Grãos de pólen abortados podem ocorrer em função de aberrações estruturais como as translocações heterozigotas que em espécies vegetais diplóides exibem aproximadamente 50% de grãos de pólen estéreis (Singh, 1993). De acordo com Bajpai e Singh (2006), o entendimento da estrutura e comportamento cromossômico durante a meiose é um passo essencial rumo ao desenvolvimento de variedades superiores em programas de melhoramento.

Em plantas cujo mecanismo de determinação sexual é governado pela presença de um par de cromossomos sexuais, a meiose é muito importante, pois é esperado que o pareamento deste par não seja perfeito e haja algumas anormalidades durante a meiose. De acordo com a literatura, o sexo em plantas de mamoeiro é devido à presença de um gene com três formas alélicas (Storey 1953; Hofmeyr, 1938) ou a um balanço gênico entre autossômicos e alossômicos (Hofmeyr, 1967), ou, mais recente, à existência de um cromossomo Y incipiente (Liu et al., 2004).

Objetivou-se, com este trabalho, conhecer o comportamento meiótico, verificando a ocorrência de possíveis anomalias de todos os níveis, enfatizando também irregularidades que possam dar suporte a hipótese da existência de um par de cromossomos sexuais, tanto em *C. papaya*, cultivada, quanto em *V. monoica*, silvestre, bem como estudar a viabilidade polínica destas espécies.

3.2.4. MATERIAL E MÉTODOS

3.2.4.1. Coleta do material vegetal

No presente estudo, trabalhou-se com duas espécies da família Caricaceae, uma cultivada, *C. papaya*, variedade Sunrise Solo 72/12, e outra silvestre, *V. monoica*, e toda coleta de botões florais foi realizada na Empresa Caliman Agrícola S/A., em Linhares, Estado do Espírito Santo, Brasil. A temperatura média na época da coleta foi em torno de 27°C. As análises citológicas foram realizadas no Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal no Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, localizada em Campos dos Goytacazes, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

3.2.4.2. Análise meiótica

A análise meiótica das espécies parentais foi iniciada com a coleta de botões florais em diferentes estádios de desenvolvimento, utilizando-se solução de etanol e ácido acético na proporção de 3:1, conforme proposto por Souza et al. (2004). Após 24 horas, a solução fixadora foi substituída por álcool 70% e armazenada em geladeira até o momento de utilização. Para o preparo da lâmina, anteras foram maceradas em gotas de carmim acético a 1% e, após retirado os debrís e o excesso de corante, a lâmina foi montada e observada em microscópio ótico (Olympus BX 60, USA). Foram analisadas as diferentes fases meióticas e especial atenção foi dada a observação de possíveis irregularidades na divisão celular. Após constatação das principais irregularidades ocorridas nas espécies estudadas, foram também observadas e quantificadas a porcentagem de células apresentando cromossomos retardatários em anáfase I; porcentagem de células com a presença de cromossomos pegajosos (“sticky chromosomes”) em células em metáfases I e II, e anáfases I e II; porcentagem de células apresentando segregação irregular dos cromossomos, considerando células em metáfases I e II, e início de anáfases I e II; número de citoplastos, ou seja, células totalmente desprovidas de núcleo ou cromossomos, conforme Sidorchuk et al. (2007).

Avaliou-se também o índice de recombinação, segundo Darlington (1958), nas fases de diacinese e metáfase I, utilizando-se a seguinte fórmula: $IR = \frac{\sum n^\circ}{n^\circ}$

total de quiasmas ÷ n° de células analisadas] + valor de n , sendo n o número haplóide. Utilizou-se o Teste “t” para comparação de médias entre os índices de recombinação de *C. papaya* e *V. monoica*, considerando cada célula analisada como repetição.

3.2.4.3. Índice Meiótico

Para a determinação do índice meiótico, foram coletados, nas duas espécies em questão, botões florais já desenvolvidos, porém anteriores a antese. Esses botões foram coletados em etanol 70% e conservados na geladeira até o momento do preparo das lâminas. Em cada espécie avaliaram-se 10 botões florais, preparou-se uma lâmina/botão floral, sendo que cada lâmina foi preparada com 4 anteras e observadas em microscópio ótico (Olympus BX 60, USA). No momento do preparo da lâmina, as anteras foram maceradas em solução de carmim acético a 1% e foram contados o número de produtos pós-meióticos como mônades, díades, tríades, tétrades e políades, além de grãos de pólen apresentando citomixia. Com base nesses números, foi calculado o índice meiótico (IM), conforme Love (1951), utilizando-se a seguinte expressão: $IM = [(número\ total\ de\ tétrades\ normais) \div (número\ total\ de\ mônades + díades + tríades + tétrades + políades)] \times 100$. Analisou-se estatisticamente as médias referentes aos índices meióticos das duas espécies, utilizando-se o teste “t” para comparação de médias, considerando-se como repetição cada lâmina analisada.

3.2.4.4. Viabilidade polínica das espécies

Para a análise da viabilidade/fertilidade polínica das espécies, botões florais na antese foram coletados em etanol 70% e conservados em geladeira até o momento de sua utilização. Posteriormente, as anteras foram maceradas em solução tripla de Alexander, composta pelos corantes orange G, fucsina ácida e verde malachita (Alexander, 1969). As lâminas foram observadas em microscópio ótico (Olympus BX60, USA). A presença de grãos de pólen viáveis/férteis foi detectada pela presença da cor vermelha ou púrpura, enquanto grãos de pólen inviáveis apresentaram coloração verde. Para cada espécie preparou-se 10 lâminas, cada uma representando um botão floral, onde contou-se 500 grãos de pólen/lâmina, entre viáveis e não viáveis, perfazendo um total de 5000 grãos de pólen contados por espécie. Por último, calculou-se a porcentagem de grãos de

pólen viáveis em cada espécie. Foi utilizado o Teste “t” para comparação de médias entre as viabilidades polínicas de *C. papaya* e *V. monoica*, considerando a lâmina como repetição.

3.2.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Com base nas análises meióticas, confirmou-se que as espécies estudadas são diplóides, com $2n=2x=18$ cromossomos, visto a observação de 9 pares cromossômicos ou bivalentes nas células em diacinese (Figura 1A e 2A) e em metáfase I (Figuras 1B, 2B e 2C). Ming et al. (2008), trabalhando com cromossomos no paquíteno, em mamoeiro, relataram que as regiões fortemente coradas nos bivalentes são constituídas por heterocromatina e que estas regiões correspondem a um total de 17% dos cromossomos corados, porém, os autores acreditam que a região heterocromática analisada ao nível de DNA possa corresponder de 30 a 35% do DNA genômico da espécie. Nas Figuras 1A e 2A, respectivamente, para *C. papaya* e *V. monoica*, observa-se apenas um par de cromossomos associado ao nucléolo, portanto, pode-se inferir que ambas as espécies apresentam apenas um par cromossômico responsável pela organização do nucléolo, ou seja, que contém as regiões organizadoras de nucléolos (RON's). Nas Figuras 1H e 2H, observa-se o pareamento regular dos cromossomos nas duas espécies. Michelletti de Zerpa (1980), trabalhando com plantas retrocruzadas entre *V. pubescens* e o pai recorrente *V. stipulata*, concluiu que o pareamento irregular de um par cromossômico, ou mesmo a formação de monovalentes, se trata da presença de um alocromossomo que conduz o caráter monóico de *V. pubescens* para *V. stipulata*.

Nas Figuras 1B e 2B estão demonstrados, em *C. papaya* e *V. monoica*, respectivamente, as configurações meióticas de ocorrência nestas espécies. Observa-se a ocorrência de um par cromossômico em bastão (“rod”) (setas nas Figuras 1B e 2B) e oito em anel (“ring”). Conforme Senda et al. (2005), a ocorrência de bastões caracterizam a formação de apenas um quiasma, enquanto

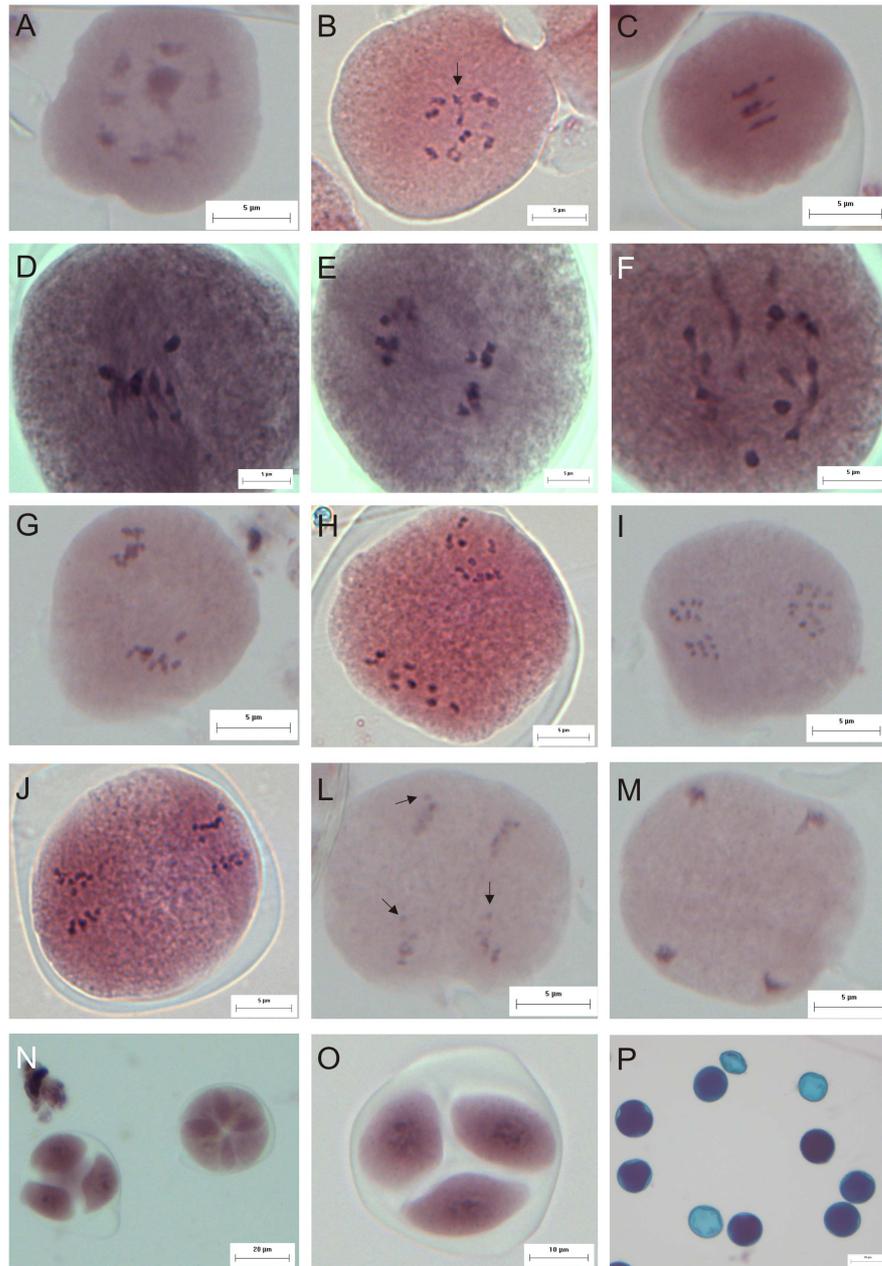


Figura 1 – Meiose em *Carica papaya* L. 1A - Diacinese apresentando 9^{II}, com um bivalente associado ao nucléolo; 1B – Metáfase I, indicando 9^{II}, observando-se 8 bivalentes configuração meiótica do tipo em anel (“ring”) e um bivalente em bastão (“rod”) (seta); 1C - Final de metáfase I e início de anáfase I, evidenciando dois cromossomos se afastando precocemente; 1D – Cromossomos pegajosos (“sticky chromosomes”); 1E - Anáfase I apresentando um cromossomo retardatário; 1F – Segregação irregular dos cromossomos; 1G – Metáfase II apresentando um cromossomo afastado dos demais; 1H – Metáfase II apresentando segregação normal com 9 cromossomos em cada pólo da célula; 1I - Falta de sincronia na célula apresentando cromossomos no pólo superior em metáfase II, e no inferior em início de anáfase II; 1J – Anáfase II apresentando cromossomos retardatários; 1L - Início de Telófase II com cromossomos separados dos demais (setas); 1M - Telófase II aparentemente normal; 1N – Tétrades aparentemente normais; 1O - Tríade; 1P - Grãos de pólen viáveis (escuros = púrpura) e inviáveis (claros = verdes e menores).

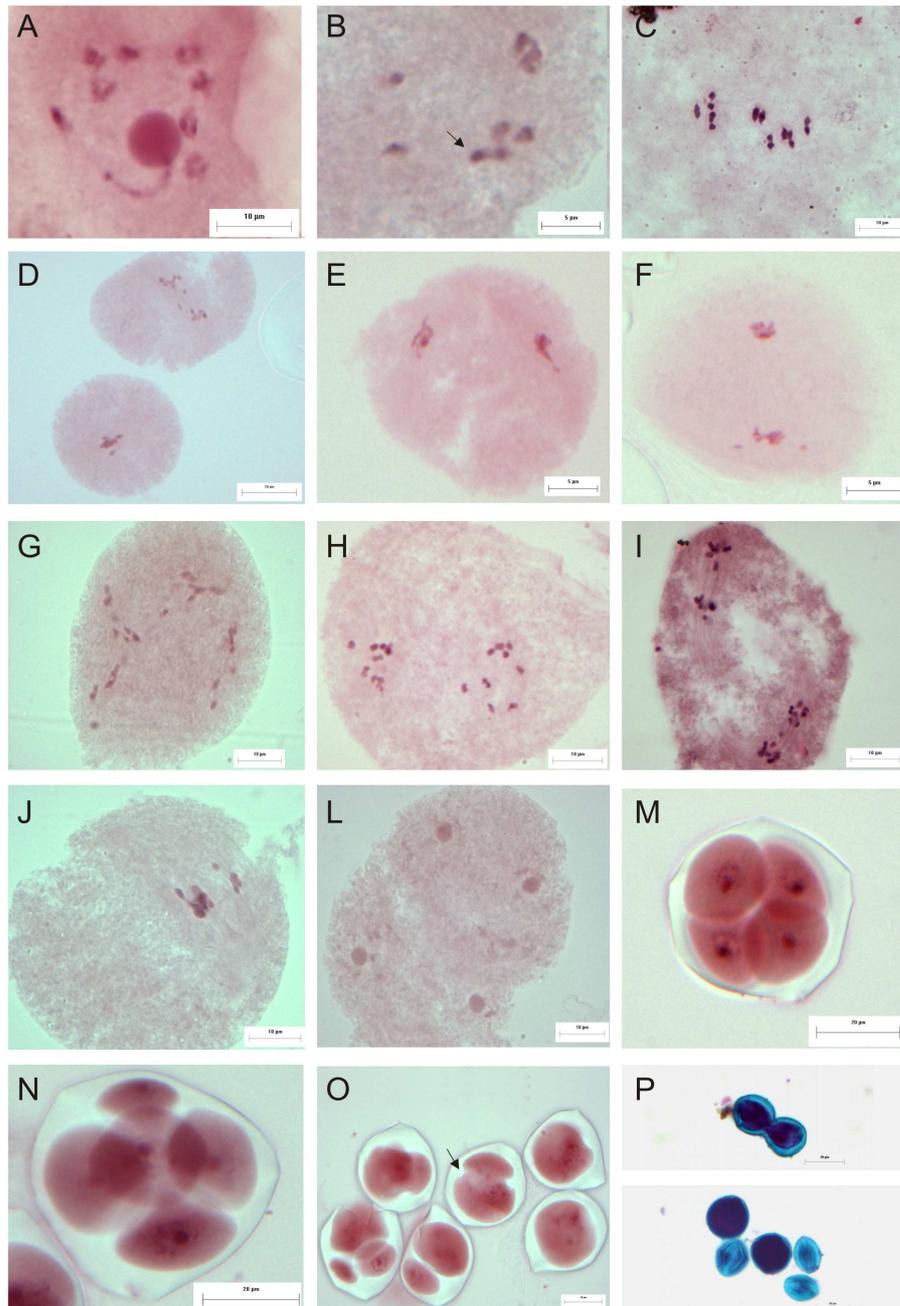


Figura 2 – Meiose em *Vasconcellea monoica*. 2A - Diacinese apresentando 9^{II} , com um deles associado ao nucléolo; 2B - Metáfase I apresentando 9^{II} , com 8^{II} formando uma configuração meiótica em forma de anel (“ring”) e 1^{II} em forma de bastão (“rod”) (seta); 2C – Metáfase I 9^{II} iniciando a segregação; e metáfase I (2D); 2D - Metáfase I (abaixo) Anáfase I (acima) apresentando um cromossomo isolado e dois cromossomos retardatários, respectivamente; 2E – Cromossomos pegajosos (“sticky chromosome”) em métafase II; 2F - Prometáfase II, apresentando cromossomos pegajosos (“sticky chromosomes”), e evidenciando 2 cromossomos bem afastados dos demais em somente um dos pólos da célula; 2G – Segregação irregular dos cromossomos; 2H - Metáfase II indicando 9^{II} em cada pólo; 2I - Anáfase II apresentando cromossomos retardatários nas duas divisões; 2J - Início de anáfase II em apenas uma metade da díade, e a outra apresentando um citoplasto, evidenciando a ocorrência de citomixia na espécie; 2L - Telófase II indicando a presença de 4 núcleos distribuídos regularmente na célula-mãe do grão de pólen; 2M – Tétrade apresentando 4 micrósporos aparentemente normais; 2N - Políade com micrósporos e micronúcleo, expressando, provavelmente, o efeito da citomixia (célula menor); 2O - Citocinese irregular (exemplo, seta) nos produtos meióticos: mônades, díades e tríades (2O); Grãos de pólen viáveis (escuros = púrpura) e inviáveis (claros = verdes e menores) (2P abaixo), e grãos de pólen viáveis apresentando citomixia (2P acima).

que a ocorrência em anel, a formação de dois quiasmas. Portanto, foi possível estabelecer o índice de recombinação para cada espécie estudada, sendo de 26,0 para *C. papaya*, e 25,8, para *V. monoica* (Tabela 1). Em *V. monoica* algumas células apresentaram dois cromossomos em bastão, enquanto que em *C. papaya*, detectou-se em todas as células sempre a presença de apenas um par em bastão. Assim sendo, a recombinação em *C. papaya* foi maior do que em *V. monoica*.

Tabela 1 – Características avaliadas na meiose e pós-meiose em *C. papaya* e *V. monoica*.

| Característica | <i>C. papaya</i> | <i>V. monoica</i> |
|---|------------------|-------------------|
| Cromossomos retardatários em anáfase I | 70% | 92,31% |
| Índice de recombinação (IR) | 26,0* | 25,8* |
| Cromossomos pegajosos (<i>sticky chromosomes</i>) | 12,0% | 28,8% |
| Segregação irregular | 4,76% | 28,57% |
| Citoplastos localizados | - | 4 |
| Índice meiótico (IM) | 94,84%** | 77,57%** |
| - políades | - | 0,34% |
| - tríades | 5,02% | 16,28% |
| - díades | 0,14% | 3,14% |
| - mônades | - | 2,67% |
| Viabilidade polínica | 96,0%** | 70,93%** |
| Grãos de pólen apresentando citomixia | - | 1,96% |

*Médias não apresentam diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade pelo teste “t” para comparação de médias; ** Médias apresentam diferenças significativas ao nível de 5% de probabilidade pelo teste “t”.

As irregularidades meióticas mais encontradas no mamoeiro foram cromossomos retardatários em anáfase I, células com a presença de cromossomos pegajosos (“sticky chromosomes”), células apresentando segregação irregular dos cromossomos, além da ocorrência de produtos meióticos irregulares, como tríades e díades (Tabela 1). Em *V. monoica*, além das irregularidades citadas para *C. papaya*, também ocorreram a presença de citoplastos, mônades e políades, e grãos de pólen aderidos uns aos outros compartilhando material genético, fenômeno este denominado citomixia (Tabela 1). De acordo com Latta et al. (2006), a citomixia é caracterizada pela migração

de cromatina, via canais citomíticos ou pontes intercelulares, entre meiócitos localizados próximos um do outro.

A espécie que apresentou, de forma geral, maior incidência de irregularidades meióticas e pós-meióticas foi *V. monoica*, o que já poderia ser esperado, visto que esta se trata de uma espécie silvestre, enquanto que *C. papaya*, cultivada, se constitui em uma espécie já melhorada geneticamente. Segundo Bajpai e Singh (2006), as anormalidades mais observadas em diferentes variedades de mamoeiro (*C. papaya*) foram cromossomos pegajosos ou viscosos, migração precoce de univalentes, associações secundárias, atrasos cromossômicos e formação de pontes e micronúcleos. De acordo com esses mesmos autores, cromossomos pegajosos foi o tipo de instabilidade meiótica mais comum entre as variedades estudadas e que esta foi o tipo de irregularidade meiótica que mais contribuiu para a redução da viabilidade polínica.

A espécie *C. papaya* apresentou 70% das células em início de anáfase I com a presença de um cromossomo retardatário (Figura 1E), enquanto que *V. monoica* apresentou 92,31% das células avaliadas, com um ou dois cromossomos retardatários (Figura 2D). Em anáfase II também foram observados cromossomos com algum nível de atraso, tanto em *C. papaya* quanto em *V. monoica* (Figuras 1J e 2I, respectivamente). Storey (1953) examinou algumas células-mães de grãos de pólen em mamoeiro hermafrodita e masculino, e observou a separação precoce de cromossomos em algumas células, mas não em todas. Frankel e Galun (1977) relacionaram o atraso de um par cromossômico em anáfase I a um possível par de cromossomos sexuais em mamoeiro (*C. papaya* L.). Bajpai e Singh (2006), trabalhando com cultivares de mamoeiros (*C. papaya*) comerciais e exóticos na Índia, atribuíram os atrasos cromossômicos observados na anáfase I e II a anormalidades na formação do fuso acromático, e que estes podem contribuir para a formação de micronúcleos e perda de cromatina. De acordo com Kodoru e Rao (1981), cromossomos retardatários em anáfase podem formar micronúcleos. Baptista-Giacomelli et al. (2000) relatam que em *Avena sativa* a eliminação de cromossomos se dá por meio de micronúcleos observados em tétrades. Apenas em *V. monoica* foi constatada a presença de micronúcleos em políades, portanto, como existiram cromossomos retardatários também em *C. papaya*, não se pode relacionar com certeza, no presente trabalho, se existe uma correlação entre cromossomos retardatários com a existência de

micronúcleos, o que poderia sugerir algum tipo de eliminação cromossômica por parte das espécies estudadas.

De acordo com Hartl e Jones (1998), tanto as divisões mitóticas quanto meióticas em células eucarióticas estão sob rígido controle de mecanismos denominados “pontos de checagem” ou “checkpoints”, cuja finalidade é manter a integridade do genoma. Quando pelo menos um cromossomo durante a metáfase não apresenta seu complexo de proteína denominado cinetócoro anexado às fibras do fuso, ou não alinhado na placa metafásica, caso em que as fibras do fuso não exercem uma tensão adequada sobre o cinetócoro, as proteínas especializadas deste complexo emitem um sinal no qual provoca o atraso na divisão celular, até que a situação seja normalizada pela ação de proteínas que atuam na manutenção da integridade genômica durante o ciclo celular, os “checkpoints”. Dessa forma, proteínas responsáveis pelo mecanismo de reparo que atuam durante a metáfase I e II podem ter sido acionadas pelos cinetócoros presentes nos cromossomos retardatários, e dessa forma, tenham impedido a eliminação de cromossomos retardatários e posterior formação de micronúcleos em *C. papaya* e *V. monoica*. Observa-se nas Figuras 1H, 1I e 2H a correta segregação esperada nas espécies citadas anteriormente. Em *Arabidopsis* a proteína responsável pelo “checkpoint” durante a metáfase I é a *AtDMC1* (Couteau et al., 1999) e, em levedura, a *DMC1* (Bishop et al., 1992).

Dentre todas as células avaliadas nas duas espécies, foi constatado o efeito da citomixia apenas em *V. monoica*. A literatura relata que a frequência de citomixia varia entre plantas, botões florais na mesma planta e até entre tecas de uma mesma antera (Heslop-Harrison, 1966; Shkutina e Kozlovskaya, 1974; Romanov e Orlova, 1971). O efeito da citomixia em *V. monoica* foi bastante evidente, observando-se a presença de citoplastos e políades, que pode ser um indício da citomixia (Figura 2J e 2N). Sidorchuk et al. (2007), trabalhando com plantas transgênicas de tabaco (*Nicotiana tabacum* L.), constataram a presença de políades, sugerindo que os micronúcleos encontrados nestas, foram devido aos efeitos da citomixia na espécie. Quando se trata de grãos de pólen formados, o efeito da citomixia se torna mais evidente em *V. monoica*, na qual observa-se também a fusão direta do material genético entre os grãos de pólen envolvidos (Figura 2P).

Lattoo et al. (2006) observaram também a fusão direta de material genético entre dois meiócitos em *Chlorophytum comosum* (Thunb) Jacq.. Bajpai e Singh (2006) também encontraram grãos de pólen aderidos uns aos outros, porém estes estavam vazios. De acordo com Sidorchuk et al. (2007), células-mães de grãos de pólen contendo micronúcleos formaram, após os estádios da divisão meiótica, políades. A maior parte dos pesquisadores acredita que a citomixia pode causar, principalmente, aneuploidias e poliploidias (Caetano-Pereira e Pagliarini, 1997). Sidorchuk et al. (2007), trabalhando com plantas transgênicas de tabaco (*Nicotiniana tabacum* L.), afirmaram que a frequência de citomixia aumenta com o nível de ploidia na espécie e que os efeitos mais pronunciados da citomixia foram o sugimento de citoplastos e políades.

No presente trabalho, observou-se também, nas duas espécies estudadas, a incidência de cromossomos pegajosos em metáfases (“sticky chromosome”) (Figuras 1D, 2E e 2F) e segregação irregular durante a anáfase I ou II (Figuras 1F e 2G). Essas irregularidades podem ter sido a principal causa da formação de produtos meióticos desbalanceados (mônades, díades e tríades) nas espécies. Em *V. monoica* tais irregularidades foram relativamente altas, sendo que a primeira irregularidade citada acima atingiu 28,8%, e a segunda, 28,57% das células avaliadas (Tabela 1). Em *V. monoica*, observa-se que os valores percentuais de células contendo cromossomos pegajosos e células apresentando segregação irregular dos cromossomos foram bem próximos. Dessa forma, pode-se inferir que a ocorrência de cromossomos pegajosos pode comprometer a segregação regular ou normal dos cromossomos e, conseqüentemente, formarem células com um número de cromossomos desbalanceados, que, por sua vez, podem ter gerado produtos pós-meióticos irregulares, como díades, tríades e políades, nos quais deram origem a grãos de pólen inviáveis.

A ocorrência de grãos de pólen inviáveis pode ter maior relação com a segregação irregular dos cromossomos, do que com a citomixia e o atraso de cromossomos detectados na anáfase I e II. Em *C. papaya*, a incidência de cromossomos com aparência pegajosa e/ou viscosa e a segregação irregular dos cromossomos não foi expressiva como para *V. monoica*, sendo que os valores para tais irregularidades foram de 12,0 e 4,76%, respectivamente (Tabela 1). Em *C. papaya*, o fato de haver cromossomos pegajosos não comprometeu de forma efetiva a segregação destes em anáfase I e II, resultando em um número maior

de tétrades normais e, conseqüentemente, em uma viabilidade polínica alta. De acordo com McClintock (1951), em milho, a perda dos telômeros pela quebra cromossômica resulta em cromossomos com extremidades pegajosas que podem se fundir produzindo cromossomos dicêntricos ou em anel.

Os índices meióticos para *C. papaya* e *V. monoica* foram de 94,84 e 77,57%, respectivamente (Tabela 1), indicando níveis de irregularidades meióticas relativamente altos para *V. monoica*. De acordo com Love (1951), plantas com índice meiótico de 90 a 100% podem ser consideradas estáveis citologicamente, enquanto que índice meiótico inferior a 90% indica que as plantas não são consideradas estáveis citologicamente e, provavelmente, apresentarão dificuldades em cruzamentos. Nas Figuras 1N e 1O, observam-se tétrades e uma tríade, respectivamente, em *C. papaya*, e apenas duas díades foram presentes em 150 células avaliadas. Em *V. monoica*, muitas irregularidades pós-meióticas foram observadas. Nas Figuras 2M e 2N, observa-se a presença de tétrade e políade, respectivamente, e na Figura 2O, observa-se mônades, díade e tríade.

A viabilidade polínica para *V. monoica*, foi de 70,93%, também uma viabilidade baixa, porém, esta parece não afetar a produção de frutos na espécie. Como discutido anteriormente, esta baixa viabilidade pode estar sendo causada pelas diversas irregularidades encontradas na meiose da espécie, como por exemplo, o atraso de cromossomos em anáfase I e II, a citomixia e, principalmente, a ocorrência de células com cromossomos pegajosos, que podem resultar em segregação irregular dos cromossomos, gerando, portanto, produtos meióticos irregulares, e, assim, grãos de pólen inviáveis. A espécie *C. papaya* apresentou uma viabilidade polínica alta, sendo esta de 96,0%, fato este já esperado, visto o seu alto índice meiótico. Bajpai e Singh (2006) encontraram resultados inferiores a 50% de viabilidade polínica em todas as cultivares comerciais de mamoeiro analisadas na estação do verão na Índia.

Os resultados acima citados podem sugerir que em *V. monoica*, os produtos pós-meióticos irregulares podem estar sendo produzidos a partir de células com cromossomos pegajosos e células apresentando segregação irregular dos cromossomos, visto que tal anomalia teve ocorrência muito maior em *V. monoica* do que em *C. papaya*, sendo que nesta última espécie citada foram obtidos valores baixos das anomalias citadas acima, e valores altos para o índice

meiótico e, conseqüentemente, de viabilidade polínica. A citomixia foi de baixa ocorrência em *V. monoica*, não parecendo, portanto, ser a principal causa de seu baixo índice meiótico. A presença de cromossomos retardatários em anáfase I e II foi registrada nas duas espécies, porém, apenas uma apresentou baixa viabilidade polínica. Portanto, esta irregularidade meiótica pode também não ter relação com o baixo índice meiótico em *V. monoica* e não influenciar na fertilidade da mesma, neste caso, proteínas responsáveis pelos “checkpoints” podem ter sido acionadas para correção do problema. Assim sendo, as anomalias observadas em *C. papaya* parecem ser de ocorrência normal na espécie, enquanto que em *V. monoica* tais anormalidades afetam diretamente a viabilidade polínica da espécie, sendo a ocorrência de cromossomos pegajosos e a segregação irregular dos cromossomos as principais causas do seu índice meiótico baixo e, conseqüentemente, de uma viabilidade polínica reduzida, principalmente quando comparado com *C. papaya*.

3.2.6. CONCLUSÕES

Este estudo confirmou que as espécies *C. papaya* e *V. monoica* são diplóides com $2n=2x=18$ cromossomos conforme a literatura reporta. A meiose é regular com pareamento normal dos cromossomos, não existindo, assim, cromossomos que, pelo menos, não deixam de parear completamente.

As duas espécies estudadas apresentaram cromossomos retardatários na anáfase I e II, porém a presença dessas irregularidades não teve conseqüências maiores para a forma cultivada, já que esta apresenta um índice meiótico e viabilidade polínica alta. Provavelmente mecanismos de reparo da divisão celular são ativados, resultando em uma divisão meiótica normal.

A ocorrência de cromossomos pegajosos (“sticky chromosomes”) em *V. monoica* pode ter gerado irregularidades na segregação dos mesmos, que podem ter sido a principal causa da alta observação de produtos meióticos irregulares e baixo índice meiótico e, conseqüentemente, uma baixa viabilidade polínica. Portanto, com base em seu índice meiótico, não se recomenda, até o presente

momento, a inclusão de *V. monoica* em programas de hibridação, por se tratar de uma espécie meioticamente instável, podendo, assim, gerar progênes desbalanceadas.

3.2.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acuizo, V. H. F.; Rojkind, M. C. (1987) Resistencia al vírus mancha anular del papaya e *Carica cauliflora*. *Ver. Mex. de Fitopat.*, 5: 61-62.

Alexander, M. P. (1969) Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Techn*, 44: 117-122p.

Badillo, V. M. (1993a) Caricaceae – Segundo Esquema. *Revista de la Facultad de Agronomia de la Univ. Central de Venezuela*. Maracay, p. 64.

Bajpai, A.; Singh, A. K. (2006) Meiotic Behavior of *Carica papaya* L.; Spontaneous chromosome instability and elimination in important cvs. in North Indian conditions. *Cytologia*, 71(2): 131-136.

Baptista-Giacomelli, F. R.; Pagliarini, M. S.; Almeida, J. L. de (2000) Elimination of micronuclei from microspores in a Brazilian oat (*Avena sativa* L.) variety. Short communication. *Genetics and Molecular Biology*, 23(3): 681-684.

Bishop, D. K.; Park, D.; Xu, L.; Kleckner, N. (1992) DMC1: A meiosis-specific yeast homolog of *E. coli* recA required for recombination, synaptonemal complex formation, and cell cycle progression. *Cell*, 69: 439-456.

Caetano-Pereira, C. M; Pagliarini, M. S. (1997) Cytomixis in maize microsporocytes. *Cytologia*, 62: 351-355.

Costa, A. de F. S. da; Pacova, B. E. V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: Martins, D. dos S.; Costa, A. de F. S. da (eds.) *A cultura do mamoeiro – Tecnologia de Produção*, INCAPER, Vitória, ES, p. 59-102.

Couteau, F.; Belzile, F.; Horlow, C.; Grandjean, O.; Vezon, D.; Doutriaux, M. P. (1999) Random chromosome segregation without meiotic arrest in both male and female meiocytes of a *dmc1* mutant of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 11: 1623-1634.

Darlington, C. D. (1958) *Evolution of genetic systems*. London: Oliver and Boyd.

Frankel, R.; Galun, E. (1977) *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. 281p.

Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoramento do mamão (*Carica papaya* L.). *Boletim de Agricultura*, 2ª ed., Belo Horizonte: MG, n. 5 e 6, 32p.

Hartl, D. L.; Jones, E. W. (1998) *Genetics: Principles and analyses*. 4th edition., Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts, 842p.

Heslop-Harrison, J. (1966) Cytoplasmic connections between Angiosperm Meiocytes. *Ann. Bot.*, 30: 592-600.

Hofmeyr, J. D. J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya*. *South African Journal of Science*, 35: 300-304.

Hofmeyr, J. D. J. (1967) Some genetic breeding aspects of *Carica papaya* L. *Agron. Trop.*, 17: 345-351.

Horner, H. T.; Palmer, R. G. (1995) Mechanisms of genic male sterility. *Crop Science*, 35(6): 1527-1535p.

Kaul, M. L. H. (1988) Male sterility in higher plants. *Mongr. Theor. Appl. Genet.*, Springer-Verlag, Berlin, n.10.

Kodoru, P. R. K.; Rao, M. K. (1981) Cytogenetics of synaptic mutants in higher plants. *Theor. Appl. Genet.*, 59: 197-214.

Lattoo, S. K.; Khan, S.; Bamotra, S.; Dhar, A. K. (2006) Cytomixis impairs meiosis and influences reproductive success in *Chlorophytum comosum* (Thunb) Jacq. – an additional strategy and possible implications. *J. Biosci.*, 31(5): 629-637.

Liu, Z.; Moore, P. H.; Ma, H.; Ackerman, C. M.; Ragiba, M.; Yu, Q.; Pearl, H. M.; Kim, M. S.; Charlton, J. W.; Stiles, J. I.; Zee, F. T.; Paterson, A. H.; Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature*, 427:22-26.

Love, R. M. (1951) Varietal differences in meiotic chromosomes behavior of Brazilian wheats. *Agronomy Journal*, 43: 72-76.

McClintock, B. (1951) Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harb. *Quant. Biol.*, 16: 13-47.

Magdalita, P. M.; Villegas, V. N.; Pimentel, R. B.; Bayot, R. G. (1988) Reaction of papaya (*Carica papaya*) and related species to ringspot virus. *J. Crop Sci.*, 13:129-132.

Micheletti de Zerpa, D. (1980) Comportamento meiotico de la descendencia hibrida producida al transferor el character bisexual de *C. pubescens* e *C. stipulata*. Ver. Fac. Agronomia, Maracay, Venezuela, 1-4: 5-47.

Ming, R.; Hou, S.; Feng, Y.; Yu, Q.; Dionne-Laporte, A.; Saw, J. H.; Senin, P.; Wang, W.; Ly, B. V.; Lewis, K. L. T.; Salzberg, S. L.; Feng, L.; Jones, M. R.; Skelton, R. L.; Murray, J. E.; Chen, C.; Qian, W.; Shen, J.; Du, P.; Eustice, M.; Tong, E.; Tang, H.; Lyons, E.; Paull, R. E.; Michael, T. P.; Wall, K.; Rice, D. W.; Albert, H.; Wang, M. L.; Zhu, Y. J.; Schatz, M.; Nagarajan, N.; Acob, R. A.; Guan, P.; Blas, A.; Wai, C. M.; Ackerman, C. M.; Ren, Y.; Liu, C.; Wang, J.; Wang, J.; Na, J. K.; Shakirov, E. V.; Haas, B.; Thimmapuram, J.; Nelson, D.; Wang, X.

Bowers, J. E.; Gschwend, A. R.; Delcher, A. L.; Singh, R.; Suzuki, J. Y.; Tripathi, S.; Neupane, K.; Wei, H.; Irikura, B.; Paidi, M.; Jiang, N.; Zhang, W.; Presting, G.; Windsor, A.; Navajas-Perez, R.; Torres, M. J.; Feltus, F. A.; Porter, B.; Li, Y.; Burroughs, A. M.; Luo, M. C.; Liu, L.; Christopher, D. A.; Mount, S. M.; Moore, P. H.; Sugimura, T.; Jiang, J.; Schuler, M. A.; Friedman, V.; Mitchell-Olds, T.; Shippen, E. E.; Pamphilis, C. W. de; Palmer, J. D.; Freeling, M.; Paterson, A. H.; Gonsalves, D.; Wang, L.; and Alam, M. (2008) The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452: 991-997.

Rees, H. (1961) Genotypic control of chromosome form and behaviour. *Bot. Rev.*, 27: 288-318.

Romanov, I. D.; Orlova, I. N. (1971) Cytomixis and its Consequences in Microsporocytes Triticale, *Genetika*, 7(12): 5-13.

Senda, T.; Hiraoka, Y.; Tominaga, T. (2005) Cytological affinities and interfertilities between *Lolium temulentum* and *L. persicum* (Poaceae) accessions. *Hereditas*, 142: 45-50.

Shkutina, F. M.; Kozlovskaya, V. F. (1974) Cytomixis in Meiosis in Some Grass Forms in Sybtribe Triticinae. *Genetika*, 10(5): 5-10.

Sidorchuk, Y. V.; Deineko, E. V.; Shunny, V. K. (2007) Peculiarities of Cytomixis in Pollen Mother Cells of Transgenic Tobacco Plants (*Nicotiniana tabacum* L.) with Mutant Phenotype. *Cell and Tissue Biology*, 1(6): 570-576.

Singh, R. J. (1993) *Plant cytogenetics*. CRC Press, Florida, p. 391.

Souza Júnior, M. T. (2000) Mamão transgênico: Uso da engenharia genética para obter resistência ao vírus da mancha anelar. *Biotecnologia Ciência e Desenvolvimento*, 2(13): 132-137.

Souza, M. M.; Pereira, T. N. S.; Costa, F. R.; Damasceno Junior, P. C.; Santos, L. M.; Viana, A. P.; Pereira, M. G. (2004) Genetic relationship between *Carica*

papaya and *C. monoica* by meiotic analysis. 3th International Symposium on Tropical and Subtropical Fruits. *Anais*. Fortaleza CE. p. 83.

Storey, W. B. (1953) *Genetics of the papaya*. *Journal of Heredity*, 44(2): 70-78.

3.3. DIVERGÊNCIA GENÉTICA ENTRE TRÊS ESPÉCIES DE CARICACEAE, VIA MARCADORES RAPD, COLETADAS EM DIFERENTES LOCAIS

3.3.1. RESUMO

As espécies *Vasconcellea monoica* e *Jacaratia spinosa* são germoplasmas silvestres pertencentes à família Caricaceae e são úteis em programas de melhoramento da espécie cultivada *Carica papaya*. O objetivo no presente trabalho foi estudar as relações genéticas entre e dentro das espécies citadas anteriormente, utilizando marcadores RAPD. Os genótipos foram coletados no Estado do Espírito Santo e Rio de Janeiro. De forma geral, as espécies foram bastante dissimilares. As espécies *V. monoica* e *J. spinosa* apresentaram maior similaridade (13,24% de bandas em comum). *C. papaya* foi mais similar com *J. spinosa* (11,76% de bandas em comum), portanto, sendo a espécie cultivada mais distante de *V. monoica* (10,29% de bandas em comum). *J. spinosa* apresentou ampla variabilidade genética em todos os pontos de coleta, enquanto *V. monoica* apresentou áreas com níveis de polimorfismo bastante distintos. *C. papaya* apresentou polimorfismo entre as três cultivares analisadas, e também dentro das linhagens Sunrise Solo e Formosa, fato este que indica que os alelos destas não estão ainda totalmente fixados.

3.3.2. ABSTRACT

Vasconcellea monoica and *Jacaratia spinosa* are wild germplasm and belong to Caricaceae family. They can be useful in breeding programs of the cultivated species, *Carica papaya*. The goal of this work was to study the genetic relationships among and within these species, using RAPD markers. The genotypes were collected at Espírito Santo and Rio de Janeiro states. In general, the species were very dissimilar. *V. monoica* and *J. spinosa* showed the highest similarity (13.24% of common bands). *C. papaya* was closer to *J. spinosa* (11.76% of common bands) than to *V. monoica* (10.29% of common bands). *J. spinosa* showed a large variability in all collection areas while *V. monoica* showed areas with distinct polymorphism levels. It was found polymorphism among the three cultivars of *C. papaya* and within Sunrise Solo and Formosa inbred lines, indicating their alleles are not totally fixed.

3.3.3. INTRODUÇÃO

A família Caricaceae compreende 6 gêneros (Badillo, 2000), quais sejam, *Cylicomorpha*, representado por espécies originárias da África Equatorial, *Jarilla* e *Horovitzia*, com espécies restritas à América Central, e *Jacaratia*, *Vasconcellea* e *Carica*, com espécies predominantes da América do Sul e América Central (Badillo, 1993b e 2000). O gênero *Carica* corresponde apenas à espécie cultivada, *C. papaya* (Badillo, 2000). A importância econômica da família Caricaceae reside grandemente na produção de frutos por parte de sua principal espécie, *C. papaya*, amplamente cultivada na região dos trópicos (Heywood, 1985), tendo o Brasil como o maior produtor mundial, alcançando 1.898.000 toneladas no ano de 2007, e uma área plantada de 36.700 hectares (FAO, 2008).

Os melhoristas de mamoeiro (*Carica papaya* L.) têm enfrentado problemas com diversas doenças, especialmente o mosaico do mamoeiro, causado pelo vírus *Papaya Ringspot Virus* (PRSV), bem como a baixa qualidade da textura de casca do fruto na maioria das cultivares de importância comercial. Dessa forma, a utilização de espécies silvestres no melhoramento do mamoeiro se faz altamente importante, visando à ampliação da base genética da espécie cultivada (*C. papaya*), sendo esta conhecidamente estreita (Couto e Nacif, 1999). As espécies *Vasconcellea monoica* e *Jacaratia spinosa* produzem frutos com textura lisa de casca e uma conhecida resistência ao vírus do mosaico do mamoeiro (PRSV), respectivamente. De acordo com Costa e Pacova (2003), o mercado consumidor tem preferência por frutos de casca lisa e sem manchas.

A transferência de genes de espécies silvestres e/ou gêneros relacionados para espécies cultivadas, via hibridação, é de grande interesse para a combinação do potencial genético das espécies, além de possibilitar a introgressão de novos genes de interesse em variedades cultivadas. Entretanto, para que a hibridação interespecífica e/ou intergenérica seja bem sucedida, é necessário que se conheça as relações genéticas entre as diferentes espécies que serão utilizadas no programa de melhoramento.

Para acessar as relações genéticas intergenéricas e intra-específicas, envolvendo as espécies *C. papaya*, *V. monoica* e *J. spinosa*, os marcadores RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) podem ser seguramente utilizados, pois além de cobrir todo o genoma (Saxena, 2005), se aplicam bem as espécies ainda com altos níveis de heterozigose, como é o caso dos genótipos silvestres de *V. monoica* e *J. spinosa*.

Além de estudos relacionados à diversidade e distância genética (Ferreira e Grattapaglia, 1998), pode-se citar algumas importantes aplicações envolvendo os marcadores RAPD, como por exemplo, identificação da origem parental em *Solanum* (Waugh et al., 1992), identificação de cultivares de brássicas (Hu e Quiros, 1991) e clones de cacau (Wilde et al., 1992), construções de mapas genéticos (Ferreira e Grattapaglia, 1998), entre outras. Silva et al. (2007b) utilizaram com sucesso os marcadores RAPD para monitorar o avanço de gerações de autofecundação no progenitor Formosa do híbrido Uenf/Caliman 01. Vale dizer que outras classes de marcadores moleculares também vêm sendo utilizadas no estudo filogenético entre espécies de *Caricaceae* e entre genótipos

de *C. papaya*, como por exemplo, AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) (Kim et al., 2002), microssatélites (SSR - Simple Sequence Repeat) (Eustice et al., 2008; Ramos, 2007), RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) (Aradhya et al., 1999) e, mais recentemente, ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) (Costa, 2008).

Com base na importância da utilização de germoplasmas silvestres no melhoramento genético do mamoeiro, objetivou-se, nesta pesquisa, estudar a divergência genética intergenérica e intra-específica via marcadores RAPD, entre as espécies *C. papaya*, *V. monoica* e *J. spinosa*, coletadas em diferentes locais.

3.3.4. MATERIAL E MÉTODOS

3.3.4.1. Material vegetal e locais de coleta

Foram coletadas folhas de *Carica papaya*, *Vasconcellea monoica* e *Jacaratia spinosa*, espécies estas pertencentes à família Caricaceae. Os locais de coleta foram definidos conforme conhecimento prévio da ocorrência das espécies nos locais. O tamanho da amostra foi conforme o número de plantas encontradas em cada local, exceto para a espécie *Carica papaya* e *Vasconcellea monoica* em Linhares/ES.

A Figura abaixo indica a posição dos municípios nos Estados do Espírito Santo (ES) e Rio de Janeiro (RJ) onde os germoplasmas foram coletados:



No Quadro 1 estão descritas as principais informações sobre as espécies utilizadas no presente trabalho, bem como informações referentes aos locais de coleta e o número de plantas coletadas para cada espécie e local.

Quadro 1 – Descrição sucinta das espécies de Caricáceas utilizadas no presente trabalho e seus respectivos locais de coleta, distribuídos nos Estados do Espírito Santo (ES) e Rio de Janeiro (RJ), e número de plantas coletadas por local.

| Espécie | Genótipo | Reprodução | Importância para o melhoramento | Locais de coleta (município/Estado) | Altitude | n° de plantas |
|-------------------|------------------|--------------|--|-------------------------------------|--------------|---------------|
| <i>C. papaya</i> | Sunrise Solo(SS) | Hermafrodita | Alimento | Linhares/ES | Nível do mar | 3 |
| | Formosa | | | Linhares/ES | Nível do mar | 2 |
| | Híbrido UC | | | Linhares/ES | Nível do mar | 3 |
| <i>V. monoica</i> | Silvestre | Monóico | Textura lisa de casca do fruto | Linhares/ES | Nível do mar | 5 |
| | | | | Castelo/ES | 600 m | 5 |
| | | | | S.M.Madalena/RJ | 700 m | 3 |
| | | | | S.do Caparaó/ES | 950 m | 6 |
| <i>J. spinosa</i> | Silvestre | Dióico | Resistência ao vírus do mosaico (PRSV) | Linhares/ES | Nível do mar | 2 |
| | | | | Castelo/ES | 800 m | 6 |
| | | | | S.M.Madalena/RJ | 400 m | 5 |
| | | | | C. do Castelo/ES | 700 m | 3 |

3.3.4.2. Extração do DNA genômico

Folhas jovens foram coletadas em nitrogênio líquido e levadas para o Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal no Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, em Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro, onde foi extraído o DNA genômico. O protocolo de extração foi conforme Doyle e Doyle (1987), assim, cerca de 200 a 300 mg de folha congelada foram pesadas e depois maceradas em nitrogênio líquido. O pó gerado pela maceração foi transferido para microtubos *ependorf* (1,5 ml) congelados, devidamente identificados. Adicionou-se 1.000 µl de tampão de extração aos tubos com as amostras, a seguir, o preparado foi incubado em banho-maria a 65°C por 40 minutos. Após a incubação, os tubos foram resfriados a temperatura ambiente e, em seguida, centrifugados por aproximadamente 5 minutos a 14.000 rpm. No passo seguinte, o sobrenadante foi transferido para novos tubos também identificados. Ao sobrenadante foram adicionados 800 µl de clorofórmio-álcool isoamílico (24:1), agitando o tubo, com suaves inversões, por aproximadamente 10 minutos, até a solução atingir uma coloração turva. Em

seguida, a solução foi novamente centrifugada, como citado anteriormente. Transferiu-se a solução aquosa localizada na parte superior do tubo para um outro tubo devidamente identificado. Foram adicionados 650 μ l de clorofórmio-álcool isoamílico (24:1) ao sobrenadante e os tubos foram novamente agitados e centrifugados, como citado anteriormente. A fase aquosa foi novamente transferida para um novo tubo e adicionou-se 2/3 do volume de isopropanol gelado. Os tubos foram invertidos algumas vezes e incubados a -20°C por 2,5 horas. Em seguida, a solução foi centrifugada por 10 minutos a 14.000 rpm. Após removido o sobrenadante, o precipitado de coloração branca, formado no fundo do tubo, foi lavado duas vezes em etanol 70%, com o objetivo de se retirar o sal presente neste, e, em seguida, lavado com etanol 95%. Após tal procedimento, o precipitado foi secado à temperatura ambiente por 20 minutos.

O precipitado obtido foi ressuscitado em 200 μ l de TE (10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA, pH 8,0) contendo *RNAse* na concentração final de 40 $\mu\text{g/ml}$. A solução foi incubada em banho-maria a 37°C por 30 minutos, com o objetivo de ressuscitar todo o DNA. A seguir foram adicionados NaCl a 5M na proporção de 1:10 (NaCl : DNA ressuscitado) e, em seguida, adicionou-se 2/3 do volume de isopropanol gelado com o objetivo de precipitar o DNA novamente. Os tubos com a solução foram incubados em geladeira a uma temperatura de 4°C , durante a noite. O precipitado de coloração branca foi novamente lavado em etanol 70% após retirada do sobrenadante e, a seguir, lavado em etanol 90%, e seco em temperatura ambiente por 20 minutos. Em seguida, o precipitado final de cada amostra foi ressuscitado em 200 μ l de TE e armazenado em microtubos *ependorf* (1,5 ml) acondicionados em *freezer*.

3.3.4.3. Quantificação do DNA

As concentrações de DNA nas amostras foram estimadas por meio de análise digital de imagens, utilizando-se o programa GelQuant.

3.3.4.4. Reação de polimerase em cadeia (*Polymerase chain reaction* – PCR)

As reações de amplificação foram realizadas conforme Williams et al. (1990), modificadas, em volume final de 25 μ l, contendo reagentes nas seguintes concentrações: 10 mmol L^{-1} Tris-HCl, pH 8,3; 50 mmol L^{-1} KCl; 2,4 mmol L^{-1} MgCl_2 ; 100 μM dATP, dCTP e dTTP; 0,3 μM de primer; 20 ng de DNA genômico e

uma unidade de Taq DNA polimerase (Pharmacia Biotech, EUA). Foi utilizado um termociclador PCR System 9.700, programado para 95°C por 1 minuto, seguido de 45 ciclos de 1 minuto a 94°C, 1 minuto a 36°C e 2 minutos a 72°C, e um passo final para extensão de 7 minutos a 72°C, utilizando o modo de transição de temperatura mais rápida disponível (1°C/segundo).

Com base em resultados anteriores (Vitória et al., 2004) e triagem de *primers*, foram selecionados 15 *primers*: OPO15, OPO10, OPAH18, OPAI03, OPAG11, OPAH14, OPD20, OPS12, OPB02, OPF12, OPG10, OPN09, OPE06, OPAA17 e OPAB11.

Os produtos amplificados (bandas) foram analisados por eletroforese em gel de agarose a 1,2% e visualizados após coloração com brometo de etídio. Os perfis RAPD de cada espécie foram obtidos pela presença ou ausência de bandas de alta intensidade. Toda a fotodocumentação dos géis foi realizada utilizando-se o equipamento MiniBis Pro e as imagens dos géis foram capturadas no programa GelCapture.

3.3.4.5. Análise estatística

A análise estatística de dissimilaridade genética entre as espécies foi estimada utilizando-se o complemento aritmético (1-C) de Jaccard, e a análise de agrupamento foi realizada através do método UPGMA. Estas estimativas foram baseadas no polimorfismo de marcadores RAPD, computados como presença e ausência de bandas. A variabilidade genética das espécies utilizadas foi evidenciada pelos fragmentos RAPD polimórficos entre as espécies. Os dados foram analisados utilizando-se o programa computacional GENES (Cruz, 2001).

3.3.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Com base nos resultados obtidos (Tabela 1 e Figura 1), nota-se grande diversidade genética entre as espécies de Caricaceae estudadas. Com a utilização de 15 *primers*, foram amplificados 136 fragmentos *RAPD*, destes,

apenas seis foram monomórficos entre as três espécies, correspondendo a um percentual de 4,41% do total de fragmentos amplificados (Tabela 1).

Tabela 1 – Número total e porcentagem de marcas RAPD presentes dentro das espécies *Carica papaya*, *Vasconcellea monoica* e *Jacaratia spinosa* e número e porcentagem de marcas RAPD em comum entre as espécies.

| Espécies | Nº de marcas | Nº de marcas (%) |
|--|--------------|------------------|
| <i>C. papaya</i> | 29 | 21,32 |
| <i>V. monoica</i> | 18 | 13,24 |
| <i>J. spinosa</i> | 35 | 25,74 |
| <i>C. papaya/ V. monoica</i> | 14 | 10,29 |
| <i>C. papaya/ J. spinosa</i> | 16 | 11,76 |
| <i>V. monoica /J. spinosa</i> | 18 | 13,24 |
| <i>C. papaya/ V. monoica/ J. spinosa</i> | *6 | *4,41 |
| Total de marcas | 136 | 100 |

*Bandas monomórficas.

Observou-se, no presente trabalho, a formação de dois grupos no dendrograma (Figura 1), um reunindo as espécies *V. monoica* e *J. spinosa*, e outro grupo apenas com *C. papaya*. Porém, procedendo-se um corte em qualquer posição entre os valores 25 e 90 no dendrograma, nota-se o surgimento de três grupos distintos, nos quais correspondem às três espécies aqui estudadas.

Conforme apresentado na Tabela 1 e na Figura 1, observa-se que a espécie *J. spinosa* apresentou-se ligeiramente mais similar com *V. monoica* do que com *C. papaya*, sendo 13,24% das marcas totais em comum, e esta última espécie foi mais próxima geneticamente de *J. spinosa* do que com *V. monoica*, apresentando 11,76% do total de marcas em comum. De uma forma geral, as espécies foram muito distantes geneticamente. De acordo com Kim et al. (2002), a espécie *C. papaya* compartilhou o mínimo de similaridade genética (0,432) com outras seis espécies da família Caricaceae, são elas: *V. goudatiana*, *V. horovitziana*, *V. stipulata*, *V. parviflora*, *V. cundinamarcensis* e *V. monoica*, e a similaridade entre estas espécies foi de 0,729. Com base em tais resultados, Kim et al. (2002) concluíram que a espécie *C. papaya* divergiu do restante das espécies de *Vasconcellea* em estádios precoces da evolução do gênero. Costa

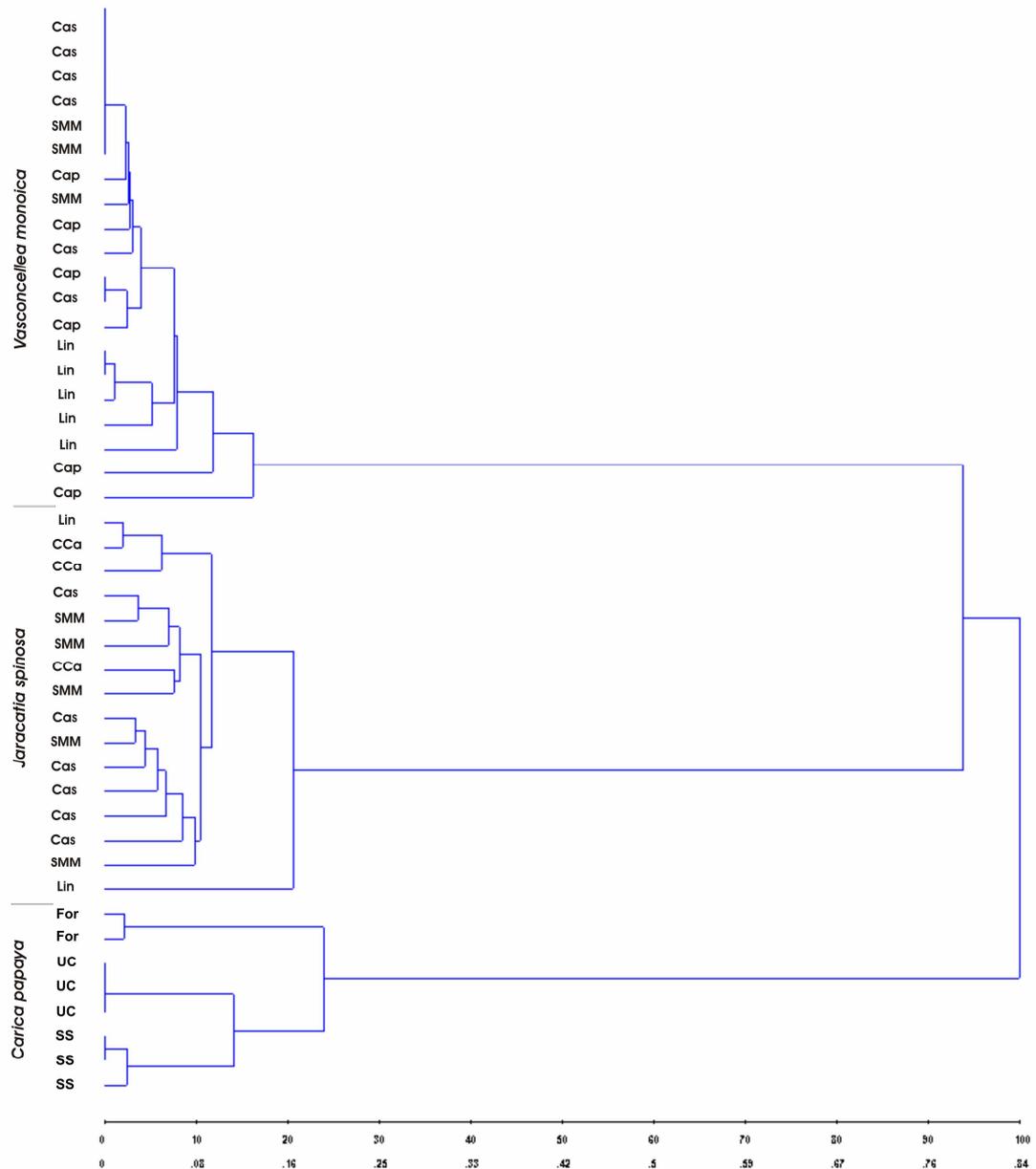


Figura 1 – Dendrograma representando a divergência genética analisada, via método de agrupamento UPGMA, entre e dentro de *Carica papaya*, *Vasconcellea monoica* e *Jacaratia spinosa*, coletadas nas regiões de Santa Maria Madalena (SMM), no Rio de Janeiro, Castelo (Cas), Serra do Caparaó (Cap), Linhares (Lin) e Conceição do Castelo (CCa), no Espírito Santo.

(2008), trabalhando com as espécies *C. papaya*, *J. spinosa*, *V. monoica* e *V. quercifolia*, utilizando marcadores ISSR, encontrou um alto número de bandas polimórficas e, constatou que *C. papaya* formou um grupo distinto das demais espécies. Aradhya et al. (1999), trabalhando com RFLP, em regiões intergênicas

de *cpDNA*, concluíram que as espécies de *Vasconcellea spp.* compartilharam maior similaridade com *Jacaratia* do que com *C. papaya*, assim sendo, tal similaridade entre *Vasconcellea spp.* e *Jacaratia*, ratifica a hipótese de que a espécie *C. papaya* tenha divergido mais cedo de todas as demais espécies da família Caricaceae.

Portanto, os resultados relacionados à divergência genética entre as espécies estudadas no presente trabalho estão de acordo com os resultados encontrados na literatura disponível para a família Caricaceae. Conforme Saxena et al. (2005), o método RAPD, apesar de apresentar uma baixa estringência e problemas quanto a sua reprodutibilidade, é uma técnica que tem sido amplamente aplicada a um grande número de espécies vegetais com o objetivo de se estudar a divergência genética. Como já mencionado anteriormente, no presente caso, os resultados obtidos com os marcadores RAPD apresentaram alta correlação com os resultados descritos na literatura. Apenas os resultados relatados por Van Droogenbroeck et al. (2004), trabalhando com variação a partir de DNA mitocondrial, consideraram apenas dois grupos dentro da família Caricaceae, o primeiro compreendendo somente espécies de *Vasconcellea*, e o segundo, algumas espécies do gênero *Vasconcellea* juntamente com genótipos de *Carica*, *Cylicomorpha* e *Jacaratia*.

Considerando a divergência genética dentro das espécies, observa-se, conforme os dados apresentados na Figura 1, que *C. papaya* apresentou polimorfismo entre as três cultivares analisadas e também dentro de Sunrise Solo (SS) e dentro de Formosa houve polimorfismo, sendo que, pelo fato destas duas cultivares se tratarem de linhas puras, tal resultado não seria esperado. Em relação a cultivar UC, o polimorfismo foi zero, resultado este esperado por se tratar de um híbrido F_1 . Trabalhos realizados por Kim et al. (2002), utilizando marcadores AFLP, sugeriram limitada variação genética dentro da espécie de *C. papaya*; com uma média de 0,880 de similaridade entre 63 acessos da espécie citada. De acordo com Eustice et al. (2008), os marcadores microssatélites se constituem em uma importante ferramenta quando se deseja obter bandas polimórficas em genótipos proximamente relacionados, como é o caso das cultivares de *C. papaya*. Estes mesmos autores, trabalhando com microssatélites produzidos a partir de BAC's e seqüências complementares, encontraram níveis altos de polimorfismo para a maioria dos acessos de mamoeiro estudados.

Ramos (2007) relata também a eficiência da utilização de marcadores microssatélites para se conhecer o nível de homozigose em populações de *C. papaya*.

As espécies *V. monoica* e *J. spinosa* formaram pequenos grupos internos. As plantas de *V. monoica* coletadas nas regiões de Castelo/ES e Santa Maria Madalena/RJ apresentaram baixa variabilidade, seguidas pela região de Linhares/ES e Serra do Caparaó/ES, sendo que esta última foi a região que apresentou genótipos mais polimórficos. Em *J. spinosa*, todas as regiões de coleta apresentaram plantas altamente polimórficas.

A Figura 2 demonstra bandas polimórficas entre e dentro das espécies *C. papaya*, *J. spinosa* e *V. monoica* em gel RAPD utilizando o *primer* AB11.

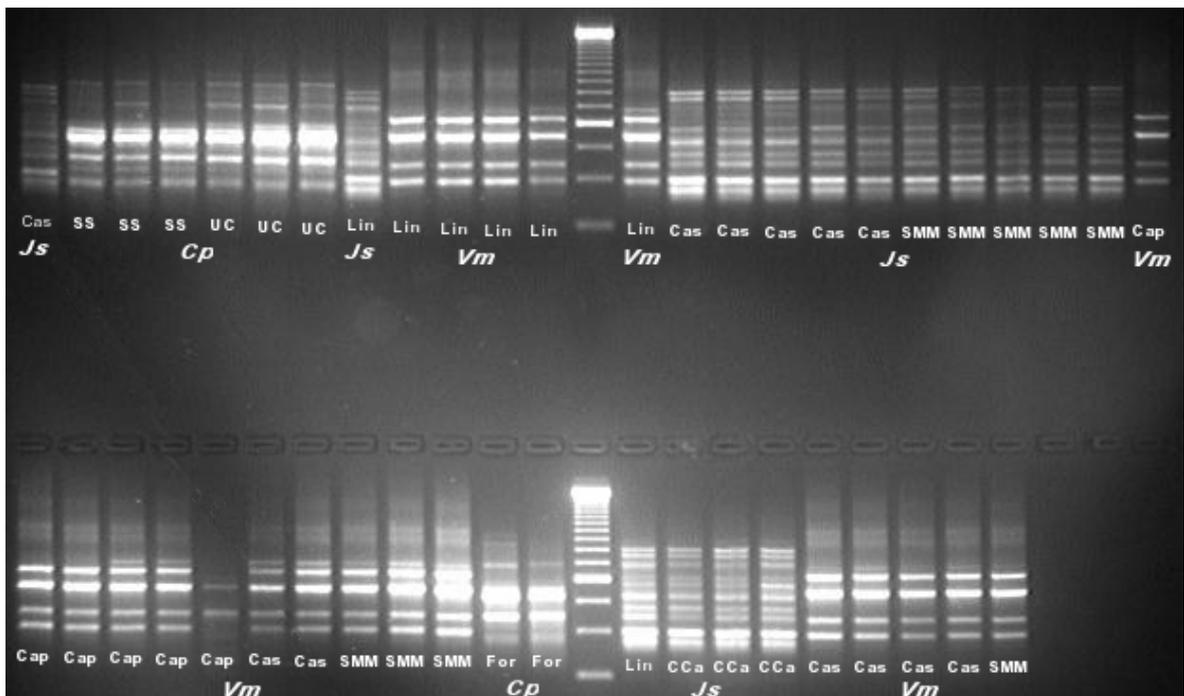


Figura 2 – Gel RAPD demonstrando bandas polimórficas entre e dentro das espécies (código com duas letras) *Carica papaya* (*Cp*), *Jacaratia spinosa* (*Js*) e *Vasconcellea monoica* (*Vm*) coletadas em diferentes regiões (código com três letras): Santa Maria Madalena (SMM), no Rio de Janeiro, Castelo (Cas), Serra do Caparaó (Cap), Linhares (Lin) e Conceição do Castelo (CCa), no Espírito Santo. Utilizou-se o *primer* AB11.

Além de uma amostragem reduzida de plantas, devido a baixa ocorrência no local e a dificuldade de acesso às plantas, como na Serra do Caparaó, a

característica do local pode também ter influenciado nos resultados referentes ao polimorfismo aqui encontrados, principalmente para a espécie *V. monoica*. A coleta de germoplasma desta espécie na Serra do Caparaó no Estado do Espírito Santo foi realizada em um ambiente de floresta ombrófila densa (IPEMA, 2005), que foi considerado pelo IBGE (1987) como um local de refúgio ecológico, portanto, uma região adequada a manutenção da diversidade genética da espécie. Porém, as coletas realizadas em Santa Maria Madalena, no Estado do Rio de Janeiro, foram em ambientes próximos a mata, e Castelo, no Espírito Santo, em local urbano, e Linhares, também no Estado do Espírito Santo, em uma área de cultivo experimental da espécie, assim sendo, já se esperava menores polimorfismos nestes locais, quando comparados com a Serra do Caparaó, local de ocorrência natural da espécie, portanto, mantenedor de ampla diversidade genética. Considerando a espécie *J. spinosa*, todas as coletas foram realizadas em matas, ou fragmentos de mata, como em Linhares no Estado do Espírito Santo, e aliado ao modo de reprodução da espécie, alógamo, também já se esperava uma ocorrência maior de polimorfismo entre as plantas desta espécie, quando comparado com *V. monoica*.

O maior polimorfismo foi apresentado por *J. spinosa*, seguido por *V. monoica* e depois por *C. papaya*, esta última considerando o polimorfismo apenas dentro de cultivar. Tais resultados foram esperados, visto que estas espécies são dióica (Baker, 1976), monóica e hermafrodita (Badillo, 1971), respectivamente.

3.3.6. CONCLUSÃO

A espécie *J. spinosa* é mais próxima geneticamente de *V. monoica* do que de *C. papaya*, e esta, por sua vez, é mais próxima geneticamente de *J. spinosa* do que com *V. monoica*.

As linhas puras Formosa e Sunrise Solo (SS), pertencentes à espécie *C. papaya*, apresentaram certo grau de polimorfismo, indicando que tais linhagens não estão com os alelos totalmente fixados.

A espécie *J. spinosa* apresentou ampla diversidade genética em todos os locais de coleta, enquanto que *V. monoica* apresentou níveis distintos de polimorfismo entre os locais, sendo a Serra do Caparaó, no Estado do Espírito Santo, o local de maior diversidade genética para esta espécie.

3.3.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aradhya, M. K.; Manshardt, R. M.; Zee, F.; Morden, C. W. (1999) A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a cpDNA intergenic spacer region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 46: 579-586.

Badillo, V. M. (1971) *Monografía de la familia Caricaceae*. Maracay, Venezuela: Editorial Nuestra América C. A., 221p.

Badillo, V. M. (1993b) Caricaceae. Publicada por la Asociación de Profesores Alcance 43, Universidade Central de Venezuela, Maracay, 111p.

Badillo, V. M. (2000) *Carica* L. vs. *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae): con la rehabilitación de este último. *Ernstia*, 10:74-79.

Baker, H. G. (1976) "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.) *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. Academic Press, London.

Costa, A. de F. S. da; Pacova, B. E. V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: Martins, D. dos S.; Costa, A. de F. S. da (eds.) *A cultura do mamoeiro – Tecnologia de Produção*, INCAPER, Vitória, ES, p. 59-102.

Costa, F. R. (2008) Estudo das relações genômicas em espécies de Caricaceae com base em marcadores citomoleculares. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 82p.

Couto, F. A. D.; Nacif, S. R. (1999) Hibridação em mamão. *In: Borém, A. (org.) Hibridação artificial de plantas*. Viçosa, MG: UFV, 307-329.

Cruz, C. D. (2001) *Programa GENES, Aplicativo Computacional em Genética e Estatística*. Viçosa, MG: UFV, 648p.

Doyle, J. J.; Doyle, J. L. (1987) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12: 13-15.

Eustice, M.; Yu, Q.; Lai, C. W.; Hou, S.; Thimmapuram, J.; Liu, L.; Alam, M.; Moore, P. H.; Presting, G. G.; Ming, R. (2008) Development and application of microsatellite markers for genomic analysis of papaya. *Tree Genetics & Genomes*, 4:333-341.

FAO. Papaya production and harvested area. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/>>. Acesso em: 08 de setembro de 2008.

Ferreira, M. E; Grattapaglia, D. (1998) *Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética*. 3ª ed., Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 220p.

Heywood, V. H. (1985) *Flowering plants of the world*. Croon. Helm, London.

Hu, J.; Quiros, C. F. (1991) Identification of broccoli and cauliflower cultivars with RAPD markers. *Plant Cell Rep.*, 10: 505-511.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1987) Projeto RADAM. Folha SE 24 Rio Doce. Rio de Janeiro, vol. 34: 540 p.

IPEMA – Instituto de Pesquisas da Mata Atlântica (2005) Conservação da Mata Atlântica no Estado do Espírito Santo: cobertura florestal e unidades de conservação. Vitória, ES: IPEMA, 152 p.

Kim, M. S.; Moore, P. H.; Zee, F.; Fitch, M. M. M.; Steiger, D. L.; Manshardt, R. M.; Paull, R. E.; Drew, R. A.; Sekioka, T.; Ming, R. (2002) Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome*, 45: 503-512.

Ramos, H. C. C. (2007) Melhoramento populacional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) assistido por marcadores microssatélites. *Dissertação de mestrado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ, 136p.

Saxena, S.; Chandra, R.; Srivastava, A. P.; Mishra, M.; Pathak, R. K.; Ranade, S. A. (2005) Analysis of genetic diversity among papaya cultivars using Single Primer Amplification Reaction (SPAR) methods. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 80(3): 291-296.

Silva, F. F. da; Pereira, M. G.; Damasceno Junior, P. C.; Daher, R. F.; Pereira, T. N. S.; Souza Filho, G. A.; Viana, A. P.; Ferregueti, G. A. (2007b) Monitoring of the genetic variability in papaya parent ‘Formosa’ of ‘UENF/Caliman 01’ hybrid via RAPD. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 7: 36-42.

Van Droogenbroeck, B.; Kyndt, T.; Maertens, I.; Romeijn-Peeters, E.; Scheldeman, X.; Romero-Motochi, J. P.; Van Damme, P.; Goetghebeur, P.; Gheysen, G. (2004) Phylogenetic analysis of the highland papayas (*Vasconcellea*) and allied genera (Caricaceae) using PCR-RFLP. *Theor. Appl. Genet.*, 108: 1473-1486.

Vitória, A. P.; Souza Filho, G. A.; Bressan-Smith, R. E.; Pinto, F. O.; Paiva, L. B.; Guimarães, O. S.; Oliveira, M. P. A.; Daher, R. F.; Pereira, M. G. (2004) DNA fingerprint of *Carica papaya* L. Genotypes by RAPD markers. *Journal of New Seeds*, 61: 51-65.

Waugh, R.; Baird, E.; Powell, W. (1992) The use of RAPD markers for the detection of gene introgression in potato. *Plant Cell Rep.*, 11: 466-469.

Wilde, J.; Waugh, R.; Powel, W. (1992) Genetic fingerprinting of Theobroma clones using randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.*, 83:871-877.

Williams, J. G. K.; Kubelik, A. R.; Livak, K. J.; Rafalski, J. A.; Tingey, S. V. (1990) DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.* 18: 6531-6535.

3.4. ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM MAMOEIRO (*Carica papaya* L.) QUANTO ÀS ANOMALIAS FLORAIS

3.4.1. RESUMO

Alterações florais em mamoeiro (*Carica papaya* L.), que resultam em deformações nos frutos e na redução da produtividade, são comuns em determinadas épocas do ano. Objetivou-se determinar a suscetibilidade, quanto à esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria, em março e julho de 2007, de 23 linhagens e 22 híbridos envolvendo linhagens Solo e Formosa, localizadas em uma Coleção de Germoplasma em Linhares/ES. Contou-se o número de frutos carpelóides (NFC) e pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), o somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e foi medido o comprimento do pescoço em centímetros (CPE). Não houve interação significativa para NFP nas linhagens e híbridos, e CPE neste último. Coeficientes de determinação genotípicos foram relativamente altos, exceto para as variáveis com interação genótipo x época não significativa. No geral, o NFC é sazonal apenas nas linhagens e esta variável se intensifica nas épocas mais frias, e o NSF, nas épocas mais quentes. Das variáveis analisadas, a esterilidade de verão (NSF e CPE) foi a que mais contribuiu para redução da produção de frutos no mamoeiro, portanto se faz prioritária sua redução em programas de melhoramento. As linhagens Costa Rica, SS (prog. Tainung), Diva, Sunrise Solo, Caliman SG, Baixinho de Santa Amália, Caliman M5, Triwan Et e Caliman G apresentaram níveis reduzidos de

esterilidade de verão. Apenas as duas primeiras linhagens citadas anteriormente apresentaram também médias reduzidas, para a mesma característica, quando envolvidas em cruzamento, porém, no geral, o comportamento das linhagens “per se” é distinto destas em cruzamento.

3.4.2. ABSTRACT

Floral changes in papaya (*Carica papaya* L.) that result in fruit deformations and yield decrease are usual in some seasons during the year. The objective of this work was to determine the susceptibility of 23 papaya inbred lines and 22 papaya hybrids, obtained by crosses between Solo and Formosa lines, to summer sterility, carpelody and pentandria. These accessions belong to a germplasm collection in Linhares/ES and they were evaluated in March and July, 2007. The characteristics: number of carpelody fruits (NCF), number of pentandric fruits (NPF), number of nodes lacking fruits (NLF), NCF + NPF + NLF (SOM) and neck length (NLE) were evaluated. The interaction was no significant to NPF in both inbred lines and hybrids, and to NLE, in hybrids. The genotypic determination coefficients were relatively high, except to the variables with no significant genotype-season interaction. In general, NCF is seasonal only in inbred lines; this variable is intensified during cold periods while NLF is intensified during warm periods. Summer sterility (NLF and NLE) was the variable that more contributed to papaya yield decrease. Thus, it is essential to reduce its influence in breeding programs. Costa Rica, SS (prog. Tainung), Diva, Sunrise Solo, Caliman SG, Baixinho de Santa Amália, Caliman M5, Triwan Et and Caliman G inbred lines showed low levels of summer sterility. Only the first two lines showed reduced means to this trait when involved in crosses, although the lines behavior per se is distinct from their behavior when in crosses.

3.4.3. INTRODUÇÃO

A produção do mamoeiro é sazonal (Marin e Silva, 1996), ou seja, efeitos ambientais interferem em fatores genéticos, afetando a produtividade. De acordo com Arkle Jr. e Nakasone (1984), conforme, principalmente, as condições ambientais, a flor hermafrodita do mamoeiro pode sofrer algumas variações. Tal sazonalidade na produção de flores e frutos contribui muito na oscilação do preço do mamão no mercado, sendo que a alta no preço do fruto é decorrência da incidência do “pescoço” ou esterilidade de verão, que provoca a redução da produção de frutos nas plantas. De acordo com Giacometti e Mundin (1953), Braun (1960) e Damasceno Junior et al. (2008), a esterilidade de verão, apesar da complexidade na sua expressão, se constitui em objetivo prioritário nos programas de melhoramento.

A chamada esterilidade de verão, refere-se à supressão do desenvolvimento do ovário em flores hermafroditas, tornando-a essencialmente masculina (Awada, 1958; Couto e Nacif, 1999; Storey, 1941), ocasionando, assim, a não formação de frutos a partir das flores afetadas. Conforme Silva et al. (2007a), Damasceno Junior et al. (2008), Couto e Nacif (1999) e Arkle Jr. e Nakasone (1984), a ocorrência da esterilidade de verão se dá nas épocas mais quentes do ano, e seu reflexo na colheita dos frutos se dá alguns meses depois, variando assim, com as condições ambientais, como por exemplo, segundo Arkle Jr. e Nakasone (1984), altas temperaturas, baixo níveis de nitrogênio e estresse provocado pela escassez de água.

Alterações na forma dos frutos são bastantes presentes no mamoeiro, estas são provocadas por deformações florais, como a carpeloidia dos estames e a pentandria. A carpeloidia dos estames é a transformação dos estames florais em carpelos, ou seja, estes são totalmente conectados a parede do ovário da flor, tornando-se em alguns casos indistinguíveis entre estames e carpelos. Esta anomalia floral pode variar em grau, assim sendo, tendo a flor do mamoeiro 10 estames, a adesão destes à parede do ovário pode variar em número de 1 a 10, porém, em todos os casos, tal adesão causa deformação nos frutos formados, fazendo com que estes estejam fora do padrão de comercialização (Arkel Jr e Nakasone, 1984; Couto e Nacif, 1999; Marin e Gomes, 1986). Conforme Arkel Jr

e Nakasone (1984), a carpeloidia dos estames pode ser desencadeada por fatores ambientais como a alta umidade do solo e umidade relativa do ar elevada, além de altos níveis de nitrogênio. Outra anomalia floral é a pentandria, que se constitui na redução do número de estames, de 10 para 5, onde estes sulcam de forma pronunciada a parede do ovário da flor, deformando, assim, os frutos produzidos, tornando-os impróprios para a comercialização (Couto e Nacif, 1999; Marin e Gomes, 1986).

Os plantios comerciais de mamoeiro são do tipo ginóico-andromonóico, ou seja, nestes estão presentes plantas femininas e hermafroditas, sendo estas últimas observadas nos plantios definitivos, visto que somente este tipo sexual produz frutos no padrão comercial. De acordo com Nakasone (1980), as plantas hermafroditas são altamente suscetíveis a variações mínimas no ambiente, o que pode tornar a incidência da carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão um sério problema na cultura, afetando significativamente a produção.

Segundo Ruggiero (1988), o germoplasma utilizado em trabalhos de melhoramento genético no mamoeiro deve ser livre de manifestações de carpeloidia e esterilidade feminina (esterilidade de verão). Daí a importância de se avaliar uma coleção de germoplasma quanto aos caracteres reprodutivos importantes no mamoeiro. O objetivo no presente trabalho foi avaliar linhagens e híbridos quanto às alterações florais de ocorrência comum no mamoeiro *Carica papaya*, presentes na Coleção de Germoplasma da UENF em parceria com a Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES, e estimar alguns parâmetros genéticos importantes no entendimento da carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão.

3.4.4. MATERIAL E MÉTODOS

3.4.4.1. Local do experimento

Plantas das linhagens Solo e Formosa (experimento 1) e híbridos (experimento 2) de *C. papaya*, plantadas em meados do mês de abril de 2006, foram avaliadas em duas épocas distintas, no final de março e no início de julho

de 2007, em plantios experimentais localizados na Fazenda Macuco, na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

3.4.4.2. Material vegetal

O primeiro experimento envolveu as seguintes linhagens, pertencentes ao grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; e pertencentes ao grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12.

O segundo experimento foi referente à avaliação de 21 híbridos F_1 originados a partir de cruzamentos entre linhagens do grupo Solo, listadas no experimento 1, com um testador Formosa elite (JS12), e híbridos entre linhagens do grupo Formosa (listadas no experimento 1), com um testador Solo elite (SS72/12), além do cruzamento entre Mamão roxo x SS72/12.

3.4.4.3. Delineamento estatístico e condições experimentais

Os dados climatológicos foram obtidos em estação climatológica localizada na própria área experimental (Quadro 1).

QUADRO 1 – Médias da temperatura, umidade relativa do ar e precipitação pluviométrica mensuradas entre os meses de agosto de 2006 e julho de 2007, na Fazenda Macuco, pertencente à Empresa Caliman Agrícola, em Linhares, ES.

| | Temperatura média do ar (°C) | Umidade relativa do ar (%) | Precipitação (mm) |
|----------------|------------------------------|----------------------------|-------------------|
| Agosto/2006 | 21 | 85 | 0,04 |
| Setembro/2006 | 22 | 85 | 0,14 |
| Outubro/2006 | 23 | 84 | 0,25 |
| Novembro/2006 | 25 | 86 | 0,13 |
| Dezembro/2006 | 26 | 88 | 0,42 |
| Janeiro/2007 | 25 | 92 | 0,50 |
| Fevereiro/2007 | 25 | 91 | 0,13 |
| Março/2007 | 25 | 93 | 0,42 |
| Abril/2007 | 24 | 95 | 0,23 |
| Mai/2007 | 23 | 93 | 0,11 |
| Junho/2007 | 21 | 94 | 0,09 |
| Julho/2007 | 20 | 91 | 0,15 |

Foi utilizado o delineamento em blocos ao acaso com duas repetições nos dois experimentos, com plantas dispostas em fileiras duplas, com espaçamento de 3,6 x 2,0 x 1,8 m, e sistema de irrigação do tipo microaspersão. O tipo de solo é classificado como Podzólico Vermelho Amarelo, com textura argilo-arenosa, fase floresta sub-perenifólia, e relevo plano a suavemente ondulado (platôs litorâneos). Todos os tratamentos culturais foram aqueles recomendados para a cultura (Marin et al., 1995). Foram avaliadas 10 plantas por parcela.

3.4.4.4. Características avaliadas

Foram quantificados o número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), o somatório das anormalidades ($NFC + NFP + NSF = SOM$) e o comprimento do pescoço medido em centímetros (CPE). As características NSF e CPE correspondem à análise da esterilidade de verão. As avaliações do NFC, NFP e NSF foram realizadas no campo. O CPE foi estimado via análise de imagens digitais, utilizando-se o software ImageJ, versão 1,32.

Para a avaliação do NFC e NFP, foram realizados dois desbastes de frutos carpelóides e pentândricos, sendo o primeiro desbaste, no início do mês de dezembro de 2006, e o segundo no final do mês de março de 2007, logo após a primeira avaliação, evitando a contagem do mesmo fruto duas vezes. Portanto, os frutos avaliados no mês de março são referentes aos frutos produzidos entre o período de dezembro de 2006 a março de 2007, e os frutos avaliados no mês de julho foram referentes aos frutos produzidos entre o período de abril a junho de 2007, cuja temperatura média do ar para os referidos períodos foi de 25,25°C e 22,67°C (Quadro 1), respectivamente.

O NSF foi avaliado contando-se o número de nós sem frutos que corresponderam a flores “estéreis de verão” ou flores estaminadas que se diferenciaram a no mínimo três meses antes de cada avaliação, sendo que cada nó contado não apresentava fruto e nem flor. Dessa forma, a esterilidade de verão avaliada no mês de março de 2007 corresponde a “esterilidade” referente aos meses de agosto a novembro de 2006, e a avaliação no mês de julho/2007 corresponde a “esterilidade” referente aos meses de dezembro de 2006 a março

de 2007, onde a temperatura média do ar dos períodos foi de 22,75°C e 25,25 ° C, respectivamente (Quadro 1).

3.4.4.5. Análises estatísticas

Todas as análises estatísticas das variáveis NFC, NFP, NSF, SOM e CPE foram realizadas utilizando-se o Programa Genes (Cruz, 2001). Também foram realizados teste de médias para as mesmas variáveis citadas anteriormente, por meio do teste de Scott-Knott, ao nível de 5% de probabilidade. As médias, com base na parcela, foram transformadas pela expressão $\sqrt{x+1}$.

3.4.4.5.1. Análise de variância conjunta

As análises de variância conjunta realizadas para cada variável dependente em cada experimento obedeceram o modelo estatístico descrito abaixo:

$$Y_{ijk} = \mu + B_k + G_i + E_j + GE_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Quadro 2 – Esquema da análise de variância conjunta das características avaliadas nos experimentos 1 e 2, referentes às linhagens Solo e Formosa, e híbridos, respectivamente.

| FV | GL | QM | E(QM) | F |
|--------------|-----------------|-----------|-----------------------------|----------|
| Bloco | b - 1 | QMb | $\sigma^2 + g.e.\sigma_b^2$ | - |
| Genótipo (G) | g - 1 | QMg | $\sigma^2 + r.e.\phi_g$ | QMg/QMr |
| Época (E) | e - 1 | QMe | $\sigma^2 + r.g.\phi_e$ | QMe/QMr |
| G x E | (g - 1).(e - 1) | QMge | $\sigma^2 + r.\phi_{ge}$ | QMge/QMr |
| Resíduo | g.e.(b-1) | QMr | σ^2 | - |

Onde:

Y_{ijk} = valor observado referente ao i-ésimo genótipo da k-ésima repetição na j-ésima época;

μ = constante geral;

B_k = efeito da k-ésima repetição;
 G_i = efeito fixo do i-ésimo genótipo;
 E_j = efeito fixo da j-ésima época; e
 ε_{ijk} = erro experimental dentro da parcela.

3.4.4.5.2. Análise de variância individual

Foram realizadas análises de variância individual para cada variável dependente em cada experimento, obedecendo o modelo estatístico descrito abaixo:

$$\text{Modelo: } Y_{ij} = \mu + G_i + B_j + \varepsilon_{ij}$$

Quadro 3 - Esquema da análise de variância individual das características avaliadas nos experimentos 1 e 2, referentes às linhagens Solo e Formosa, e híbridos, respectivamente.

| FV | GL | QM | E(QM) | F |
|-----------|-------------|-----------|---------------------------|----------|
| Bloco | b - 1 | QMb | $\sigma^2 + g.\sigma_b^2$ | - |
| Genótipo | g - 1 | QMg | $\sigma^2 + r.\phi_g$ | QMg/QMr |
| Resíduo | (b-1).(g-1) | QMr | σ^2 | - |

Onde:

Y_{ijk} = valor observado referente ao i-ésimo genótipo da k-ésima repetição;
 μ = constante geral;
 B_j = efeito da k-ésima repetição;
 G_i = efeito fixo do i-ésimo genótipo;
 ε_{ijk} = erro experimental dentro da parcela.

3.4.4.6. Parâmetros Genéticos

Com as estimativas obtidas a partir das análises de variância, foram calculados para cada variável dependente os seguintes parâmetros genéticos:

a) Coeficiente de determinação genotípico (H^2)

$$H^2 = (QMg - QMr) / QMg$$

b) Variabilidade genotípica ($\hat{\phi}_g$)

$$\hat{\phi}_g = (QMg - QMr) / r.e \text{ (época conjunta)}$$

$$\hat{\phi}_g = (QMg - QMr) / r \text{ (época individual)}$$

c) Coeficiente de variação genotípico (\hat{CV}_g)

$$\hat{CV}_g = (100 \cdot \sqrt{\hat{\sigma}_g^2}) / \hat{\mu}$$

d) Coeficiente de variação experimental (\hat{CV}_e)

$$\hat{CV}_e = (100 \cdot \sqrt{\hat{\sigma}^2}) / \hat{\mu}$$

e) Variância residual ($\hat{\sigma}^2$)

$$\hat{\sigma}^2 = QMr$$

f) Índice de variação (\hat{IV})

$$\hat{IV} = \hat{CV}_g / \hat{CV}_e$$

3.4.4.7. Estimativas das correlações fenotípicas

Também foram realizadas análises de correlação fenotípicas entre todas as variáveis dependentes, como segue abaixo, de acordo com Cruz e Regazzi (2001), utilizando-se o programa Genes (Cruz, 2001).

$$r = Cov_{xy} / \sqrt{\sigma_x^2 \cdot \sigma_y^2}$$

3.4.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Com base nos resultados apresentados nas Tabelas 1 e 2, observa-se que houve diferença significativa para todos os efeitos na maioria das características, com exceção apenas para os efeitos de genótipo x época para o NFP nas linhagens e híbridos, CPE nos híbridos, e época para o NFC e NFP, também nos híbridos. A produção de frutos carpelóides (NFC) e pentândricos (NFP), no geral, nas linhagens se comporta de forma distinta da produção destes frutos nos híbridos. Estatisticamente, nas linhagens a produção de frutos carpelóides e pentândricos é aumentada nas épocas mais frias do ano, enquanto que nos híbridos tal anomalia se faz presente todo o ano, independentemente do efeito de época. A esterilidade de verão, mensurada através do NSF (número de nós sem frutos) varia com a época, tanto nas linhagens quanto nos híbridos, sendo que as épocas mais quentes do ano apresentam maior expressão da característica. No geral, em relação às linhagens, os híbridos apresentaram as maiores médias para as três anomalias aqui estudadas, carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão, tal fato pode ser explicado em função da expressão da heterose nos híbridos. De acordo com Paterniani (1973), a heterose é a manifestação do vigor híbrido que é expresso pela diferença entre o valor médio dos pais e a geração F1, e, conforme Falconer e Mackay (1996), a heterose ocorre quando existe divergência genética entre os genitores e ocorrência de dominância na expressão do caráter.

Considerando a pentandria (NFP), observa-se baixo coeficiente de determinação genotípico (H^2) e valores reduzidos para o índice de variação (\hat{IV}) (Tabelas 1 e 2), indicando baixa variabilidade genética para a característica, prejudicando o processo de seleção de genótipos menos suscetíveis a anomalia. Vale observar, que não foi detectada diferença significativa para a pentandria entre linhagens e entre híbridos, pelo teste de Scott e Knott ao nível de 5% de probabilidade (Tabelas 5 e 6), apesar do efeito de genótipo nas linhagens e híbridos (Tabelas 1 e 2) ter apresentado diferença significativa pelo teste F.

Tabela 1 – Resumo da análise de variância referente à época conjunta das características número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Linhagens de mamoeiro avaliadas em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES. Dados transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$.

| FV | GL | Quadrados médios | | | | |
|-------------------|----|------------------|----------------------|------------|------------|------------|
| | | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE |
| Bloco | 1 | 0,06271 | 0,00417 | 0,01826 | 0,01485 | 0,96637 |
| Genótipo(G) | 22 | 0,27876** | 0,05603** | 2,1599** | 1,85955** | 3,71118** |
| Época(E) | 1 | 1,29901** | 0,10985** | 20,61903** | 29,83497** | 32,00986** |
| G x E | 22 | 0,14507** | 0,0189 ^{ns} | 1,27774** | 0,59422** | 0,92094** |
| Resíduo | 45 | 0,03670 | 0,02949 | 0,21874 | 0,23168 | 0,33182 |
| Média | | 1,3527 | 1,0732 | 2,0352 | 2,3630 | 2,3652 |
| $H^2_{(%)}$ | | 86,8345 | 47,3674 | 89,8726 | 87,5410 | 91,0589 |
| $\hat{\phi}_g$ | | 0,0605 | 0,0066 | 0,4853 | 0,4070 | 0,8448 |
| $\hat{CV}_{g(%)}$ | | 18,1834 | 7,5699 | 34,2293 | 26,9981 | 38,8605 |
| $\hat{CV}_{e(%)}$ | | 14,1622 | 16,0013 | 22,9803 | 20,3695 | 24,3547 |
| $\hat{IV}_{(%)}$ | | 1,2840 | 0,4730 | 1,4895 | 1,3254 | 1,5956 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; ^{ns} não significativo; $H^2_{(%)}$ = Coeficiente de determinação genotípico em porcentagem; $\hat{\phi}_g$ = variabilidade genotípica; $\hat{CV}_{g(%)}$ = coeficiente de variação genético; $\hat{CV}_{e(%)}$ = coeficiente de variação experimental; $\hat{IV}_{(%)}$ = índice de variação.

Nas Tabelas 1 e 2 observa-se valores do índice de variação (\hat{IV}) acima da unidade para todas as características onde o efeito genótipo x época foi significativo pelo teste F, representando, assim, disponibilidade de variabilidade genética entre os materiais referentes às linhagens e híbridos, aumentando as chances de sucesso no processo de seleção. Dantas et al. (1996) observaram

ampla variabilidade genética para as características peso, comprimento e diâmetro de fruto em mamoeiro.

Tabela 2 – Resumo da análise de variância referente à época conjunta das características número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Híbridos de mamoeiro avaliados em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES. Dados transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$.

| FV | GL | Quadrados médios | | | | |
|-------------------|----|-----------------------|-----------------------|------------|------------|-----------------------|
| | | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE |
| Bloco | 1 | 0,07558 | 0,30139 | 1,06898 | 0,51072 | 0,11833 |
| Genótipo(G) | 21 | 0,54593** | 0,07751** | 1,47204** | 1,23511** | 3,89206** |
| Época(E) | 1 | 0,03572 ^{ns} | 0,02337 ^{ns} | 67,40825** | 51,88608** | 56,79941** |
| G x E | 21 | 0,09451** | 0,02099 ^{ns} | 0,51904** | 0,27959** | 1,21958 ^{ns} |
| Resíduo | 43 | 0,04112 | 0,03448 | 0,25241 | 0,24027 | 1,32719 |
| Média | | 1,6190 | 1,11079 | 2,5171 | 2,9511 | 3,1046 |
| $H^2_{(%)}$ | | 92,4678 | 55,5154 | 82,8530 | 80,5466 | 65,9000 |
| $\hat{\phi}_g$ | | 0,1262 | 0,0108 | 0,3049 | 0,2487 | 0,6412 |
| $\hat{CV}_{g(%)}$ | | 21,9423 | 9,3557 | 21,9370 | 16,8987 | 25,7923 |
| $\hat{CV}_{e(%)}$ | | 12,5205 | 16,7167 | 19,9596 | 16,6098 | 37,1074 |
| $\hat{IV}_{(%)}$ | | 1,7525 | 0,5596 | 1,0991 | 1,0174 | 0,6951 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; ^{ns} não significativo; $H^2_{(%)}$ = Coeficiente de determinação genotípico em porcentagem; $\hat{\phi}_g$ = variabilidade genotípica; $\hat{CV}_{g(%)}$ = coeficiente de variação genético; $\hat{CV}_{e(%)}$ = coeficiente de variação experimental; $\hat{IV}_{(%)}$ = índice de variação.

Os coeficientes de determinação foram relativamente altos para todas as características, independentemente da época, porém, para as características nos quais não se detectou efeito significativo para a interação genótipo x época, como o CPE, apenas nos híbridos, e o NFP, nas linhagens e híbridos, obteve-se valores mais baixos para o parâmetro em questão, principalmente esta última característica citada, sendo os valores de 65,90%, 47,36% e 55,51% (Tabelas 1 e 2), respectivamente. Esses resultados podem indicar maiores dificuldades na seleção de plantas com níveis reduzidos de pentandria nas linhagens e híbridos, e de esterilidade de verão nos híbridos, quando se avalia o comprimento do pescoço em centímetros. Vale destacar os altos valores do coeficiente de determinação para esterilidade de verão, considerando o NSF nas linhagens, e o

NFC nos híbridos, sendo estes de 92,31 e 84,31% (Tabela 3), e 85,66 e 87,93 (Tabela 4), respectivamente nos meses de março e julho nas linhagens e híbridos. Foltran et al. (1993) observaram, em progênies de meios-irmãos de mamoeiro, coeficientes de determinação altos para as características diâmetro do caule e comprimento do internó mediano.

Tabela 3 – Resumo da análise de variância das características número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Linhagens de mamoeiro avaliadas em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES. Dados transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$.

| FV | GL | Quadrados médios | | | | | | | |
|-------------------|----|------------------|-----------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | | NFC | | NSF | | SOM | | CPE | |
| | | Março | Julho | Março | Julho | Março | Julho | Março | Julho |
| Bloco | 1 | 0,12678 | 0,000004 | 0,14922 | 0,3333 | 0,4828 | 0,27303 | 0,5014 | 0,4652 |
| Linhagem | 22 | 0,11399** | 0,30983** | 1,41024** | 2,0273** | 1,1948** | 1,2589** | 2,9097** | 1,7224** |
| Resíduo | 22 | 0,02149 | 0,05066 | 0,10839 | 0,31793 | 0,1021 | 0,3380 | 0,2296 | 0,4491 |
| Média | | 1,2339 | 1,4715 | 1,5618 | 2,5086 | 1,7936 | 2,9325 | 1,7754 | 2,9551 |
| $H_{(%) }^2$ | | 81,1474 | 83,6490 | 92,3140 | 84,3175 | 91,4546 | 73,1511 | 92,1091 | 73,9259 |
| $\hat{\phi}_g$ | | 0,0462 | 0,1296 | 0,6509 | 0,8547 | 0,5463 | 0,4604 | 1,3401 | 0,6367 |
| $\hat{CV}_{g(%)}$ | | 17,4197 | 24,4648 | 51,7009 | 36,8532 | 41,2088 | 23,1382 | 65,2037 | 27,0019 |
| $\hat{CV}_{e(%)}$ | | 11,8805 | 15,2958 | 21,0799 | 22,4777 | 17,8150 | 19,8253 | 26,9891 | 22,6777 |
| $\hat{IV}_{(%)}$ | | 1,4662 | 1,5994 | 2,4526 | 1,6395 | 2,3131 | 1,1671 | 2,4159 | 1,1906 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; ^{ns} não significativo; $H_{(%) }^2$ = Coeficiente de determinação genotípico em porcentagem; $\hat{\phi}_g$ = variabilidade genotípica; $\hat{CV}_{g(%)}$ = coeficiente de variação genético; $\hat{CV}_{e(%)}$ = coeficiente de variação experimental; $\hat{IV}_{(%)}$ = índice de variação.

A produção de frutos carpelóides (NFC) nas linhagens foi maior nos meses mais frios do ano, apresentando maior média no mês de julho (1,36) do que em março (0,69) (Tabela 5). Silva et al. (2007a), trabalhando com a primeira população de retrocruzamento (RC₁), observaram que o número de flores deformadas (carpelóides e pentândricas) foi maior nas épocas mais frias do ano. Nos híbridos, as médias foram de 1,90 e 1,87 (Tabela 6), respectivamente, nos meses de março e julho, porém, como já dito anteriormente, não houve diferença estatística significativa para o efeito época (Tabela 2). De acordo com Silva et al. (2007a), Damasceno Junior et al. (2008) e Awada e Ikeda (1975), as baixas

temperaturas podem contribuir para o aumento da carpeloidia e, conforme Chan (1984) o aumento da idade da planta contribui para uma redução desta anomalia.

Tabela 4 – Resumo da análise de variância das características número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Híbridos de mamoeiro avaliados em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES. Dados transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$.

| FV | GL | Quadrados médios | | | | | |
|----------------------|----|------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | | NFC | | NSF | | SOM | |
| | | Março | Julho | Março | Julho | Março | Julho |
| Bloco | 1 | 0,05495 | 0,02383 | 0,15660 | 3,45183 | 0,19179 | 2,09847 |
| Híbridos | 21 | 0,29744** | 0,34299** | 0,51031** | 1,48076** | 0,53345** | 0,98124** |
| Resíduo | 21 | 0,04265 | 0,04138 | 0,14231 | 0,2536 | 0,13887 | 0,26836 |
| Média | | 1,6391 | 1,5988 | 1,6419 | 3,3923 | 2,1832 | 3,71897 |
| $H^2_{(%)}$ | | 85,6609 | 87,9355 | 72,1130 | 82,8737 | 73,9675 | 72,6509 |
| $\hat{\phi}_g$ | | 0,1274 | 0,1508 | 0,1840 | 0,6136 | 0,1973 | 0,3564 |
| $CV^{\hat{}}_{g(%)}$ | | 21,7760 | 24,2888 | 26,1253 | 23,0913 | 20,3455 | 16,0526 |
| $CV^{\hat{}}_{e(%)}$ | | 12,5995 | 12,7233 | 22,9758 | 14,8450 | 17,0691 | 13,9295 |
| $IV^{\hat{}}_{(%)}$ | | 1,7283 | 1,9090 | 1,1371 | 1,5555 | 1,1919 | 1,1524 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; ^{ns} não significativo; $H^2_{(%)}$ = Coeficiente de determinação genotípico em porcentagem; $\hat{\phi}_g$ = variabilidade genotípica; $CV^{\hat{}}_{g(%)}$ = coeficiente de variação genético; $CV^{\hat{}}_{e(%)}$ = coeficiente de variação experimental; $IV^{\hat{}}_{(%)}$ = índice de variação.

Dentre as linhagens, os materiais que apresentaram menores valores de carpeloidia na época de maior incidência da anomalia foram as linhagens Costa Rica, Sekati, Grampola, Triwan Et, Maradol (grande limão) e JS12, sendo que nas duas últimas foram registradas média zero de carpeloidia (NFC) (Tabela 5). Nos híbridos, os materiais que mais se destacaram, em relação ao NFC, foram os cruzamentos envolvendo as linhagens Costa Rica x SS72/12, Maradol (origem México) x SS72/12, Maradol (grande limão) x SS72/12 e São Mateus x JS12, cujas médias foram de 0,22 e 0,29, 0,25 e 0,20, 0,50 e 0,05 e, 0,40 e 0,38, respectivamente, para os meses de março e julho em cada cruzamento (Tabela 6). Observa-se a presença das linhagens Costa Rica e Maradol (grande limão) destacando-se para níveis baixo de carpeloidia, tanto nas linhagem “per se” quanto em cruzamento.

Tabela 5 – Médias reais (entre parênteses) e médias transformadas para o número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Linhagens Solo e Formosa de mamoeiro, avaliadas em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

| Linhagens | NFC | | NFP | NSF | | SOM | | CPE | |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| | Março | Julho | Março/julho | Março | Julho | Março | Julho | Março | Julho |
| Caliman M5 | (0,26)1,12b | (1,75)1,66b | (0,05)1,02a | (0,0)1,00c | (1,75)1,61b | (0,26)1,12c | (3,60)2,14b | (0,0)1,00c | (3,28)1,90b |
| Triwan Et | (0,17)1,08b | (0,90)1,38c | (0,10)1,05a | (0,0)1,00c | (1,85)1,64b | (0,17)1,08c | (2,95)1,96b | (0,0)1,00c | (2,58)1,86b |
| Diva | (1,0)1,25b | (2,60)1,87b | (0,1)1,10a | (0,0)1,00c | (4,15)2,26b | (0,68)1,29c | (7,10)2,85b | (0,0)1,00c | (5,28)2,46b |
| Grampola | (0,85)1,30b | (0,30)1,13b | (0,23)1,06a | (0,30)1,13c | (7,20)2,86b | (1,15)1,41c | (7,75)2,96b | (0,5)1,22c | (11,36)3,51a |
| Sunrise Solo | (1,0)1,25b | (2,25)1,85b | (0,12)1,23a | (0,0)1,00c | (3,88)2,12b | (0,5)1,25c | (7,17)2,84b | (0,0)1,00c | (7,21)2,92a |
| Caliman GB | (0,35)1,16b | (1,47)1,53c | (0,57)1,01a | (0,35)1,15c | (4,00)2,14b | (0,70)1,30c | (5,53)2,48b | (0,49)1,20c | (5,47)2,21b |
| Caliman SG | (0,42)1,19b | (1,15)1,29c | (0,03)1,02a | (0,0)1,00c | (3,46)1,34b | (0,42)1,19c | (4,10)2,54b | (0,0)1,00c | (4,86)2,61b |
| Caliman G | (0,25)1,11b | (0,90)1,37c | (0,05)1,02a | (0,0)1,00c | (1,75)1,64b | (0,25)1,11c | (2,75)1,90b | (0,0)1,00c | (1,79)1,65b |
| KapohoS. (amarela) | (0,60)1,26b | (1,35)1,55c | (0,05)1,13a | (2,70)1,88c | (2,06)1,77b | (3,30)2,05b | (3,94)2,25b | (4,44)2,28c | (3,61)2,16b |
| Baixinho Sta. Amália | (0,05)1,02b | (0,44)1,19c | (0,0)1,00a | (0,0)1,00c | (5,56)2,58b | (0,05)1,02c | (6,00)2,67b | (0,0)1,00c | (6,30)2,72b |
| São Mateus | (1,0)1,41a | (1,50)1,58c | (0,3)1,00a | (1,06)1,32c | (6,70)2,77b | (1,94)1,72b | (8,20)3,44b | (1,67)1,46c | (10,82)3,44b |
| KapohoS. (vermelha) | (2,0)1,61a | (1,95)1,72b | (0,0)1,00a | (0,50)1,21c | (1,26)1,50b | (2,35)1,83b | (3,37)2,08b | (1,58)1,52c | (2,68)1,91b |
| *SS (prog. Tainung) | (3,0)1,88a | (3,05)1,99b | (0,34)1,31a | (0,0)1,00c | (3,15)1,99b | (2,90)1,97b | (7,55)2,92b | (0,0)1,00c | (6,63)2,66b |
| Waimanalo | (0,1)1,05b | (0,37)1,17c | (0,0)1,00a | (14,80)4,48a | (6,90)1,70b | (14,90)4,49a | (7,26)2,81b | (81,60)9,06a | (13,83)3,68a |
| Mamão roxo | (2,0)1,59a | (2,60)1,81b | (0,21)1,47a | (0,83)1,35c | (4,0)2,25b | (3,06)1,98b | (8,80)3,03b | (1,74)1,61c | (4,59)2,41b |
| *SS72/12 (testador Solo) | (0,5)1,22a | (1,11)1,48c | (0,85)1,00a | (0,3)1,13c | (5,58)2,56b | (0,8)1,34c | (9,05)3,13b | (0,38)1,16c | (6,03)2,59b |
| Costa Rica | (0,0)1,00b | (0,28)1,14c | (0,0)1,00a | (0,0)1,00c | (4,28)2,25b | (0,0)1,00c | (4,56)2,32b | (0,0)1,00c | (6,21)2,55b |
| Tailândia | (2,0)1,62a | (0,71)1,32c | (0,0)1,00a | (0,68)1,26c | (18,43)4,02a | (2,84)1,95b | (19,29)4,18a | (0,75)1,28c | (17,53)4,14a |
| Mamão Bené | (0,05)1,02b | (0,50)1,15c | (1,34)1,00a | (7,0)3,05a | (23,25)5,04a | (7,00)3,06a | (23,75)5,08a | (10,37)3,37b | (23,00)4,81a |
| Maradol (orig. México) | (0,0)1,00b | (6,00)2,65a | (0,0)1,00a | (6,53)3,07a | (0,0)1,00b | (6,53)3,07a | (6,00)2,65 | (8,99)3,15b | (21,67)4,76a |
| Maradol (grande limão) | (0,06)1,03b | (0,0)1,00c | (0,0)1,00a | (3,73)2,17b | (13,0)3,74a | (3,78)2,19b | (13,00)3,74a | (3,33)2,07c | (11,79)3,58a |
| Sekati | (0,15)1,07b | (0,05)1,02c | (0,02)1,01a | (1,20)1,45c | (12,30)3,65a | (1,40)1,51c | (12,35)3,65a | (2,38)1,75c | (8,47)3,08b |
| JS12 (testador Formosa) | (0,20)1,10b | (0,0)1,00c | (0,00)1,00a | (6,75)3,03a | (22,1)4,24a | (6,95)3,07a | (22,17)4,24a | (17,28)4,14b | (23,99)4,35a |
| Médias gerais | (0,69)1,23 | (1,36)1,47 | (0,18)1,07 | (2,03)1,56 | (6,81)2,50 | (2,69)1,79 | (8,53)2,93 | (5,71)1,77 | (9,09)2,95 |

Obs.: o teste de média utilizado foi o de Scott e Knott, ao nível de 5% de probabilidade, sendo este calculado a partir de valores transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$. *SS = Sunrise Solo.

Tabela 6 – Médias reais (entre parênteses) e médias transformadas para o número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Híbridos de mamoeiro avaliados em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

| Linhagens x testador =híbridos | NFC | | NFP | NSF | | SOM | | CPE |
|--------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
| | março | Julho | março/julho | Março | julho | março | Julho | Março/julho |
| Caliman M5xJS12 | (2,45)1,86b | (1,50)1,56c | (0,03)1,01a | (2,90)1,95a | (14,50)4,03a | (5,35)2,51a | (16,07)4,21a | (13,85)3,67a |
| Triwan EtxJS12 | (1,45)1,56c | (1,71)1,62b | (0,16)1,08a | (6,40)2,72a | (15,18)4,06a | (7,95)2,99a | (17,12)4,29a | (21,21)4,70a |
| DivaxJS12 | (2,30)1,86b | (3,67)2,07a | (0,23)1,10a | (2,15)1,77a | (15,00)3,84a | (4,70)2,36a | (18,93)4,27a | (9,68)3,10a |
| GrampolaxJS12 | (1,11)1,46c | (1,00)1,24c | (0,03)1,02a | (3,78)1,90a | (15,33)4,05a | (3,88)2,01b | (16,33)4,12a | (10,60)3,07a |
| Sunrise SoloxJS12 | (2,20)1,79b | (1,27)1,40c | (0,48)1,21a | (1,90)1,70a | (14,27)4,00a | (4,90)2,43a | (16,00)4,18a | (12,43)3,47a |
| Caliman GBxJS12 | (4,50)2,32a | (3,62)2,00a | (0,17)1,08a | (0,33)1,16b | (15,77)3,92a | (4,94)2,43a | (19,54)4,31a | (11,04)3,03a |
| Caliman SGxJS12 | (1,42)1,56c | (1,15)1,40c | (0,05)1,03a | (2,68)1,88a | (14,39)4,20a | (4,11)2,25a | (15,54)4,32a | (35,96)5,38a |
| Caliman GxJS12 | (1,05)1,42c | (2,10)1,73b | (0,08)1,04a | (2,50)1,83a | (10,00)3,22a | (3,60)2,13a | (12,20)3,59a | (11,32)3,26a |
| KapohoS.(amarela)xJS12 | (2,95)1,98b | (2,17)1,79b | (0,08)1,04a | (2,15)1,74a | (20,33)4,59a | (5,20)2,49a | (22,61)4,84a | (16,82)3,93a |
| Baixinho Sta. AmáliaJS12 | (3,17)1,85b | (2,45)1,66b | (0,33)1,13a | (0,67)1,17b | (16,72)3,30a | (3,92)1,95a | (19,36)3,65a | (10,04)2,77a |
| São MateusxJS12 | (0,40)1,17c | (0,38)1,16c | (0,0)1,00a | (4,50)2,45a | (13,15)3,97a | (4,45)2,33a | (15,36)4,02a | (13,80)3,73a |
| KapohoS.(vermelha)xJS12 | (3,10)2,02b | (3,35)2,08a | (1,08)1,41a | (3,25)2,02a | (6,75)2,78b | (7,60)2,92a | (11,00)3,46a | (9,07)3,10a |
| *SS(prog. Tainung)xJS12 | (5,45)2,53a | (3,60)2,14a | (0,3)1,14a | (0,45)1,19b | (6,65)2,76b | (6,10)2,65a | (10,65)3,41a | (6,65)2,52a |
| WaimanaloxJS12 | (1,67)1,63c | (2,00)1,73b | (0,19)1,09a | (0,0)1,00b | (8,75)3,12a | (1,67)1,63b | (11,13)3,48a | (7,22)2,47a |
| Mamão roxoxJS12 | (3,25)2,06b | (4,63)1,33a | (0,79)1,31a | (3,05)2,01a | (10,69)3,44a | (6,70)2,77a | (16,75)4,18a | (12,65)3,64a |
| Costa Rica x SS72/12 | (0,22)1,10c | (0,29)1,56c | (0,0)1,00a | (0,0)1,00b | (1,50)1,50c | (0,22)1,11b | (1,66)1,62a | (0,98)1,34a |
| TailândiaxSS72/12 | (1,86)1,51c | (0,55)1,25c | (0,10)1,05a | (0,0)1,00b | (6,46)2,67b | (2,14)1,57b | (4,24)2,77a | (3,13)1,83a |
| MamãoBenéxSS72/12 | (0,79)1,34c | (0,32)1,15c | (0,38)1,17a | (5,11)2,47a | (11,32)3,37a | (6,16)2,67a | (9,13)3,51a | (10,74)3,33a |
| Mamão roxoxSS72/12 | (0,63)1,31c | (3,92)2,25a | (1,59)1,52a | (0,0)1,00b | (0,0)1,00c | (1,19)1,53b | (3,28)2,69a | (0,0)1,00a |
| Maradol(orig.México)xSS72/12 | (0,25)1,12c | (0,20)1,09c | (0,0)1,00a | (1,70)1,64a | (11,85)3,55a | (1,95)1,72b | (12,05)3,58a | (10,56)3,25a |
| Maradol(grande limão)xSS72/12 | (0,50)1,22c | (0,05)1,02c | (0,0)1,00a | (1,45)1,55a | (14,10)3,89a | (1,95)1,71b | (8,05)3,89a | (12,10)3,38a |
| SekatixSS72/12 | (1,13)1,46c | (0,22)1,09c | (0,07)1,03a | (0,0)1,00b | (10,22)3,37a | (1,27)1,50b | (10,44)3,40a | (5,53)2,22a |
| Médias gerais | (1,90)1,63 | (1,87)1,59 | (0,28)1,11 | (2,04)1,64 | (11,33)3,39 | (4,09)2,18 | (12,92)3,71 | (11,14)3,10 |

Obs.: o teste de média utilizado foi o de Scott e Knott, ao nível de 5% de probabilidade, sendo este calculado a partir de valores transformados pela expressão $\sqrt{x+1}$. *SS = Sunrise Solo.

Os maiores valores para a incidência da esterilidade de verão, tanto nas linhagens como nos híbridos, foram detectados nas avaliações do mês de julho (Tabelas 3, 4, 5 e 6). Deve-se saber que os valores para a característica número de nós sem fruto (NSF) e comprimento do pescoço (CPE) correspondem sempre à época anterior, ou seja, os nós sem frutos de julho são referentes a flores “estéreis de verão” presentes nas épocas mais quentes do ano, e os nós sem frutos de março são referentes a flores estéreis de verão presentes nos meses anteriores a este. Dessa forma, a maior incidência da esterilidade de verão é devida aos meses mais quentes do ano. De acordo com Silva et al. (2007a), Damasceno Junior et al. (2008), Couto e Nacif (1999), Awada (1953), Awada (1958) e Storey (1941), a ocorrência maior da esterilidade de verão se dá nos meses mais quentes do ano.

Os híbridos, na época de maior incidência da esterilidade de verão, foram mais sensíveis a esta anomalia do que as linhagens, sendo as médias de 11,33 e 6,81 nós sem frutos (NSF) (Tabelas 6 e 5, respectivamente), o que corresponderá a uma maior redução da produção de frutos por hectare por parte dos híbridos. As médias referentes às avaliações no mês de março para o NSF foram bastante reduzidas quando comparadas às avaliações de julho. Como esperado, o comprimento do pescoço (CPE), que de forma indireta também refere-se à mensuração de nós sem frutos, foi também maior nos híbridos, sendo este não diferente significativamente para o efeito genótipo x época nos híbridos. De acordo com Ramos (2007), quando se considera a produção de frutos, a forma mais eficiente de seleção de genótipos superiores de mamoeiro é por meio da avaliação do número de frutos totais contados na planta. A esterilidade de verão por meio da contagem do número de nós sem frutos (NSF), proposto e executado no presente trabalho, de forma indireta, faz inferência ao número de frutos perdidos na planta em função da esterilidade de verão e, aliado a praticidade na mensuração, recomenda-se a utilização desta metodologia na análise de tal anomalia em mamoeiro, visto que pela análise do comprimento do pescoço não existe a possibilidade de se fazer inferência sobre o número de frutos perdidos em função da esterilidade de verão, além de ser mais trabalhosa que a metodologia anterior.

A linhagem Waimanalo foi a que apresentou maior taxa de esterilidade de verão na época de menor incidência, atingindo uma média altíssima da anomalia,

da ordem de 14,80 nós sem frutos (NSF) e CPE de 81,60 centímetros, sendo estatisticamente uma das maiores médias, tanto do NSF quando do CPE (Tabela 5). Porém, quando Waimanalo envolvido em cruzamento, juntamente com a linhagem JS12, que também apresentou uma alta taxa de esterilidade de verão na mesma época, sendo de 6,75 de NSF (Tabela 5), o híbrido passou a ter média zero de NSF, e um pescoço medindo 7,22 cm (CPE) (Tabela 6). Casos de instabilidade como este também é observado em outras linhagens “per se” e em cruzamentos, como por exemplo, Triwan Et x JS12, Grampola x JS12. Dessa forma, quando se deseja selecionar linhagens com baixos níveis de esterilidade de verão para serem utilizadas em cruzamentos é necessário um extremo cuidado, pois seu comportamento em cruzamento pode ser totalmente inverso do que se observa na linhagem “per se”.

Dessa forma, constata-se neste caso, uma imprevisibilidade na performance dos híbridos produzidos. Portanto, os efeitos decorrentes dos desvios de dominância podem estar agindo de forma mais expressiva do que os efeitos aditivos na expressão da carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão. Cattaneo (2001), trabalhando com características relacionadas à produtividade em mamoeiro, também relatou que os efeitos devidos aos desvios de dominância foram mais importantes do que os efeitos aditivos.

Na época de maior incidência da esterilidade de verão, apenas as linhagens Tailândia, Mamão Bené, JS12, Sekati e Maradol (grande limão) foram significativamente superiores às demais, com médias de 18,43, 23,25, 22,10, 12,30 e 13,0, respectivamente (Tabela 5). Como materiais mais estáveis quanto à esterilidade de verão, independentemente da época de avaliação, destacam-se os materiais Diva, Sunrise Solo, SS (prog. Tainung), Caliman M5, Triwan Et, Caliman G e Costa Rica, sendo que a última linhagem citada também obteve médias bastante reduzidas de esterilidade de verão quando em cruzamento. A linhagem Costa Rica, como citado em parágrafos anteriores, também obteve médias reduzidas de carpeloidia (NFC), tanto como linhagem “per se”, como em cruzamento.

Conforme análises de correlações fenotípicas realizadas, a característica que mais influenciou para o aumento do SOM (NFC + NFP + NSF) foi a esterilidade de verão (NSF), sendo todas as correlações positivas e significativas pelo teste “t” ao nível de 5% de probabilidade. Na época conjunta as correlações

foram de 0,95 e 0,92, nas linhagens e híbridos, respectivamente (Tabela 7). Considerando as épocas individuais, as correlações em março para as linhagens e híbridos foram de 0,97 e 0,78, respectivamente, e em julho, de 0,94 e 0,92, respectivamente, para as linhagens e híbridos (Tabelas 8 e 9). Assim sendo, a esterilidade de verão se constitui no fator de maior influência na redução da produtividade do mamoeiro. Dessa forma, dentre as características aqui estudadas, a esterilidade de verão precisa ser o foco principal do melhorista na busca de materiais genéticos menos sensíveis a esta alteração floral. De acordo com Braun (1960), para se reduzir a esterilidade de verão, selecionaram-se plantas-matrizes que não apresentam esse problema. Yamanish et al. (2006) observaram o efeito da época na produção de frutos de mamoeiro nas cultivares Tainung 01 e Sekati, que apresentaram maior produção na primavera, quando comparada com o verão.

Outro dado bastante interessante é a existência de uma correlação negativa e significativa entre a produção de frutos carpelóides e a esterilidade de verão (Tabelas 7, 8 e 9), representada pelo NSF, exceção apenas para as linhagens no mês de julho. Essa conclusão é de suma importância, pois recomenda-se, como prioridade no melhoramento genético, a seleção de plantas ou genótipos com níveis inferiores do NSF, automaticamente, o melhorista estará contribuindo para um provável aumento na produção de frutos carpelóides ou deformados, impróprios para a comercialização. Vale dizer, que nos híbridos a carpeloidia já apresentou uma importante participação na redução da produção, representada pelo SOM do mês de março.

Tabela 7 – Correlações simples entre número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Linhagens e Híbridos avaliados em março e julho de 2007 (época conjunta), pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

| | Linhagens | | | | | Híbridos | | | | |
|-----|-----------|--------|---------------------|--------|---------------------|----------|--------|---------|--------|---------------------|
| | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE |
| NFC | 1,00 | 0.35** | -0.19** | 0.08* | -0.14** | 1,00 | 0.31** | -0.15** | 0.21** | -0.11* |
| NFP | | 1,00 | -0.06 ^{ns} | 0.15** | -0.04 ^{ns} | | 1,00 | -0.09* | 0.17** | -0.07 ^{ns} |
| NSF | | | 1,00 | 0.95** | 0.75** | | | 1,00 | 0.92** | 0.87** |
| SOM | | | | 1,00 | 0.71** | | | | 1,00 | 0.81** |
| CPE | | | | | 1,00 | | | | | 1,00 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; * significativo ao nível de 5% de probabilidade; ^{ns} não significativo ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 8 – Correlações simples entre número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Linhagens avaliadas em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

| | Março | | | | | Julho | | | | |
|-----|-------|--------|---------------------|--------------------|---------------------|-------|--------|---------------------|---------------------|---------------------|
| | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE |
| NFC | 1,00 | 0,34** | -0,20** | 0,03 ^{ns} | -0,15** | 1,00 | 0,34** | 0,34** | -0,01 ^{ns} | -0,22** |
| NFP | | 1,00 | -0,07 ^{ns} | 0,10* | -0,05 ^{ns} | | 1,00 | -0,10 ^{ns} | 0,13** | -0,05 ^{ns} |
| NSF | | | 1,00 | 0,97** | 0,87** | | | 1,00 | 0,94** | 0,80** |
| SOM | | | | 1,00 | 0,85** | | | | 1,00 | 0,75** |
| CPE | | | | | 1,00 | | | | | 1,00 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; *significativo ao nível de 5% de probabilidade; ^{ns} não significativo ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 9 – Correlações simples entre número de frutos carpelóides (NFC), número de frutos pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, em Híbridos avaliados em março e julho de 2007, pertencentes à Coleção de Germoplasmas da UENF, localizada na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES.

| | Março | | | | | Julho | | | | |
|-----|-------|--------|---------------------|--------|---------------------|-------|--------|---------|--------------------|---------|
| | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE | NFC | NFP | NSF | SOM | CPE |
| NFC | 1,00 | 0,35** | -0,18** | 0,44** | -0,13** | 1,00 | 0,28** | -0,20** | 0,16** | -0,10** |
| NFP | | 1,00 | -0,07 ^{ns} | 0,36** | -0,04 ^{ns} | | 1,00 | -0,18** | 0,09 ^{ns} | -0,15** |
| NSF | | | 1,00 | 0,78** | 0,86** | | | 1,00 | 0,92** | 0,88** |
| SOM | | | | 1,00 | 0,68** | | | | 1,00 | 0,84** |
| CPE | | | | | 1,00 | | | | | 1,00 |

** significativo ao nível de 1% de probabilidade; *significativo ao nível de 5% de probabilidade; ^{ns} não significativo ao nível de 5% de probabilidade.

O somatório das anomalias (SOM = NFC + NFP + NSF) apresentou maior média em julho, tanto nas linhagens quanto nos híbridos, sendo estas de 2,69 e 4,09 em março, e 8,53 e 12,92 em julho, respectivamente, para as linhagens e híbridos (Tabelas 5 e 6). Os valores de SOM correspondem a uma importante fonte de informação no que se refere à redução da produtividade do mamoeiro em função das alterações florais, e, por esta variável dependente, pode-se inferir a performance de cada material genético em relação ao seu comportamento reprodutivo. As linhagens Mamão Bené (\bar{X} =23,75), JS12 (\bar{X} =22,17), Tailândia (\bar{X} =19,29), Maradol (grande limão) (\bar{X} =13,00) e Sekati (\bar{X} =12,35), todas do grupo Formosa, apresentaram médias superiores estatisticamente das demais linhagens, na época em que o SOM apresentou as maiores médias. Segundo Marin (2002), as cultivares Maradol Roxo, Cariflora, Sunrise Solo 783 e Sunrise Solo TJ apresentaram maior tendência de aumento da produção total de frutos.

Dentre os híbridos, em julho, apesar de não ter sido identificadas diferenças significativas entre as médias destes, vale destacar os cruzamentos entre Costa Rica x SS72/12 ($\bar{X}=1,66$), Mamão roxo x SS72/12 ($\bar{X}=3,28$) e Tailândia x SS72/12 ($\bar{X}=4,24$) como as combinações que obtiveram médias bastante reduzidas de SOM (Tabela 6), sendo novamente constatada a presença da linhagem Costa Rica em um dos cruzamentos promissores.

3.4.6. CONCLUSÃO

Considerando as médias gerais, os híbridos apresentaram médias superiores às médias das linhagens, para todas as variáveis estudadas (carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão), tal fato pode estar ligado a expressão da heterose nos materiais híbridos.

No geral, a produção de frutos carpelóides nas linhagens é sazonal, enquanto que nos híbridos é constante durante o ano, porém, alguns híbridos também apresentaram produção sazonal de frutos carpelóides, visto a significância da interação genótipo x época. A carpeloidia nos híbridos é mais acentuada do que nas linhagens. As linhagens Costa Rica e Maradol (grande limão) destacaram-se para médias reduzidas de carpeloidia, bem como os cruzamentos Costa Rica x SS72/12, Maradol (origem México) x SS72/12, Maradol (grande limão) x SS72/12 e São Mateus x JS12.

A pentandria se constitui em uma característica bastante difícil de se trabalhar, visto a sua baixa variabilidade genética detectada nos experimentos em questão. As maiores médias para esta anomalia foram encontradas nos materiais híbridos.

Recomenda-se a contagem do número de nós sem frutos (NSF) como mensuração da esterilidade de verão, pois além de sua praticidade, tal metodologia permite conhecer o número de frutos perdidos por genótipo em função de tal anomalia.

A esterilidade de verão tem maior incidência nos meses mais quentes do ano, e esta foi maior nos híbridos nas duas épocas do ano avaliadas. As

linhagens Diva, Sunrise Solo, SS (prog. Tainung), Caliman M5, Triwan Et, Caliman G e Costa Rica apresentaram maior estabilidade para níveis reduzidos de esterilidade de verão.

A esterilidade de verão se constitui na variável que mais influenciou a redução da produção de frutos no mamoeiro, visto a sua alta correlação positiva e significativa com o somatório das anomalias (SOM). Portanto, uma das prioridades no melhoramento do mamoeiro é a redução dos níveis de esterilidade de verão. Existiu uma correlação negativa e significativa entre esterilidade de verão (NSF) e produção de frutos carpelóides (NFC), exceção apenas para as linhagens no mês de julho. Os cruzamentos que mais se destacaram quanto à redução do somatório das anomalias (SOM) foram Costa Rica x SS72/12, Mamão roxo x SS72/12 e Tailândia x SS72/12.

No geral o comportamento reprodutivo da linhagem “per se” é distinto do seu comportamento em cruzamento. Portanto, as características relacionadas a floração podem estar sob maior influência dos efeitos devidos aos desvios de dominância.

A linhagem Costa Rica apresentou médias reduzidas para todas as variáveis aqui estudadas, podendo esta ser sempre incluída nos programas de melhoramento do mamoeiro. Esta mesma linhagem apresentou também uma boa performance quando envolvida em cruzamento.

3.4.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Arkle Jr., T. D.; Nakasone, H. Y. (1984) Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. *HortScience*, 19: 832-834.

Awada, M. (1953) Effects of moisture on yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). University of Hawaii. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 97, 4p.

Awada, M. (1958) Relationships of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.) Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 38: 1-16.

Awada, M.; Ikeda, W. S. (1975) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). Honolulu. Hawaii: University of Hawaii, 16p (*Technical Bulletin*, 33).

Braun, W. A. C. (1960) Sugestões para o melhoramento genético de mamão – *Carica papaya* L.. *Agronomia*, 18: 3-15.

Cattaneo, L. F. (2001) Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.): habilidade Combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Chan, Y. L. (1984) Studies on carpelloid of stamens in papaya (*Carica papaya* L.). *MARDI Research Bulletin* (Malaysia), 12: 17-162.

Couto, F. A. D.; Nacif, S. R. (1999) Hibridação em mamão. *In: Borém A (org.) Hibridação artificial de plantas*. Viçosa, MG: UFV, 307-329.

Cruz, C. D. (2001) *Programa GENES, Aplicativo Computacional em Genética e Estatística*. Viçosa, MG: UFV, 648p.

Cruz, C. D.; Regazzi, A. J. (2001) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético*. Viçosa, MG: UFV, 390p.

Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Silva, F. F.; Viana, A. P.; Pereira, M. G. (2008) Comportamento floral de híbridos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) no final do verão e início da primavera. *Revista Ceres*, 55(4): 310-316.

Dantas, J. L. L.; Morales, C. F. G. (1996) Caracterização de germoplasma de mamão (*Carica spp.*). *Revista Brasileira de Fruticultura*, 18: 295-309.

Falconer, D. S.; Mackay, T. F. C. (1996) Introduction to quantitative genetics. London: Longman Malaysia, 463 p.

Foltran, D. E.; Gonçalves, O. S.; Sabino, J. C.; Igue, T.; Vilela, R. C. F. (1993) Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos em mamão. *Bragantia*, 52: 7-15.

Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoramento do mamão (*Carica papaya* L.). *Boletim de Agricultura*, 2ª ed., Belo Horizonte: MG, n. 5 e 6, 32p.

Marin, S. L. D. (2002) Melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): Habilidade combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'. Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Marin, S. L. D.; Gomes, J. A. (1986) Morfologia e biologia floral do mamoeiro. *Informe Agropecuário*, 134: 10-14.

Marin, S. L. D.; Gomes, J. A.; Salgado, J. S.; Martins, D. dos S.; Fullin, E. A. (1995) Recomendações para a cultura do mamoeiro dos grupos Solo e Formosa no Estado do Espírito Santo. Vitória, ES, EMCAPA. p. 57. (Circular Técnica, nº 3).

Marin, S. L. D.; Silva, J. G. F. (1996) Aspectos econômicos e mercados para a cultura do mamoeiro do grupo Solo na região do norte do Espírito Santo. In: Mendens LG, Dantas JLL, Morales CFG (eds.) *Mamão no Brasil*. Cruz das Almas: EUFBA/EMBRAPA, p. 3-20.

Nakasone, H. Y. (1980) Melhoramento de mamão no Havaí. In: Simpósio Brasileiro sobre a cultura do mamoeiro, 1., Jaboticabal, 1980. *Anais*. Jaboticabal, FCAV/UNESP, p. 275-287.

Paterniani, E. (1973) Recent studies on heterosis. In: Moav, R. (ed.) Agricultural Genetics Selected Topics. National Council for Research and Development, p. 1-22.

Ramos, H. C. C. (2007) Melhoramento populacional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) assistido por marcadores microssatélites. *Dissertação de mestrado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ, 136p.

Ruggiero, C. (1988) *Mamão*. FCAV/UNESP, Jaboticabal, SP., 428 p.

Silva, F. F.; Pereira, M. G.; Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Viana, A. P.; Daher, R. F.; Ramos, H. C. C.; Ferregueti, G. A. (2007a) Evaluation of the sexual expression in a segregating BC1 papaya population. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 7:16-23.

Storey, W. B. (1941) The botany and sex relationships of the papaya. In: Papaya production in the Hawaiian Islands. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 87: 5-22.

Yamanish, O. K.; Mello, R. M.; Martins, V. A.; Lima, L. A.; Fagundes, G. R. (2006) Comportamento do mamoeiro Sekati nas condições do oeste da Bahia. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 28: 79-82.

3.5. HERANÇA DAS ANOMALIAS FLORAIS E CAPACIDADE ESPECÍFICA DE COMBINAÇÃO EM MAMOEIRO (*Carica papaya* L.)

3.5.1. RESUMO

O conhecimento da herança de caracteres é muito importante para a condução de programas de melhoramento, de forma que se possa conhecer o parâmetro a ser trabalhado. A presente pesquisa objetivou estimar a herança da esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria, no mamoeiro, utilizando linhagens Solo e Formosa, e dois testadores elites, base estreita e não-relacionados, SS72/12 (Solo) e JS12 (Formosa) na produção de híbridos entre linhagens de grupos distintos de mamoeiro. Estimou-se, em duas épocas do ano, março e julho/2007, o número de frutos carpelóides (NFC) e pentândricos (NFP), o número de nós sem frutos (NSF), o somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e o comprimento do “pescoço” em centímetros (CPE). Analisou-se o grau médio de dominância (\bar{d}) de cada característica, bem como a capacidade específica de combinação (CEC), considerando os desvios, entre as linhagens. Os materiais Solo tendem a dominar para maiores médias do NFC e NFP, e estas apresentaram, de forma geral, ação gênica do tipo sobredominante. O NSF e o CPE apresentaram, de forma geral, dominância parcial, onde os genitores Formosa dominam para maiores médias nas épocas de maior incidência da esterilidade de verão, e os genitores Solo, dominam para menores médias nos

meses de menor incidência. O testador Formosa JS12 discriminou melhor os cruzamentos, comparando-o com o testador Solo SS72/12. As combinações entre o testador SS72/12 e as linhagens Costa Rica, Tailândia e Mamão roxo, e as combinações entre o testador JS12 e as linhagens Caliman G e SS(prog. Tainung) apresentaram baixa complementação alélica para a esterilidade de verão nas duas épocas. A combinação Costa Rica x SS72/12 expressou, simultaneamente, redução de todas as variáveis estudadas, sendo este cruzamento muito promissor, considerando os aspectos reprodutivos. Os desvios de dominância foram mais importantes do que os efeitos aditivos em todas as características, portanto, existe a possibilidade de obtenção de híbridos com médias reduzidas das anomalias aqui estudadas.

3.5.2. ABSTRACT

The knowledge of traits inheritance is important to conduct breeding programs; it is a manner to be familiar with the parameter that will be analyzed. The goal of this work was to estimate the summer sterility, the carpellody and the pentandria inheritances in papaya, using Solo and Formosa inbreed lines, and two elite testers that have a narrow genetic basis and are unrelated, SS72/12 (Solo) and JS12 (Formosa). These testers were used to produce hybrids among lines from distinct papaya groups. The evaluations were conducted in March and July, 2007. The characteristics evaluated were number of carpellic fruits (NCF), number of pentandry fruits (NPF), number of nodes lacking fruits (NLF), NCF+NPF+NLF (SOM), and neck length (NLE). Both average degree of dominance (\bar{d}) and specific combining ability (SCA) of each trait were analyzed, considering the deviations among the inbreed lines. Solo materials tend to dominate the highest means of both NCF and NPF. In general; these characteristics showed an overdominance gene action. The NLF and NLE showed partial dominance gene action and the Formosa genitors have a tendency to dominate the highest means during the periods of the highest incidence of summer sterility, while Solo genitors tend to dominate the shortest means during

the months of the lowest incidence of this abnormality. The Formosa JS12 tester was more efficient than the Solo SS72/12 tester to discriminate the crosses. The hybrid combinations between the SS72/12 tester and Costa Rica, Tailândia and Mamão roxo, and the combinations between the JS12 tester and Caliman G and SS (prog. Tainung) showed low allelic complementation to summer sterility in both seasons. The Costa Rica x SS72/12 combination expressed a simultaneous decrease of all analyzed traits; it can be appointed as a promising cross, considering the reproductive aspects. The dominance deviations were more important than the additive deviations, in all traits. Therefore, it is a possible to obtain hybrids with low means of the abnormalities studied in the present work.

3.5.3. INTRODUÇÃO

Segundo Pereira (2003), para se alcançar sucesso em programas de melhoramento, há que se dispor de informações básicas relativas à herança dos principais caracteres agronômicos que se pretende melhorar, bem como da divergência genética disponível para o melhoramento. De acordo com Damasceno Junior et al. (2008), a herança da esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria é altamente complexa, e estes sugerem que tais características sejam consideradas como quantitativas.

A esterilidade de verão no mamoeiro ocorre quando flores hermafroditas, em determinadas condições ambientais, produzem ovário rudimentar, tornando-se uma flor basicamente masculina e, portanto, incapaz de produzir frutos (Awada, 1953; Storey, 1941). A carpeloidia nada mais é do que a transformação dos carpelos em estames, nos quais aderem à parede do ovário, descaracterizando morfológicamente o mesmo, dessa forma, os frutos provenientes de flores carpelóides apresentam-se deformados e, conseqüentemente, impróprios para a comercialização (Arkle Jr. e Nakasone, 1984; Couto e Nacif, 1999; Marin e Gomes, 1986). Os frutos produzidos a partir de flores pentândricas, igualmente aos frutos carpelóides, são também impróprios para o comércio. A pentandria também é um tipo de anomalia floral, na qual se caracteriza pela redução do

número de estames, de 10 para 5, na flor hermafrodita do mamoeiro, sendo que estes estames remanescentes produzem 5 sulcos profundos no ovário destas flores, que serão também observados nos frutos produzidos a partir das flores pentândricas, o que os tornam deformados (Couto e Nacif, 1999; Marin e Gomes, 1986).

O efeito que se espera com a exploração da heterose é o aumento da produtividade, porém, vários outros caracteres agrônômicos são também maximizados (Allard, 1971). De acordo com Giacometti e Mundim (1953), testes de combinação envolvendo variedades de mamão podem gerar resultados excelentes que permitirão a combinação híbrida apresentar características desejáveis de duas variedades superiores para produção de sementes com fins comerciais. Portanto, se faz necessário trabalhos relacionados a estudos da heterose, herança e capacidades combinatórias em que se considere não apenas a produtividade, mas também as características relacionadas com o processo reprodutivo, como a esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria, avaliadas em diferentes épocas do ano, que de uma forma ou de outra, estão ligadas diretamente à produção. Na literatura existem trabalhos relacionados à herança dos principais caracteres agrônômicos em mamoeiro, como por exemplo os trabalhos de Vasconcelos (1982), Cattaneo (2001) e Marin et al. (2006). Porém, trabalhos relacionados à herança das características reprodutivas no mamoeiro são raros, salvo algumas abordagens realizadas por Silva et al. (2007a) e Damasceno Junior et al. (2008).

De acordo com Sampaio et al. (1983), a não exploração do vigor híbrido, de forma geral, pode ser conseqüência de investigações insuficientes sobre os efeitos da heterose no mamoeiro. Em diversas partes do mundo, o melhoramento genético do mamoeiro tem o objetivo básico de obter apenas cultivares endógamas com características específicas, que visam atender às exigências dos mercados consumidores. No Brasil, os programas de melhoramento em andamento, atualmente, estão iniciando trabalhos que visam explorar e se beneficiar dos efeitos positivos da heterose na cultura.

Cattaneo (2001), trabalhando com análise de gerações, utilizando dois genótipos, Baixinho de Santa Amália e Maradol, pertencentes aos grupos Solo e Formosa, respectivamente, concluiu que existe a possibilidade de se explorar como estratégia de melhoramento genético as hibridações, visando o aumento da

produção de frutos no mamoeiro, visto a expressiva magnitude dos desvios de dominância encontrados. Considerando que a produtividade está diretamente relacionada com o processo reprodutivo da planta, observa-se a importância de estudos que visam mensurar os efeitos heteróticos da esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria, além da capacidade combinatória dos híbridos em relação a tais características.

Trabalhos realizados por Vitória et al. (2004) e Cattaneo (2001) demonstraram a clara distinção entre genótipos pertencentes aos grupos Solo e Formosa. Aliado a possibilidade de se proceder melhoramento interpopulacional e a necessidade de produção de híbridos superiores de mamoeiro, visto o elevado valor das sementes híbridas do híbrido mais utilizado, o Tainung 01 (Pereira, 2003), a utilização de testadores Solo e Formosa cruzados com materiais do grupo distinto para a produção de híbridos de mamoeiro se torna adequada às necessidades atuais da cultura.

Conforme Rawlings e Thompson (1962), testadores com baixa performance e que apresente uma baixa frequência de alelos favoráveis em locos importantes são mais efetivos na discriminação de linhagens. Porém, de acordo com Hallauer e Lopez-Perez (1979), quando se deseja a produção de híbridos, a utilização de testadores elites e não-relacionados são preferidos quando comparados com testadores pobres. Dessa forma, seguindo as recomendações realizadas pelos autores anteriormente citados, foram utilizados no presente trabalho, híbridos de mamoeiro produzidos a partir do cruzamento entre linhagens Solo e Formosa, tendo como testadores, as linhagens elites e não-relacionadas, JS12 e SS72/12. Sendo estes testadores elites e de base estreita, trabalhos envolvendo apenas a capacidade específica de combinação são recomendados. De acordo com Marin et al. (2006), a obtenção de híbridos superiores de mamoeiro se dá por meio do cruzamento entre materiais genéticos pertencentes a diferentes grupos gênicos, como por exemplo, materiais pertencentes aos grupos Solo e Formosa de mamoeiro.

No presente trabalho teve-se por objetivo principal, estimar a herança das características reprodutivas no mamoeiro, como a esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria, e avaliar as melhores combinações entre genitores Solo e Formosa quanto às características citadas anteriormente, com base na

capacidade específica de combinação, utilizando-se testadores elites, com base estreita e não-relacionados.

3.5.4. MATERIAL E MÉTODOS

3.5.4.1. Localização do experimento e Delineamento experimental

O delineamento estatístico utilizado nesta pesquisa foi em blocos ao acaso com duas repetições, constando de 2 experimentos distintos localizados em plantios experimentais na Empresa Caliman Agrícola S/A, em Linhares/ES, avaliados no final do mês de março e início do mês de julho de 2007.

3.5.4.2. Material vegetal

O primeiro experimento envolveu as linhagens pertencentes ao grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; e pertencentes ao grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12.

O segundo experimento constou de híbridos F_1 obtidos entre cruzamentos envolvendo cada linhagem do grupo Solo apresentada no experimento 1, com um testador Formosa (JS12), e híbridos entre os cruzamentos das linhagens Formosa (experimento 1), com um testador Solo (SS72/12). Ambos os testadores são de base estreita, elites e não-relacionados. Foi avaliado também o híbrido Mamão roxo x SS72/12. Foram avaliados 22 híbridos.

3.5.4.3. Avaliações realizadas

As características avaliadas foram: número de frutos carpelóides (NFC) e pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do “pescoço” (CPE), em centímetros. O NFC e NFP refere-se à produção de frutos deformados, ou seja, carpelóides e pentândricos,

respectivamente, enquanto que o NSF e CPE referem-se a ocorrência da esterilidade de verão, e o SOM corresponde a soma das características que produzem frutos impróprios para a comercialização (deformados) e, também, redução da produção por parte da esterilidade de verão, portanto, sua estimativa nos fornece informações sobre a redução da produção de frutos comercializáveis. Foram realizados desbastes dos frutos carpelóides e pentândricos nos meses de dezembro de 2006 e março de 2007, logo após o término da primeira avaliação, com o objetivo de não contar duas vezes o mesmo fruto. Assim sendo, os frutos referentes à avaliação do mês de março corresponderam aos frutos produzidos entre os meses de dezembro de 2006 a março de 2007, enquanto que os frutos avaliados no mês de julho, corresponderam aos frutos produzidos entre os meses de abril a junho de 2007. A avaliação do NSF foi através da mensuração do número de nós sem frutos, decorrentes das flores estéreis de verão, nas quais não produzem frutos. Deve-se considerar que a avaliação do NSF corresponde à produção de flores “estéreis de verão” diferenciadas há pelo menos três meses antes de cada avaliação. Portanto, a avaliação do mês de março foi referente aos meses de agosto a novembro de 2006, e a do mês de julho, aos meses de dezembro de 2006 a março de 2007. Assim sendo, no momento da avaliação dos nós sem frutos, estes também não apresentavam flores. As avaliações do NFC, NFP e NSF foram realizadas no campo, e a do CPE, no laboratório, utilizando-se imagens digitais, sendo estas analisadas pelo programa ImageJ, versão 1,32.

3.5.4.4. Análises genéticas

Foram calculados o grau médio de dominância (\bar{d}) e a capacidade específica de combinação (CEC). O primeiro parâmetro citado corresponde a relação d/a , onde “d” é o desvio do heterozigoto em relação a média dos homozigotos (d), e “a”, o desvio do homozigoto de maior valor em relação a média dos homozigotos, como descrito abaixo:

$$\bar{d} = d/a, \text{ onde...}$$

$$d = F_1 - [(P_1 + P_2)/2]$$

$$a = P_2 - [(P_1 + P_2)/2]$$

No cálculo do grau médio de dominância (\bar{d}), considerando a média das linhagens, foram utilizados como genitores, nos cruzamentos envolvendo as linhagens Solo, a média destas e a média do testador Formosa (JS12), respectivamente, e F₁, os Híbridos referentes às Linhagens Solo cruzadas com o testador Formosa (JS12); e genitores, nos cruzamentos envolvendo as linhagens Formosa, a média destas e a média do testador Solo (SS72/12), respectivamente, e F₁ os Híbridos referentes às Linhagens Formosa cruzadas com o testador Solo (SS72/12). A magnitude e direção da ação gênica foi conforme Stuber et al. (1987), que classificou como ausência de dominância, dominância parcial, dominância completa e sobredominância, quando $\bar{d} = d/a$ variou entre 0 a 0,20, 0,21 a 0,80, 0,81 a 1,20 e valores maiores que 1,21, respectivamente.

A capacidade específica de combinação (CEC) foi calculada conforme a expressão descrita abaixo, considerando o desvio de um cruzamento individual em relação à média geral dos desvios:

$$CEC_{ij} = \bar{X}_{ij} - \sum \bar{X}_{.j},$$

sendo “i” = progenitor feminino; e “j” = progenitor masculino (testador Solo ou Formosa).

As estimativas do grau médio de dominância e da capacidade específica de combinação foram realizadas em dados coletados em duas épocas distintas do ano, citadas anteriormente, fato este devido a grande sazonalidade apresentada no comportamento das características reprodutivas aqui avaliadas.

Também foram calculados os desvios-padrões referentes aos cruzamentos envolvendo as linhagens Solo x JS12 e linhagens Formosa x SS72/12, com o objetivo de avaliar a capacidade de cada testador em discriminar melhor o comportamento reprodutivo das linhagens com ele cruzadas.

Todos os cálculos aqui efetuados se encontram no Apêndice (final da Tese), bem como a média de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão de cada genitor e híbrido avaliados no presente experimento.

3.5.5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

De forma geral, os valores dos graus médios de dominância (\bar{d}) (Tabela 1) apresentaram algumas modificações na ação gênica demonstrada em março e julho. Em relação à carpeloidia (NFC) e à pentandria (NFP), toda ação gênica foi sobredominante, exceção apenas para a média do NFP dos híbridos Solo x JS12, avaliados no mês de julho, cuja ação gênica foi do tipo dominância parcial. Os graus médios de dominância para o NFC e NFP nos híbridos Solo x JS12 e Formosa x SS72/12 foram de 7,19 e 4,85, 3,84 e 1,36, respectivamente, no mês de março, e 2,01 e -48,03, 0,29 e 12,89, respectivamente, no mês de julho (Tabela 1). Considerando a média dos híbridos para o sentido da ação gênica, conclui-se, com exceção do NFC, nos híbridos Formosa x SS72/12, no mês de julho, que existe uma tendência de domínio dos valores de NFC e NFP dos genitores de maiores médias, visto o sinal positivo do \bar{d} , neste caso, os genitores pertencentes ao grupo Solo (médias não mostradas). Valores maiores para a carpeloidia (Damasceno Junior et al. 2008; Silva et al., 2007a; Awada e Ikeda, 1975) e pentandria (Silva et al., 2007a) se dá nas épocas mais frias do ano.

Considerando a média dos híbridos, observa-se, para o número de nós sem frutos (NSF), predomínio da dominância parcial, exceto para os híbridos Solo x JS12 no mês de julho, no qual apresentaram ausência de dominância. Também, na Tabela 1, pode-se notar que os valores do grau médio de dominância no mês de março são negativos, enquanto que no mês de julho são positivos. Portanto, na época de maior incidência da esterilidade de verão, no momento representada apenas pelo NSF, seus valores tendem para os genitores de maiores médias, no caso os genitores Formosa (médias não mostradas), enquanto que nas épocas de menor incidência do problema, os genitores Solo dominam para a esterilidade de verão. Sabe-se que os valores para o NSF encontrados em março correspondem ao efeito das épocas mais frias do ano, ou seja, meses anteriores, e os resultados encontrados no mês de julho são referentes aos meses anteriores, ou seja, nos meses mais quentes do ano, na qual existe uma maximização dos valores médios para a esterilidade de verão. De acordo com Arkle Jr. e Nakasone (1984), a esterilidade de verão tem ocorrência maior nos períodos mais quentes do ano.

Além do NSF, o comprimento do pescoço em centímetros (CPE) também é uma variável que nos fornece um indicativo do comportamento da esterilidade de verão. O CPE apresentou resultados bastante semelhantes ao NSF, quanto ao tipo e sentido da ação gênica, fato este esperado, por se tratar também da esterilidade de verão.

As deformações nos frutos (NFC e NFP) e a esterilidade de verão (NSF e CPE), no geral, apresentaram bastante coerência quanto ao tipo e direção da ação gênica, demonstrando que o parâmetro grau médio de dominância pode ser muito útil no melhoramento genético do mamoeiro, onde se deseja a redução das anomalias estudadas. Porém, de acordo com Damasceno Junior et al. (2008), as características reprodutivas são de herança complexa e, portanto, governada por vários genes.

Como já relatado e discutido anteriormente, a esterilidade de verão tem, no geral, ação gênica do tipo dominância parcial, na qual tende, nas épocas de maior incidência, aos genitores de maiores médias. Assim sendo, observa-se que tal característica não se constitui em uma característica simples de se trabalhar no melhoramento genético que visa à redução de seus valores médios. Portanto, se faz altamente necessário uma avaliação criteriosa dos genitores a serem utilizados nos programas de melhoramento, devendo estes, apresentar valores reduzidos para esterilidade de verão. Porém, os efeitos expressivos dos desvios de dominância nas características aqui avaliadas podem contribuir para uma imprevisibilidade no comportamento dos híbridos gerados pelas linhagens selecionadas.

Quanto ao SOM, representado pela soma da carpeloidia (NFC), pentandria (NFP) e número de nós sem frutos (NSF), não houve coerência quanto ao tipo de ação gênica (Tabela 1). Talvez em função da variável se constituir de um somatório de três variáveis que se comportam de forma distinta entre elas.

No presente trabalho, quanto menores forem os valores para a capacidade específica de combinação (CEC), mais úteis estes serão, pois uma boa complementação alélica entre os genitores se traduz em aumento do problema, ou seja, aumento da esterilidade de verão, carpeloidia e pentandria. Giacometti e Mundim (1953) relataram que foram executados centenas de cruzamentos envolvendo cultivares de mamoeiro, porém, devido à heterozigose dos materiais genéticos utilizados, poucas combinações desejadas foram obtidas.

Tabela 1 – Grau médio de dominância (\bar{d}) em mamoeiro (*Carica papaya* L.) para o número de frutos carplóides (NFC) e pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, avaliados em duas épocas distintas do ano, março e julho de 2007, na Coleção de Germoplasmas da Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| | NFC | | NFP | | NSF | | SOM | | CPE | |
|----------------------------------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|
| | MARÇO | JULHO | MARÇO | JULHO | MARÇO | JULHO | MARÇO | JULHO | MARÇO | JULHO |
| Caliman M5 x JS12 | 70,20 | 0,71 | 0 | 0,42 | -0,33 | 0,24 | 0,17 | 0,34 | -0,32 | 0,75 |
| Triwan Et x JS12 | 74,52 | 2,79 | 0 | 1,35 | 0,46 | 0,31 | 0,77 | 0,47 | 1,37 | 0,77 |
| Diva x JS12 | 10,11 | 1,82 | 3,76 | 0,52 | -0,50 | 0,20 | -0,02 | 0,57 | -0,53 | 0,50 |
| Grampola x JS12 | 1,80 | 5,66 | 0 | -1,00 | -0,17 | 0,08 | -0,02 | 0,19 | -0,08 | 0,85 |
| Sunrise Solo x JS12 | 10,26 | 0,12 | 0 | -0,49 | -0,56 | 0,13 | 0,03 | 0,17 | -0,50 | 0,49 |
| Caliman GB x JS12 | 56,33 | 3,92 | 0 | 3,66 | -1,00 | 0,29 | 0,02 | 0,68 | -0,94 | 0,98 |
| Caliman SG x JS12 | 10,05 | 0,99 | 0 | -1,00 | -0,38 | 0,16 | -0,13 | 0,26 | -0,25 | 0,45 |
| Caliman G x JS12 | 33,00 | 5,66 | 0 | 2,63 | -0,42 | -0,59 | -0,22 | -0,34 | -0,41 | -0,43 |
| Kapoho Solo (p. amarela) x JS12 | 12,75 | 2,20 | 0 | -0,57 | -1,18 | 0,81 | -0,32 | 1,04 | -0,36 | 1,39 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 40,55 | 10,20 | 0 | 0 | -0,84 | 0,34 | -0,13 | 0,65 | -0,90 | 1,33 |
| São Mateus x JS12 | -0,40 | -0,48 | 0 | 0 | -0,10 | -0,16 | -0,28 | 0,02 | -0,20 | 0,00 |
| Kapoho Solo (p. vermelha) x JS12 | 3,14 | 2,44 | 9 | 10,46 | -0,33 | -0,47 | 0,59 | -0,18 | -0,28 | -0,22 |
| SS (prog. Tainung) x JS12 | 3,46 | 1,36 | 0,14 | -0,40 | -0,89 | -0,63 | 0,05 | -0,57 | -0,85 | -0,38 |
| Mamão roxo x JS12 | 3,69 | 2,55 | 1,10 | 0,30 | -0,43 | -0,26 | 0,23 | 0,18 | -0,01 | 0,42 |
| *Linhagens Solo x JS12 | 7,19 | 2,01 | 3,84 | 0,29 | -0,46 | 0,03 | 0,05 | 0,25 | -0,30 | 0,48 |
| Waimanalo x SS72/12 | 6,83 | 3,42 | 0 | 0 | -1,03 | 3,81 | -0,90 | 3,31 | -1,00 | 1,16 |
| Costa Rica x SS72/12 | -0,11 | -0,98 | 0 | 0 | -1,00 | -5,27 | -0,44 | -2,62 | -1,00 | -42,07 |
| Tailândia x SS72/12 | 1,39 | -1,86 | 0,08 | 1,25 | -2,56 | -0,86 | 0,31 | -1,94 | -3,07 | -0,92 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 2,28 | -1,60 | 0 | 0 | 0,20 | -0,35 | 0,41 | -0,98 | 0,50 | -0,07 |
| Mamão roxo x SS72/12 | -0,75 | 2,77 | 0,55 | 0,06 | -2,12 | -6,06 | -0,65 | -44,66 | -1,56 | -7,37 |
| Maradol (orig. México) x SS72/12 | 0 | -1,36 | 0 | 0 | -0,65 | 3,24 | -0,70 | 2,96 | -0,01 | 0,33 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 1 | -0,90 | 0 | 0 | -0,32 | 1,29 | -0,22 | -1,50 | 1,34 | 3,98 |
| Sekati x SS72/12 | 4,61 | -0,67 | 4,33 | 0 | -1,66 | 0,38 | 0,55 | -0,15 | -1,38 | 2,81 |
| **Linhagens Formosa x SS72/12 | 4,85 | -48,03 | 1,36 | 12,89 | -0,68 | 0,28 | -0,49 | -1,65 | -0,73 | 0,40 |

* P1 = Média das Linhagens Solo, P2 = Média do testador Formosa (JS12), F₁ = Híbridos Linhagens Solo cruzadas com um testador Formosa (JS12); ** P1 = Média das Linhagens Formosa, P2 = Média do testador Solo (SS72/12), F₁ = Híbridos Linhagens Formosa cruzadas com um testador Solo (SS72/12).

Considerando apenas o NFC e o NSF, representando a carpeloidia e a esterilidade de verão, respectivamente, os valores dos desvios-padrão foram mais altos quando se utilizou o testador JS12. Tais desvios atingiram valores de 1,39 e 1,27 para março e julho, e 1,79 e 5,03 para março e julho, respectivamente para o NFC e NSF, utilizando-se o testador JS12, enquanto que quando se utilizou o testador SS72/12, os valores foram de 0,62 e 0,77 para março e julho, e 1,63 e 4,20 para março e julho, respectivamente para o NFC e NSF. Portanto, visto a maior variação em torno da média apresentada pelos valores dos desvios-padrão utilizando-se o testador JS12, pode-se concluir que este possibilitou uma melhor discriminação das linhagens Solo com ele cruzadas, quando comparado com o testador SS72/12, embora não se tenha utilizado as mesmas linhagens para cada testador. Hallauer e Lopez-Perez (1979), trabalhando com milho, utilizaram um testador elite (Mo17) e, obtiveram valores similares a de um testador pobre (linhagens S₁ e S₈), que possui, conhecidamente, uma alta capacidade em discriminar as combinações híbridas. Esses resultados foram explicados em função do Mo17 se tratar de um testador não relacionado, com “background” distinto das linhagens BSSS cruzadas com o referido testador. Os testadores utilizados no presente trabalho, apesar de serem elites, são de grupos de mamoeiro distintos das linhagens com ele cruzadas e que, no geral, ambos propiciaram boa discriminação entre as combinações produzidas.

Conforme descrito na Tabela 2, os cruzamentos envolvendo as linhagens Costa Rica, Tailândia e Mamão roxo, ambas cruzadas com o testador Solo (SS72/12), e SS (prog. Tainung) e Caliman G cruzadas com o testador JS12, apresentaram reduções significativas na esterilidade de verão nas duas épocas de avaliação, sendo todos os valores de CEC negativos, da ordem de -1,03 para as três primeiras combinações citadas acima, e, -2,17 e -0,12 para as duas últimas combinações, respectivamente, citadas, no mês de março, e -6,52, -1,56, -8,02, -6,53 e -7,27, no mês de julho, para as mesmas combinações, respectivamente. Vale ressaltar que as combinações Costa Rica x SS72/12, Mamão roxo x SS72/12 e SS (prog. Tainung) x JS12 apresentaram uma capacidade de complementação alélica muito baixa para a esterilidade de verão, quando comparada com a maioria dos híbridos avaliados. Porém, apenas o cruzamento Costa Rica x SS72/12 apresentou CEC negativas para todas as características aqui avaliadas. As combinações Tailândia x SS72/12 e, Mamão

Tabela 2 – Capacidade específica de combinação em mamoeiro (*Carica papaya* L.) para o número de frutos carplóides (NFC) e pentândricos (NFP), número de nós sem frutos (NSF), somatório do NFC + NFP + NSF (SOM) e comprimento do pescoço (CPE), em centímetros, avaliados em duas épocas distintas do ano, março e julho de 2007, na Coleção de Germoplasmas da Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| | NFC | | NFP | | NSF | | SOM | | CPE | |
|----------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|
| | MARÇO | JULHO |
| Caliman M5 x JS12 | -0,03 | -0,89 | -0,24 | -0,22 | 0,27 | 1,31 | 0,03 | 0,04 | -0,44 | 2,15 |
| Triwan Et x JS12 | -1,03 | -0,68 | -0,14 | -0,06 | 3,77 | 1,98 | 2,63 | 1,09 | 14,23 | 2,35 |
| Diva x JS12 | -0,18 | 1,27 | -0,00 | -0,03 | -0,47 | 1,81 | -0,61 | 2,90 | -2,23 | 0,08 |
| Grampola x JS12 | -1,37 | -1,39 | -0,19 | -0,30 | 1,15 | 2,14 | -0,37 | 0,30 | 1,92 | 3,80 |
| Sunrise Solo x JS12 | -0,28 | -1,12 | 0,55 | -0,03 | -0,72 | 1,07 | -0,41 | -0,02 | -1,96 | 0,50 |
| Caliman GB x JS12 | 2,01 | 1,22 | -0,13 | -0,14 | -2,28 | 2,58 | -0,37 | 3,51 | -5,27 | 4,55 |
| Caliman SG x JS12 | -1,06 | -1,23 | -0,14 | -0,30 | 0,06 | 1,19 | -1,21 | -0,48 | 0,20 | -0,52 |
| Caliman G x JS12 | -1,43 | 0,60 | -0,19 | -0,11 | -0,12 | -7,27 | -1,71 | -6,93 | -1,19 | -11,15 |
| Kapoho Solo (p. Amarela) x JS12 | 0,46 | -0,22 | -0,19 | -0,18 | -0,47 | 7,14 | -0,11 | 6,58 | -0,55 | 8,76 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0,68 | 0,06 | -0,16 | -0,11 | -1,95 | 3,53 | -1,40 | 3,33 | -5,47 | 7,73 |
| São Mateus x JS12 | -2,08 | -2,00 | -0,24 | -0,30 | 1,87 | -0,03 | -0,86 | -0,66 | 1,61 | -1,86 |
| Kapoho Solo (p. Vermelha) x JS12 | 0,61 | 0,95 | 1,00 | 0,59 | 0,62 | -6,43 | 2,28 | -5,02 | 0,94 | -8,33 |
| SS (prog. Tainung) x JS12 | 2,96 | 1,20 | -0,04 | 0,09 | -2,17 | -6,53 | 0,78 | -5,37 | -4,96 | -7,25 |
| Mamão roxo x JS12 | 0,76 | 2,23 | 0,15 | 1,13 | 0,42 | -2,50 | 1,38 | 0,72 | 3,19 | -0,81 |
| Waimanalo x SS72/12 | 0,78 | 1,05 | -0,15 | 0,10 | -1,03 | 0,72 | -0,40 | 3,72 | -2,04 | 3,87 |
| Costa Rica x SS72/12 | -0,65 | -0,65 | -0,15 | -0,26 | -1,03 | -6,52 | -1,84 | -6,49 | -2,04 | -8,28 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,97 | -0,39 | 0,13 | -0,10 | -1,03 | -1,56 | 0,07 | -3,16 | -2,04 | -4,12 |
| Mamão Bené x SS72/12 | -0,09 | -0,62 | 0,10 | 0,09 | 4,07 | 3,29 | 4,08 | 1,72 | 5,86 | 3,30 |
| Mamão roxo x SS72/12 | -0,25 | 2,98 | 0,40 | 0,90 | -1,03 | -8,02 | -0,88 | -4,12 | -2,04 | -10,58 |
| Maradol (orig. México) x SS72/12 | -0,63 | -0,74 | -0,15 | -0,26 | 0,66 | 3,82 | -0,11 | 4,64 | 2,57 | 5,91 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | -0,38 | -0,89 | -0,15 | -0,26 | 0,41 | 6,07 | -0,11 | 0,64 | 1,78 | 9,79 |
| Sekati x SS72/12 | 0,25 | -0,72 | -0,02 | -0,18 | -1,03 | 2,19 | -0,80 | 3,04 | -2,04 | 0,10 |

roxo x SS7/12 e Caliman G x JS12 apresentaram uma elevação da carpeloidia em março e julho, respectivamente, e o híbrido SS (prog. Tainung) x JS12 apresentou elevação da mesma característica nas duas épocas avaliadas.

O híbrido Costa Rica x SS72/12 apresentou, quanto ao NFC, ausência de dominância em março, e dominância completa tendendo para o genitor de menor média em julho, no caso a linhagem Costa Rica ($\bar{X} = 0,278$), e ausência de dominância para o NFP nas duas épocas, e dominância completa e sobredominância, para o NSF em março e julho, respectivamente, tendendo para o genitor de menor média, novamente a linhagem Costa Rica, na qual apresentou médias de zero e 4,28 nós sem frutos em março e julho, respectivamente.

Vale dizer, que vários outros cruzamentos, descritos na Tabela 2, apresentaram também resultados muito interessantes no que se refere à redução da esterilidade de verão, como, por exemplo, Kapoho Solo (polpa vermelha) e São Mateus, ambas linhagens cruzadas com o testador JS12.

No presente trabalho, observa-se magnitudes superiores dos valores atribuídos aos desvios de dominância em relação aos efeitos aditivos, na maioria dos casos, para a carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão, representados pelas ações gênicas dos tipos sobredominante, para as duas primeiras características citadas, e dominante, para a última. De acordo com Cruz e Carneiro (2003), a heterose manifestada em híbridos intervarietais é função direta do valor genotípico do heterozigoto, sendo este expresso pelo grau médio de dominância e da diversidade genética entre as populações intercruzadas. Conforme Ramalho et al. (1997), quando há a predominância de interações alélicas dos tipos dominante ou sobredominante, a melhor estratégia a ser adotada no programa de melhoramento é a exploração de híbridos, e não a seleção de indivíduos ou linhagens superiores. Marin et al. (2006) sugeriram a exploração de híbridos na cultura do mamoeiro como forma de aumentar a produção e a qualidade dos frutos. Portanto, como no presente caso, os efeitos dos desvios de dominância foram mais expressivos do que os efeitos aditivos na expressão das características avaliadas, pode-se também sugerir a exploração de híbridos em programas de melhoramento do mamoeiro que visam a redução da incidência da esterilidade de verão, carpeloidia e pentadria.

3.5.6. CONCLUSÃO

Os materiais Solo, de forma geral, dominam para os níveis ou valores das deformações nos frutos (NFC e NFP) e esta, de forma geral, apresentam ação gênica do tipo sobredominante, tendendo aos genitores de maiores médias.

A esterilidade de verão, representada pelo NSF e CPE apresentaram, também de forma geral, dominância parcial e que tende para os genitores de maior média, no caso os genitores Formosa, nas épocas de maior incidência do problema, tornando a característica muito importante a ser considerada em trabalhos de melhoramento genético do mamoeiro. Nas épocas de menor incidência da esterilidade de verão, os genitores Solo tendem a dominar para valores menores para o número de nós sem fruto (NSF) e comprimento do pescoço em centímetros (CPE).

O testador JS12 possibilitou melhor discriminação entre as combinações utilizando as linhagens Solo, quando comparado com o testador SS72/12 cruzado com linhagens Formosa. Vale dizer, que se deve ter cautela em tal comparação, visto que as linhagens cruzadas com o testador JS12 são diferentes das linhagens cruzadas com o testador SS72/12.

Os cruzamentos que apresentaram menores CEC para a esterilidade de verão nas duas épocas foram Costa Rica x SS72/12, Tailândia x SS72/12, Mamão roxo x SS72/12, SS (prog. Tainung) x JS12 e Caliman G x JS12, sendo que apenas a primeira combinação apresentou valores de CEC negativos para a carpeloidia (NFC) nas duas épocas avaliadas, e nenhuma elevação da pentandria (NFP).

Os efeitos relacionados aos desvios de dominância foram mais importantes do que os relacionados aos efeitos aditivos, portanto, recomenda-se a exploração de híbridos no melhoramento do mamoeiro, visando à redução das médias de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão.

3.5.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Allard, R. W. (1971) *Princípios do melhoramento genético das plantas*. 2ª ed.. São Paulo: Edgar Blucher, 381p.

Arkle Jr., T. D.; Nakasone, H. Y. (1984) Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. *HortScience*, 19:832-834.

Awada, M. (1953) Effects of moisture on yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). University of Hawaii. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 97, 4p.

Awada, M.; Ikeda, W. S. (1975) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). Honolulu. Hawaii: University of Hawaii, 16p (*Technical Bulletin*, 33).

Cattaneo, L. F. (2001) Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.): habilidade Combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Couto, F. A. D.; Nacif, S. R. (1999) Hibridação em mamão. In: Borém, A. (org) *Hibridação artificial de plantas*. Viçosa, MG: UFV, 307-329.

Cruz, C. D.; Carneiro, P. C. S. (2003) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG: UFV, 585p.

Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Silva, F. F.; Viana, A. P.; Pereira, M. G. (2008) Comportamento floral de híbridos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) no final do verão e início da primavera. *Revista Ceres*, 55(4): 310-316.

Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoramento do mamão (*Carica papaya* L.). *Boletim de Agricultura*, 2ª ed., Belo Horizonte: MG, n. 5 e 6, 32p.

Hallauer, A. R.; Lopez-Perez, E. (1979) Comparisons among testers for evaluating lines of corn. 34th *Annual corn & Sorghum Research Conference*: 57-75.

Marin, S. L. D.; Gomes, J. A. (1986) Morfologia e biologia floral do mamoeiro. *Informe Agropecuário*, 134(12): 10-14.

Marin, S. L. D.; Pereira, M. G.; Amaral Júnior, A. T.; Martelleto, L. A. P.; Ide, C. D. (2006) Heterosis in papaya hybrids from partial diallel of 'Solo' and 'Formosa' parents. *Crop Breeding Applied Biotechnology*, 6: 24-29.

Pereira, M. G. (2003) Melhoramento Genético do Mamoeiro (*Carica papaya* L.): Desenvolvimento e recomendação de Híbridos. In: *I Semana Acadêmica de Horticultura do Espírito Santo – SEAHORTES*, 1: 61-65.

Ramalho, M.; Santos, J. B. dos; Pinto, C. B. (1997) *Genética na agropecuária*. 6 ed., São Paulo: Globo, 359p.

Rawlings, J. C.; Thompson, D. L. (1962) Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Science*, 2:217-220.

Sampaio, H. S.; Luna, J. V. U.; Sampaio, L. S. V. (1983) Comportamento de linhas endógamas de mamão (*Carica papaya* L.) e seus híbridos, em solo infestado com *Phytophthora* sp. *Magistra*, 1:36-45.

Silva, F. F.; Pereira, M. G.; Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Viana, A. P.; Daher, R. F.; Ramos, H. C. C.; Ferregueti, G. A. (2007a) Evaluation of the sexual expression in a segregating BC1 papaya population. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 7:16-23.

Storey, W. B. (1941) The botany and sex relationships of the papaya. In: Papaya production in the Hawaiian Islands. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 87: 5-22.

Stuber, C. W.; Edwards, M. D.; Wendel, J. F. (1987) Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Science*, Madison, 27: 639-648.

Vasconcelos, H. S. V.; Sampaio, L. S. V.; Luna, J. V. U. (1982) Comportamento de linhas endógamas de mamão (*Carica papaya* L.) e seus híbridos, em solo infestado com *Phytophthora* sp. *Proceedings of the Tropical Region*, 25: 301-304.

Vitória, A. P.; Souza Filho, G. A.; Bressan-Smith, R. E.; Pinto, F. O.; Paiva, L. B.; Guimarães, O. S.; Oliveira, M. P. A.; Daher, R. F.; Pereira, M. G. (2004) DNA fingerprint of *Carica papaya* L. Genotypes by RAPD markers. *Journal of New Seeds*, 61: 51-65.

4. RESUMO E CONCLUSÃO GERAL

O melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.) tem grandes desafios no que se refere ao desenvolvimento de genótipos superiores resistentes a doenças como a meleira, um dos grandes problemas fitossanitários da cultura, bem como genótipos que apresentem menores taxas de anomalias florais, carpeloidia, pentandria e esterelidade de verão, um outro problema importante da cultura. Para o primeiro problema, o melhorista tem que recorrer às espécies silvestres da família Caricaceae que a literatura reporta como repositórios de genes de resistência a diversas doenças, como por exemplo, aos vírus do mosaico e da meleira, além da firmeza de polpa e outras características importantes ausentes na forma cultivada e que, através da introgressão, podem ampliar a base genética da forma cultivada. Desta forma, o melhorista deverá utilizar a hibridação interespecífica; porém, para ser bem sucedido, conhecimentos citogenéticos, como a similaridade do cariótipo, nível de ploidia, estabilidade meiótica, devem ser gerados tanto para a forma cultivada quanto para as espécies silvestres. Quanto ao segundo problema, o melhorista deve conhecer a herança genética das anomalias florais e como os genótipos se comportam com relação a essas anomalias. Assim, nesta tese, teve-se por objetivo a geração de conhecimentos citogenéticos, genéticos e moleculares, que poderão auxiliar no melhoramento genético da forma cultivada.

Estudos citogenéticos, como a determinação do cariótipo, foram realizados nas espécies *Carica papaya*, *Vasconcellea monoica*, *Vasconcellea cundinamarcensis* e *Jacaratia spinosa* e todas apresentaram cariótipo similar com

2n=18 cromossomos, todos pequenos e do tipo metacêntrico, exceto para *J. spinosa*, que apresentou também cromossomos do tipo submetacêntricos. Efetuaram-se, também, análises meióticas e de viabilidade polínica para a espécie cultivada, *C. papaya*, e uma silvestre, *V. monoica*. A meiose confirmou o nível diplóide para as espécies, bem como mostrou que a forma cultivada, apesar de apresentar algumas irregularidades na meiose, não compromete a sua estabilidade meiótica e nem a sua viabilidade polínica. O mesmo não pode ser concluído para a forma silvestre, porém, apesar de a meiose ter apresentado bastantes irregularidades, há a formação de grãos de pólen viáveis. Com base nas observações citogenéticas, conclui-se que o insucesso da hibridação entre a forma cultivada e as espécies silvestres não se deve a diferenças entre aspectos morfológicos dos cromossomos e do nível de ploidia. Estudos moleculares também foram realizados via RAPD e os resultados sugerem que as espécies *C. papaya*, *V. monoica* e *J. spinosa* apresentam baixa similaridade genética entre elas, assim sendo, mesmo havendo semelhanças no número de cromossomos, níveis de ploidia e morfologia cromossômica entre os gêneros *Carica* e *Vasconcellea*, dificuldades são esperadas em programas de hibridações interespecíficas envolvendo a espécie cultivada e as formas silvestres.

Com o objetivo de gerar conhecimentos sobre a forma cultivada, foram realizados experimentos utilizando híbridos e linhagens genitoras destes, avaliados em duas épocas distintas do ano, visando estimar parâmetros genéticos e a herança das anomalias florais de ocorrência comum no mamoeiro, sendo estas a carpeloidia, pentandria e a esterilidade de verão. Com base nestes estudos, constatou-se que, ao contrário da esterilidade de verão, a pentandria não é sazonal, e a carpeloidia foi sazonal apenas nas linhagens. Dentre as anomalias florais, a esterilidade de verão deve ser prioridade nos programas de melhoramento do mamoeiro, pois, conforme análises de correlação fenotípica, esta característica contribuiu com a maior parte na redução de frutos comercializáveis na cultura. Existe a possibilidade de seleção de linhagens e híbridos com taxas reduzidas de carpeloidia e esterilidade de verão, visto a grande variabilidade genética encontrada tanto nas linhagens como nos híbridos. Com os trabalhos de herança realizados, foi possível conhecer os tipos de ação gênica para as anomalias florais e, assim, direcionar os programas de melhoramento que visam à redução de tais anomalias. A carpeloidia e pentandria

são de herança sobredominante, na qual tende para os genitores de maiores médias, no caso os genitores do grupo Solo, e a esterilidade de verão apresentou dominância parcial, que tende para os genitores de menores médias na época de menor expressão do problema, e na época de maior expressão, para os genitores de maiores médias, no caso, os genitores dos grupos Solo e Formosa, respectivamente. Dessa forma, pode-se dizer que os efeitos relacionados à dominância são mais expressivos do que os efeitos aditivos na herança das anomalias florais aqui estudadas. Portanto, conclui-se que o desenvolvimento de híbridos de mamoeiro é a melhor estratégia para se gerar materiais genéticos com médias reduzidas de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acuizo, V. H. F.; Rojkind, M. C. (1987) Resistencia al vírus mancha anular del papaya e *Carica cauliflora*. *Ver. Mex. de Fitopat.*, 5: 61-62.

Alexander, M. P. (1969) Differential staining of aborted and nonaborted pollen. *Stain Techn*, 44: 117-122p.

Allard, R. W. (1971) *Princípios do melhoramento genético das plantas*. 2ª ed.. São Paulo: Edgar Blucher, 381p.

Aradhya, M. K.; Manshardt, R. M.; Zee, F.; Morden, C. W. (1999) A phylogenetic analysis of the genus *Carica* L. (Caricaceae) based on restriction fragment length variation in a *cpDNA* intergenic spacer region. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 46: 579-586.

Araújo, F. S.; Carvalho, C. R. (2005) Citogenética do mamoeiro (*Carica papaya*) como estudo de base dentro do programa do melhoramento. In: *3º Congresso Brasileiro de Melhoramento de Plantas*. Gramado, RS.

Arkle Jr., T. D.; Nakasone, H. Y. (1984) Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. *HortScience*, 19:832-834.

Arumuganathan, K; Earle, E. D. (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Mol. Biol. Rep.*, 9: 208-218.

Awada, M. (1953) Effects of moisture on yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). University of Hawaii. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 97, 4p.

Awada, M. (1958) Relationships of minimum temperature and growth rate with sex expression of papaya plants (*Carica papaya* L.) Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 38: 1-16.

Awada, M.; Ikeda, W. S. (1975) Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). Honolulu. Hawaii: University of Hawaii, 16p (*Technical Bulletin*, 33).

Badillo, V. M. (1971) *Monografía de la familia Caricaceae*. Maracay, Venezuela: Editorial Nuestra América C. A., 221p.

Badillo, V. M. (1993a) Caricaceae – Segundo Esquema. *Revista de la Facultad de Agronomía de la Univ. Central de Venezuela*. Maracay, p. 64.

Badillo, V. M. (1993b) Caricaceae. Publicada por la Asociación de Profesores Alcance 43, Universidad Central de Venezuela, Maracay, 111p.

Badillo, V. M. (2000) *Carica* L. vs. *Vasconcella* St. Hil. (Caricaceae): con la rehabilitación de este último. *Ernstia*, 10:74-79.

Bajpai, A.; Singh, A. K. (2006) Meiotic Behavior of *Carica papaya* L.; Spontaneous chromosome instability and elimination in important cvs. in North Indian conditions. *Cytologia*, 71(2): 131-136.

Baker, H. G. (1976) "Mistake" pollination as a reproductive system with special reference to the Caricaceae. In: Burley, J.; Styles, B. T. (eds.) *Tropical trees: variation, breeding and conservation*. Academic Press, London.

Baptista-Giacomelli, F. R.; Pagliarini, M. S.; Almeida, J. L. de (2000) Elimination of micronuclei from microspores in a Brazilian oat (*Avena sativa* L.) variety. Short communication. *Genetics and Molecular Biology*, 23(3): 681-684.

Bishop, D. K.; Park, D.; Xu, L.; Kleckner, N. (1992) DMC1: A meiosis-specific yeast homolog of *E. coli* recA required for recombination, synaptonemal complex formation, and cell cycle progression. *Cell*, 69: 439-456.

Boteon, M. (2005) Desafios da fruticultura e o mercado de mamão. In: Martins, D. S. *Papaya Brasil: mercado e inovações tecnológicas para o mamão*. Incaper, Vitória/ES, p 15-21.

Braun, W. A. C. (1960) Sugestões para o melhoramento genético de mamão – *Carica papaya* L.. *Agronomia*, 18: 3-15.

Bueno, L. C. de S.; Mendes, A. N. G.; Carvalho, S. P. de (2001) *Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos*. Lavras, MG: UFLA, 282p.

Caetano-Pereira, C. M; Pagliarini, M. S. (1997) Cytomixis in maize microsporocytes. *Cytologia*, 62: 351-355.

Cattaneo, L. F. (2001) Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.): Habilidade Combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Chan, Y. L. (1984) Studies on carpelloid of stamens in papaya (*Carica papaya* L.). *MARDI Research Bulletin* (Malaysia), 12: 17-162.

Charlesworth, D.; Gilmarin, P. (1998) Lily or billy - Y the difference. *Trends in Genetics*, 14: 261-262.

Costa, A. de F. S. da; Pacova, B. E. V. (2003) Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: Martins, D. dos S.; Costa, A. de F. S. da (eds.) *A cultura do mamoeiro – Tecnologia de Produção*, INCAPER, Vitória, ES, p. 59-102.

Costa, F. R. (2008) Estudo das relações genômicas em espécies de Caricaceae com base em marcadores citomoleculares. *Tese de doutorado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 82p.

Costa, F. R.; Pereira, T. N. S.; Hodnett, G. L.; Anderson, J. C.; Pereira, M. G., and Stelly, D. M. (2006) - Fluorescent in situ hybridization of 18S and 5S rDNA in papaya (*Carica papaya* L.). *Plant and Animal Genome*. XV Conference, San Diego, CA. p.153.

Couteau, F.; Belzile, F.; Horlow, C.; Grandjean, O.; Vezon, D.; Doutriaux, M. P. (1999) Random chromosome segregation without meiotic arrest in both male and female meiocytes of a *dmc1* mutant of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 11: 1623-1634.

Couto, F. A. D.; Nacif, S. R. (1999) Hibridação em mamão. In: Borém, A. (org.) *Hibridação artificial de plantas*. Viçosa, MG: UFV, 307-329.

Cruz, C. D. (2001) *Programa GENES, Aplicativo Computacional em Genética e Estatística*. Viçosa, MG: UFV, 648p.

Cruz, C. D.; Carneiro, P. C. S. (2003) *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG: UFV, 585p.

Cruz, C. D.; Regazzi, A. J. (2001) *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético*. Viçosa, MG: UFV, 390p.

Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Silva, F. F.; Viana, A. P.; Pereira, M. G. (2008) Comportamento floral de híbridos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) no final do verão e início da primavera. *Revista Ceres*, 55(4): 310-316.

Dantas, J. L. L.; Morales, C. F. G. (1996) Caracterização de germoplasma de mamão (*Carica* spp.). *Revista Brasileira de Fruticultura*, 18: 295-309.

Dantas, J. L. L.; Morales, C. F. G. (1999) Melhoramento genético do mamoeiro. In: Mendes, L. G.; Dantas, J. L. L.; Morales, C. F. G. (eds.) *Mamão no Brasil*. Cruz das Almas, BA: EUFBA/EMBRAPA/CNPMF, p. 93-120.

Darlington C. D.; Ammal E. K. J. (1945) *Chromosome atlas of cultivated plants*. George Allen and Unwin LTD., London.

Darlington, C. D. (1958) *Evolution of genetic systems*. London: Oliver and Boyd.

Darlington, C. D.; Wylie, A. P. (1955) *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. Allen & Unwin Ltd., London, 519 p.

Datta P. C. (1971) Chromosomal biotypes of *Carica papaya* L. *Cytologia* 36: 555-562.

De Candolle, A. (1884). *Origin of cultivated plants*. Kegan Paul, Trench, and Co., London.

Doyle, J. J.; Doyle, J. L. (1987) Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12: 13-15.

Eder-Silva, E.; Felix, L.P.; Bruno, R. (2007) Citogenética de algumas espécies frutíferas nativas do nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 29: 110-114.

Eustice, M.; Yu, Q.; Lai, C. W.; Hou, S.; Thimmapuram, J.; Liu, L.; Alam, M.; Moore, P. H.; Presting, G. G.; Ming, R. (2008) Development and application of

microsatellite markers for genomic analysis of papaya. *Tree Genetics & Genomes*, 4:333-341.

Faegri, K.; Van der Pijl, L. (1979) *The principles of pollination ecology*. Sinauer Associates, London, 224p.

Falconer, D. S.; Mackay, T. F. C. (1996) *Introduction to quantitative genetics*. London: Longman Malaysia, 463 p.

FAO. Papaya production and harvested area. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/>>. Acesso em: 08 de setembro de 2008.

Ferreira, M. E; Grattapaglia, D. (1998) *Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética*. 3ª ed., Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 220p.

Fitch, M. M. M.; Manshardt, R.; Gonsalves, D.; Slightom, J.; Sanford, J. (1992) Virus resistant papaya derived from tissues bombarded with the coat protein gene of papaya ringspot virus. *Biotechnology*, n. 10, p. 1466-1472.

Foltran, D. E.; Gonçalves, O. S.; Sabino, J. C.; Igue, T.; Vilela, R. C. F. (1993) Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos em mamão. *Bragantia*, 52: 7-15.

Frankel, R.; Galun, E. (1977) *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York. 281p.

Giacometti, D. C.; Ferreira, F. R. (1988) Melhoramento genético do mamão no Brasil e perspectivas. In: Simpósio Brasileiro sobre a cultura do mamoeiro, 2, Jaboticabal. *Anais...*, Jaboticabal: FCAV-UNESP, P. 377-387.

Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoramento do mamão (*Carica papaya* L.). *Boletim de Agricultura*, 2ª ed., Belo Horizonte: MG, n. 5 e 6, 32p.

Giacometti, D. C.; Mundim, L. B. (1953) Melhoramento do mamão (*Carica papaya* L.). *Boletim de Agricultura*, 2ª ed., Belo Horizonte: MG, n. 5 e 6, 32p.

Greilhuber, J.; Ehrendorfer, F. (1988) Karyological approaches to plant taxonomy. *ISI Atlas of science: Animal and plant sciences*, 289-297.

Guerra, M., (1986) Reviewing the chromosome nomenclature of Levan et al. *Revista Brasileira de Genética*, 4:741-743.

Hallauer, A. R.; Lopez-Perez, E. (1979) Comparisons among testers for evaluating lines of corn. 34th *Annual corn & Sorghum Research Conference*: 57-75.

Hartl, D. L.; Jones, E. W. (1998) *Genetics: Principles and analyses*. 4th edition., Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, Massachusetts, 842p.

Heslop-Harrison, J. (1966) Cytoplasmic connections between Angiosperm Meicytes. *Ann. Bot.*, 30: 592-600.

Heywood, V. H. (1985) *Flowering plants of the world*. Croon. Helm, London.

Hinojosa, R. L.; Montgomery, M. W. (1988) Industrialização do mamão. Aspectos bioquímicos e tecnológicos da produção de purê asséptico. In: Ruggiero, C. (Ed.) *Mamão*, Jaboticabal, FCAV, p. 89-110.

Hofmeyr, J. D. J. (1938) Genetical studies of *Carica papaya*. *South African Journal of Science*, 35: 300-304.

Hofmeyr J. D. J. (1941) The genetics of *Carica papaya*. *Chronica Botanica*, 6 (11): 245-247

Hofmeyr, J. D. J. (1967) Some genetic breeding aspects of *Carica papaya* L. *Agron. Trop.*, 17: 345-351.

Horner, H. T.; Palmer, R. G. (1995) Mechanisms of genic male sterility. *Crop Science*, 35(6): 1527-1535p.

Horovitz S.; Jiménez H. (1967) Cruzamientos interespecificos e intergenericos en Caricaceas y sus implicaciones fitotécnicas. *Agronomia Tropical*, 17:323-344.

Hu, J.; Quiros, C. F. (1991) Identification og broccoli and cauliflower cultivars with RAPD markers. *Plant Cell Rep.*, 10: 505-511.

Huziwara, Y. (1962) Karyotype analysis in some genera of compositae. VIII. Further studies on the chromosome of *Aster*. *American Journal of Botany*, 49: 116-119.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (1987) Projeto RADAM. Folha SE 24 Rio Doce. Rio de Janeiro, vol. 34: 540 p.

IBGE. Produção agrícola municipal: quantidade e valor da produção, área plantada e colhida. Disponível em: <<http://www.sidra.ibge.gov.br>>. Acesso em: 16 de março de 2007.

IPEMA – Instituto de Pesquisas da Mata Atlântica (2005) Conservação da Mata Atlântica no Estado do Espírito Santo: cobertura florestal e unidades de conservação. Vitória, ES: IPEMA, 152 p.

Jewell D. C.; Islam-Faridi, M. N. (1994) *A technique for somatic chromosome preparation and C-banding of maize*. In: M. Freeling and V. Walbot (eds.) “The maize handbook”. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Kaul, M. L. H. (1988) Male sterility in higher plants. Mongr. *Theor. Appl. Genet.*, Springer-Verlag, Berlin, n.10.

Kim, M. S.; Moore, P. H.; Zee, F.; Fitch, M. M. M.; Steiger, D. L.; Manshardt, R. M.; Paull, R. E.; Drew, R. A.; Sekioka, T.; Ming, R. (2002) Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. *Genome*, 45: 503-512.

Kodoru, P. R. K.; Rao, M. K. (1981) Cytogenetics of synaptic mutants in higher plants. *Theor. Appl. Genet.*, 59: 197-214.

Kumar, L. S. S.; Srinivasan, V. K. (1944) Chromosome number of *Carica dodecaphylla* Vell. *Curr. Sci*, 13:15.

Lattoo, S. K.; Khan, S.; Bamotra, S.; Dhar, A. K. (2006) Cytomixis impairs meiosis and influences reproductive success in *Chlorophytum comosum* (Thunb) Jacq. – an additional strategy and possible implications. *J. Biosci.*, 31(5): 629-637.

Levan, A.; Frediga, K.; Sandberg, A. (1964) Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*, 52: 201-220.

Liu, Z.; Moore, P. H.; Ma, H.; Ackerman, C. M.; Ragiba, M.; Yu, Q.; Pearl, H. M.; Kim, M. S.; Charlton, J. W.; Stiles, J. I.; Zee, F. T.; Paterson, A. H.; Ming, R. (2004) A primitive Y chromosome in papaya marks incipient sex chromosome evolution. *Nature*, 427:22-26.

Love, R. M. (1951) Varietal differences in meiotic chromosomes behavior of Brazilian wheats. *Agronomy Journal*, 43: 72-76.

Luna, J. V. U. (1986) Variedades de mamoeiro. *Informe Agropecuário*, Belo Horizonte, v. 12, n. 134, p.14-18.

Magdalita, P. M.; Drew, R. A.; Adkins, S. W.; Godwin, I. D. (1997) Morphological, molecular and cytological analyses of *Carica papaya* x *C. cauliflora* interspecific hybrids. *Theor Appl Genet*, 95: 224-229.

Magdalita, P. M.; Villegas, V. N.; Pimentel, R. B.; Bayot, R. G. (1988) Reaction of papaya (*Carica papaya*) and related species to ringspot virus. *J. Crop Sci.*, 13:129-132.

Magdalita, P. M.; Drew, R. A.; Godwin, I. D.; Adkins, S. W. (2003) An efficient interspecific hybridization protocol for *Carica papaya* L. x *C. cauliflora* Jacq. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 38: 523-530.

Marin, S. L. D. (2002) Melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): Habilidade combinatória de genótipos dos grupos 'Solo' e 'Formosa'. Tese de doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ.

Marin, S. L. D.; Gomes, J. A. (1986) Morfologia e biologia floral do mamoeiro. *Informe Agropecuário*, 134: 10-14.

Marin, S. L. D.; Gomes, J. A.; Salgado, J. S., Martins, D. dos S.; Fullin, E.A. (1995) Recomendações para a cultura do mamoeiro dos grupos Solo e Formosa no Estado do Espírito Santo. 4 ed. Vitória: EMCAPA, 57 p. (*Circular técnica*, 3).

Marin, S. L. D.; Pereira, M. G.; Amaral Júnior, A. T.; Martelleto, L. A. P.; Ide, C. D. (2006) Heterosis in papaya hybrids from partial diallel of 'Solo' and 'Formosa' parents. *Crop Breeding Applied Biotechnology*, 6: 24-29.

Marin, S. L. D.; Silva, J. G. F. (1996) Aspectos econômicos e mercados para a cultura do mamoeiro do grupo Solo na região do norte do Espírito Santo. In: Mendes LG, Dantas JLL, Morales CFG (eds.) *Mamão no Brasil*. Cruz das Almas: EUFBA/EMBRAPA, p. 3-20.

Mayeda, L. C. (1997) Estudo citogenético em dez taxons do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Dissertação* de mestrado. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. USP, Piracicaba. 89p.

McClintock, B. (1951) Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harb. *Quant. Biol.*, 16: 13-47.

Medina, J. C.; Garcia, J. L.; Salomon, E. A. G.; Vieria, L. F.; Renesto, O.; Figueiredo, N. M. S.; Canto, W. (1980) *Mamão: da cultura ao processamento e comercialização*. SP: Instituto de Tecnologia de Alimentos.

Micheletti de Zerpa, D. (1959) Citologia de híbridos interespecíficos em *Carica*. *Agron. Trop.*, 8(4): 135-144.

Micheletti de Zerpa, D. (1967) Informe sobre resultados de inoculaciones sobre lechosa (*Carica papaya* L.) com omin de la “deformation foliar y mancha em anillo” (distortion ringspot) em condiciones diversas. *Agron. Trop.* (17): 361-370.

Micheletti de Zerpa, D. (1980) Comportamento meiotico de la descendencia hibrida producida al transferor el character bisexual de *C. pubescens* e *C. stipulata*. Ver. Fac. Agronomia, Maracay, Venezuela, 1-4: 5-47.

Ming, R.; Hou, S.; Feng, Y.; Yu, Q.; Dionne-Laporte, A.; Saw, J. H.; Senin, P.; Wang, W.; Ly, B. V.; Lewis, K. L. T.; Salzberg, S. L.; Feng, L.; Jones, M. R.; Skelton, R. L.; Murray, J. E.; Chen, C.; Qian, W.; Shen, J.; Du, P.; Eustice, M.; Tong, E.; Tang, H.; Lyons, E.; Paull, R. E.; Michael, T. P.; Wall, K.; Rice, D. W.; Albert, H.; Wang, M. L.; Zhu, Y. J.; Schatz, M.; Nagarajan, N.; Acob, R. A.; Guan, P.; Blas, A.; Wai, C. M.; Ackerman, C. M.; Ren, Y.; Liu, C.; Wang, J.; Wang, J.; Na, J. K.; Shakirov, E. V.; Haas, B.; Thimmapuram, J.; Nelson, D.; Wang, X.; Bowers, J. E.; Gschwend, A. R.; Delcher, A. L.; Singh, R.; Suzuki, J. Y.; Tripathi, S.; Neupane, K.; Wei, H.; Irikura, B.; Paidi, M.; Jiang, N.; Zhang, W.; Presting, G.; Windsor, A.; Navajas-Perez, R.; Torres, M. J.; Feltus, F. A.; Porter, B.; Li, Y.; Burroughs, A. M.; Luo, M. C.; Liu, L.; Christopher, D. A.; Mount, S. M.; Moore, P. H.; Sugimura, T.; Jiang, J.; Schuler, M. A.; Friedman, V.; Mitchell-Olds, T.; Shippen, E. E.; Pamphilis, C. W. de; Palmer, J. D.; Freeling, M.; Paterson, A. H.; Gonsalves, D.; Wang, L.; and Alam, M. (2008) The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). *Nature*, 452: 991-997.

Nakasone, H. Y. (1980) Melhoramento de mamão no Havaí. In: Simpósio Brasileiro sobre a cultura do mamoeiro, 1., Jaboticabal, 1980. *Anais*. Jaboticabal, FCAV/UNESP, p. 275-287.

National Research Council (1989) Highland papayas. In: Ruskin, F. R. (ed.) *Lost crops of the Incas: little-known plants of the Andes with promise for worldwide cultivation*. National Academy Press, Washington D. C., 252-261p.

Oliveira, A. M. G.; Farias, A. R. N.; Santos Filho, H. P.; Oliveira, J. R. P.; Dantas, J. L. L.; Santos, L. B.; Oliveira, M. A.; Silva, M. J.; Almeida, O. A.; Nickel, O.; Medina, V. M.; Cordeiro, Z. J. M. (1994) Mamão para exportação: aspectos técnicos da produção. Brasília: EMBRAPA –SPI, 1994. 52p. (Série Publicações Técnicas *FRUTEX*, 9).

Oliveira, R. P. de; Dantas, J. L. L.; Almeida, E. P. de; Nickel, O.; Vilarinhos, A. D.; Morales, C. F. G. (1996) Uso da biotecnologia no melhoramento genético e propagação do mamoeiro. In: Mendes, L. G.; Dantas, J. L. L.; Morales, C. F. G. (Ed.). *Mamão no Brasil*. Cruz das Almas, BA: AGRUFBA / EMBRAPA – CNPMF, p. 159-172.

Paterniani, E. (1973) Recent studies on heterosis. In: Moav, R. (ed.) *Agricultural Genetics Selected Topics*. National Council for Research and Development, p. 1-22.

Pereira, M. G. (2003) Melhoramento Genético do Mamoeiro (*Carica papaya* L.): Desenvolvimento e recomendação de Híbridos. In: *I Semana Acadêmica de Horticultura do Espírito Santo – SEAHORTES*, 1: 61-65.

Portal Toda Fruta. Disponível em: <<http://www.todafruta.com.br>> Acesso em 14 de Jun. 2006.

Ramalho, M.; Santos, J. B. dos; Pinto, C. B. (1997) *Genética na agropecuária*. 6 ed., São Paulo: Globo, 359p.

Ramos, H. C. C. (2007) Melhoramento populacional do mamoeiro (*Carica papaya* L.) assistido por marcadores microsatélites. *Dissertação de mestrado*. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Campos dos Goytacazes, RJ, 136p.

Rawlings, J. C.; Thompson, D. L. (1962) Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Science*, 2:217-220.

Rees, H. (1961) Genotypic control of chromosome form and behaviour. *Bot. Rev.*, 27: 288-318.

Reeves, A.; Tear, J. (2000) *Micromasure. Version 3.3*. Free Program distributed by the authors over the internet from Department of Biology at Colorado State University. (www.biology.colorstate.edu/MicroMeasure).

Romanov, I. D.; Orlova, I. N. (1971) Cytomixis and its Consequences in Microsporocytes Triticale, *Genetika*, 7(12): 5-13.

Ruggiero, C. (1988) *Mamão*. FCAV/UNESP, Jaboticabal, SP., 428 p.

Ruggiero, C. (1995) Melhoramento do mamoeiro. Jaboticabal: Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias. (Apostila, mimeografada).

Sampaio, H. S.; Luna, J. V. U.; Sampaio, L. S. V. (1983) Comportamento de linhas endógamas de mamão (*Carica papaya* L.) e seus híbridos, em solo infestado com *Phytophthora* sp. *Magistra*, 1:36-45.

Saxena, S.; Chandra, R.; Srivastava, A. P.; Mishra, M.; Pathak, R. K.; Ranade, S. A. (2005) Analysis of genetic diversity among papaya cultivars using Single Primer Amplification Reaction (SPAR) methods. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 80(3): 291-296.

Schifino-Wittmann, M. T. (2001) Determinação da quantidade de DNA nuclear em plantas. *Ciência Rural*, 31(5): 897-2002.

Senda, T.; Hiraoka, Y.; Tominaga, T. (2005) Cytological affinities and interfertilities between *Lolium temulentum* and *L. persicum* (Poaceae) accessions. *Hereditas*, 142: 45-50.

Sharma, A. K.; Sem, S. (2002) *Chromosome botany*. Science Publishers, Enfield, NH, USA. 155p.

Sharma, A. K.; Sharma, A. (1994) *Chromosome Techniques – A Manual*. Harwood Academic Publishers USA. 368 p.

Shkutina, F. M.; Kozlovskaya, V. F. (1974) Cytomixis in Meiosis in Some Grass Forms in Sybtribe Triticinae. *Genetika*, 10(5): 5-10.

Sidorchuk, Y. V.; Deineko, E. V.; Shunny, V. K. (2007) Peculiarities of Cytomixis in Pollen Mother Cells of Transgenic Tobacco Plants (*Nicotiniana tabacum* L.) with Mutant Phenotype. *Cell and Tissue Biology*, 1(6): 570-576.

Siljak-Yakovlev, S.; Benmalek, S.; Cerbah, M.; Coba De La Pena, T.; Bounaga, N.; Brown, S. C.; Sarr, A. (1996) Chromosomal sex determination and heterochromatin structure in date palm. *Sexual Plant Reproduction*, 9: 127-132.

Silva, F. F.; Pereira, M. G.; Damasceno Junior, P. C.; Pereira, T. N. S.; Viana, A. P.; Daher, R. F.; Ramos, H. C. C.; Ferregueti, G. A. (2007a) Evaluation of the sexual expression in a segregating BC1 papaya population. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 7:16-23.

Silva, F. F. da; Pereira, M. G.; Damasceno Junior, P. C.; Daher, R. F.; Pereira, T. N. S.; Souza Filho, G. A.; Viana, A. P.; Ferregueti, G. A. (2007b) Monitoring of the genetic variability in papaya parent 'Formosa' of 'UENF/Caliman 01' hybrid via RAPD. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 7: 36-42.

Singh, R. J. (1993) *Plant cytogenetics*. CRC Press, Florida, p. 391.

Siqueira, W. J.; Fonseca, M. I. S.; Sondhal, M. R. (1988) Regeneração de plantas híbridas entre *Lycopersicon esculentum* e *L. peruvianum* a partir de calos com dois anos de cultura *in vitro*. *Bragantia*. Campinas, 47(1): 1-8.

Souza Júnior, M. T. (2000) Mamão transgênico: Uso da engenharia genética para obter resistência ao vírus da mancha anelar. *Biociência*, 2(13): 132-137.

Souza, M. M.; Pereira, T. N. S.; Costa, F. R.; Damasceno Junior, P. C.; Santos, L. M.; Viana, A. P.; Pereira, M. G. (2004) Genetic relationship between *Carica papaya* and *C. monoica* by meiotic analysis. 3th International Symposium on Tropical and Subtropical Fruits. *Anais*. Fortaleza CE. p. 83.

Storey W. B. (1938) Segregation of sex types in Solo papaya and their application to the selection of seed. *Proceedings of American Society of Horticultural Science*, 35: 83–85.

Storey, W. B. (1941) The botany and sex relationships of the papaya. In: Papaya production in the Hawaiian Islands. Hawaii Agricultural Experiment Station, *Technical Bulletin*, 87: 5-22.

Storey, W. B. (1953) Genetics of the papaya. *Journal of Heredity*, 44 (2): 70-78.

Stuber, C. W.; Edwards, M. D.; Wendel, J. F. (1987) Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Science*, Madison, 27: 639-648.

Sybenga, J. (1959) Some sources of error in the determination of chromosome length. *Chromosoma*, 10: 355-364.

Van Droogenbroeck, B.; Kyndt, T.; Maertens, I.; Romeijn-Peeters, E.; Scheldeman, X.; Romero-Motochi, J. P.; Van Damme, P.; Goetghebeur, P.; Gheysen, G. (2004) Phylogenetic analysis of the highland papayas (*Vasconcellea*) and allied genera (Caricaceae) using PCR-RFLP. *Theor. Appl. Genet.*, 108: 1473-1486.

Vasconcelos, H. S. V.; Sampaio, L. S. V.; Luna, J. V. U. (1982) Comportamento de linhas endógamas de mamão (*Carica papaya* L.) e seus híbridos, em solo infestado com *Phytophthora* sp. *Proceedings of the Tropical Region*, 25: 301-304.

Vitória, A. P.; Souza Filho, G. A.; Bressan-Smith, R. E.; Pinto, F. O.; Paiva, L. B.; Guimarães, O. S.; Oliveira, M. P. A.; Daher, R. F.; Pereira, M. G. (2004) DNA

fingerprint of *Carica papaya* L. Genotypes by RAPD markers. *Journal of New Seeds*, 61: 51-65.

Waugh, R.; Baird, E.; Powell, W. (1992) The use of RAPD markers for the detection of gene introgression in potato. *Plant Cell Rep.*, 11: 466-469.

Westergaard, M. (1958) The mechanism of sex determination in dioecious plants. *Advanced Genetic*, 9: 217-281.

Wilde, J.; Waugh, R.; Powel, W. (1992) Genetic fingerprinting of Theobroma clones using randomly amplified polymorphic DNA markers. *Theor. Appl. Genet.*, 83:871-877.

Williams, J. G. K.; Kubelik, A. R.; Livak, K. J.; Rafalski, J. A.; Tingey, S. V. (1990) DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Res.* 18: 6531-6535.

Yamanish, O. K.; Mello, R. M.; Martins, V. A.; Lima, L. A.; Fagundes, G. R. (2006) Comportamento do mamoeiro Sekati nas condições do oeste da Bahia. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 28: 79-82.

APÊNDICE

Tabela 1 – Médias do número de frutos carpelóides (NFC) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em março de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| $P_1 \times P_2$ | P_1 | P_2 | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------|-------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0,2632 | 0,2 | 2,45 | 0,2316 | 2,2184 | 0,0316 | 70,20253 | -0,03 |
| Triwan Et x JS12 | 0,166 | 0,2 | 1,45 | 0,183 | 1,267 | 0,017 | 74,52941 | -1,03 |
| Diva x JS12 | 0,578 | 0,2 | 2,3 | 0,389 | 1,911 | 0,189 | 10,11111 | -0,18 |
| Grampola x JS12 | 0,85 | 0,2 | 1,1111 | 0,525 | 0,5861 | 0,325 | 1,803385 | -1,37 |
| Sunrise Solo x JS12 | 0,555 | 0,2 | 2,2 | 0,3775 | 1,8225 | 0,1775 | 10,26761 | -0,28 |
| Caliman GB x JS12 | 0,35 | 0,2 | 4,5 | 0,275 | 4,225 | 0,075 | 56,33333 | 2,01 |
| Caliman SG x JS12 | 0,421 | 0,2 | 1,4211 | 0,3105 | 1,1106 | 0,1105 | 10,05068 | -1,06 |
| Caliman G x JS12 | 0,25 | 0,2 | 1,05 | 0,225 | 0,825 | 0,025 | 33,00 | -1,43 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 0,6 | 0,2 | 2,95 | 0,4 | 2,55 | 0,2 | 12,75 | 0,46 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0,05 | 0,2 | 3,1667 | 0,125 | 3,0417 | 0,075 | 40,556 | 0,68 |
| São Mateus x JS12 | 0,875 | 0,2 | 0,4 | 0,5375 | -0,1375 | 0,3375 | -0,40741 | -2,08 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 1,6 | 0,2 | 3,1 | 0,9 | 2,2 | 0,7 | 3,142857 | 0,61 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 2,55 | 0,2 | 5,45 | 1,375 | 4,075 | 1,175 | 3,468085 | 2,96 |
| Mamão roxo x JS12 | 1,5 | 0,2 | 3,25 | 0,85 | 2,4 | 0,65 | 3,692308 | 0,76 |
| Waimanalo x SS72/12 | 0,1 | 0,5 | 1,6667 | 0,3 | 1,3667 | 0,2 | 6,8335 | 0,78 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0,5 | 0,2222 | 0,25 | -0,0278 | 0,25 | -0,1112 | -0,65 |
| Tailândia x SS72/12 | 1,631 | 0,5 | 1,8571 | 1,0655 | 0,7916 | 0,5655 | 1,399823 | 0,97 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 0,05 | 0,5 | 0,7895 | 0,275 | 0,5145 | 0,225 | 2,286667 | -0,09 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 1,5 | 0,5 | 0,625 | 1 | -0,375 | 0,5 | -0,75 | -0,25 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 0 | 0,5 | 0,25 | 0,25 | 0 | 0,25 | 0 | -0,63 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 0,055 | 0,5 | 0,5 | 0,2775 | 0,2225 | 0,2225 | 1 | -0,38 |
| Sekati x SS72/12 | 0,15 | 0,5 | 1,1333 | 0,325 | 0,8083 | 0,175 | 4,618857 | 0,25 |
| Linhagens Solo x JS12 | 0,757729 | 0,2 | 2,485636 | 0,478864 | 2,006771 | 0,278864 | 7,19623 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 0,283714 | 0,5 | 0,916971 | 0,391857 | 0,525114 | 0,108143 | 4,855746 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 2 – Médias do número de frutos carpelóides (NFC) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em julho de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| P ₁ x P ₂ | P ₁ | P ₂ | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 1,75 | 0 | 1,5 | 0,875 | 0,625 | 0,875 | 0,714286 | -0,89 |
| Triwan Et x JS12 | 0,9 | 0 | 1,7059 | 0,45 | 1,2559 | 0,45 | 2,790889 | -0,68 |
| Diva x JS12 | 2,6 | 0 | 3,6667 | 1,3 | 2,3667 | 1,3 | 1,820538 | 1,27 |
| Grampola x JS12 | 0,3 | 0 | 1 | 0,15 | 0,85 | 0,15 | 5,666667 | -1,39 |
| Sunrise Solo x JS12 | 2,25 | 0 | 1,2667 | 1,125 | 0,1417 | 1,125 | 0,125956 | -1,12 |
| Caliman GB x JS12 | 1,467 | 0 | 3,6154 | 0,7335 | 2,8819 | 0,7335 | 3,928971 | 1,22 |
| Caliman SG x JS12 | 1,154 | 0 | 1,1538 | 0,577 | 0,5768 | 0,577 | 0,999653 | -1,23 |
| Caliman G x JS12 | 0,9 | 0 | 3 | 0,45 | 2,55 | 0,45 | 5,666667 | 0,60 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 1,353 | 0 | 2,1667 | 0,6765 | 1,4902 | 0,6765 | 2,202809 | -0,22 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0,438 | 0 | 2,4545 | 0,219 | 2,2355 | 0,219 | 10,20776 | 0,06 |
| São Mateus x JS12 | 1,5 | 0 | 0,3846 | 0,75 | -0,3654 | 0,75 | -0,4872 | -2,00 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 1,947 | 0 | 3,35 | 0,9735 | 2,3765 | 0,9735 | 2,441192 | 0,95 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 3,05 | 0 | 3,6 | 1,525 | 2,075 | 1,525 | 1,360656 | 1,20 |
| Mamão roxo x JS12 | 2,6 | 0 | 4,625 | 1,3 | 3,325 | 1,3 | 2,557692 | 2,23 |
| Waimanalo x SS72/12 | 0,368 | 1,105 | 2 | 0,7365 | 1,2635 | 0,3685 | 3,428765 | 1,05 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0,278 | 1,105 | 0,2857 | 0,6915 | -0,4058 | 0,4135 | -0,98138 | -0,65 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,714 | 1,105 | 0,5455 | 0,9095 | -0,364 | 0,1955 | -1,86189 | -0,39 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 0,5 | 1,105 | 0,3158 | 0,8025 | -0,4867 | 0,3025 | -1,60893 | -0,62 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 2,6 | 1,105 | 3,9231 | 1,8525 | 2,0706 | 0,7475 | 2,770033 | 2,98 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 6 | 1,105 | 0,2 | 3,5525 | -3,3525 | 2,4475 | -1,36977 | -0,74 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 0 | 1,105 | 0,05 | 0,5525 | -0,5025 | 0,5525 | -0,9095 | -0,89 |
| Sekati x SS72/12 | 0,05 | 1,105 | 0,2222 | 0,5775 | -0,3553 | 0,5275 | -0,67355 | -0,72 |
| Linhagens Solo x JS12 | 1,586357 | 0 | 2,392093 | 0,793179 | 1,598914 | 0,793179 | 2,015831 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 1,13 | 1,105 | 0,517029 | 1,1175 | -0,60047 | 0,0125 | -48,0377 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 3 – Médias do número de frutos pentândricos (NFP) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em março de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| $P_1 \times P_2$ | P_1 | P_2 | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------|-------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,24 |
| Triwan Et x JS12 | 0 | 0 | 0,1 | 0 | 0,1 | 0 | 0 | -0,14 |
| Diva x JS12 | 0,105 | 0 | 0,25 | 0,0525 | 0,1975 | 0,0525 | 3,761905 | -0,00 |
| Grampola x JS12 | 0 | 0 | 0,0556 | 0 | 0,0556 | 0 | 0 | -0,19 |
| Sunrise Solo x JS12 | 0 | 0 | 0,8 | 0 | 0,8 | 0 | 0 | 0,55 |
| Caliman GB x JS12 | 0 | 0 | 0,1111 | 0 | 0,1111 | 0 | 0 | -0,13 |
| Caliman SG x JS12 | 0 | 0 | 0,1053 | 0 | 0,1053 | 0 | 0 | -0,14 |
| Caliman G x JS12 | 0 | 0 | 0,05 | 0 | 0,05 | 0 | 0 | -0,19 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 0 | 0 | 0,05 | 0 | 0,05 | 0 | 0 | -0,19 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0 | 0 | 0,0833 | 0 | 0,0833 | 0 | 0 | -0,16 |
| São Mateus x JS12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,24 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 0,25 | 0 | 1,25 | 0,125 | 1,125 | 0,125 | 9 | 1,00 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 0,35 | 0 | 0,2 | 0,175 | 0,025 | 0,175 | 0,142857 | -0,04 |
| Mamão roxo x JS12 | 0,722 | 0 | 0,4 | 0,361 | 0,4 | 0,361 | 1,108033 | 0,15 |
| Waimanalo x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,15 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,15 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,526 | 0 | 0,2857 | 0,263 | 0,0227 | 0,263 | 0,086312 | 0,13 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 0 | 0 | 0,2632 | 0 | 0,2632 | 0 | 0 | 0,10 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 0,722 | 0 | 0,5625 | 0,361 | 0,2015 | 0,361 | 0,558172 | 0,40 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,15 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,025 | 0 | 0 | -0,15 |
| Sekati x SS72/12 | 0,05 | 0 | 0,1333 | 0,025 | 0,1083 | 0,025 | 4,332 | -0,02 |
| Linhagens Solo x JS12 | 0,101929 | 0 | 0,246807 | 0,050964 | 0,195843 | 0,050964 | 3,842747 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 0,082286 | 0 | 0,097457 | 0,041143 | 0,056314 | 0,041143 | 1,36875 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 4 – Médias do número de frutos pentândricos (NFP) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em julho de 2007 na em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| $P_1 \times P_2$ | P_1 | P_2 | F1 | PM | d | A | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|--------|-------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0,1 | 0 | 0,0714 | 0,05 | 0,0214 | 0,05 | 0,428 | -0,22 |
| Triwan Et x JS12 | 0,2 | 0 | 0,2353 | 0,1 | 0,1353 | 0,1 | 1,353 | -0,06 |
| Diva x JS12 | 0,35 | 0 | 0,2667 | 0,175 | 0,0917 | 0,175 | 0,524 | -0,03 |
| Grampola x JS12 | 0,25 | 0 | 0 | 0,125 | -0,125 | 0,125 | -1 | -0,30 |
| Sunrise Solo x JS12 | 1,062 | 0 | 0,2667 | 0,531 | -0,2643 | 0,531 | -0,49774 | -0,03 |
| Caliman GB x JS12 | 0,066 | 0 | 0,1538 | 0,033 | 0,1208 | 0,033 | 3,660606 | -0,14 |
| Caliman SG x JS12 | 0,153 | 0 | 0 | 0,0765 | -0,0765 | 0,0765 | -1 | -0,30 |
| Caliman G x JS12 | 0,1 | 0 | 0,1818 | 0,05 | 0,1318 | 0,05 | 2,636 | -0,11 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 0,529 | 0 | 0,1111 | 0,2645 | -0,1534 | 0,2645 | -0,57996 | -0,18 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0 | 0 | 0,1818 | 0 | 0,1818 | 0 | 0 | -0,11 |
| São Mateus x JS12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,30 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 0,157 | 0 | 0,9 | 0,0785 | 0,8215 | 0,0785 | 10,46497 | 0,59 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 1,35 | 0 | 0,4 | 0,675 | -0,275 | 0,675 | -0,40741 | 0,09 |
| Mamão roxo x JS12 | 2,2 | 0 | 1,4375 | 1,1 | 0,3375 | 1,1 | 0,306818 | 1,13 |
| Waimanalo x SS72/12 | 0 | 0 | 0,375 | 0 | 0,375 | 0 | 0 | 0,10 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,26 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,142 | 0 | 0,16 | 0,071 | 0,089 | 0,071 | 1,253521 | -0,10 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 0 | 0 | 0,3684 | 0 | 0,3684 | 0 | 0 | 0,09 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 2,2 | 0 | 1,1724 | 1,1 | 0,0724 | 1,1 | 0,065818 | 0,90 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,26 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0,26 |
| Sekati x SS72/12 | 0 | 0 | 0,0833 | 0 | 0,0833 | 0 | 0 | -0,18 |
| Linhagens Solo x JS12 | 0,4655 | 0 | 0,300436 | 0,23275 | 0,067686 | 0,23275 | 0,290809 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 0,0202 | 0 | 0,140957 | 0,010143 | 0,130814 | 0,010143 | 12,89718 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 5 – Médias de nós sem frutos (NSF) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em março de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| P ₁ x P ₂ | P ₁ | P ₂ | F1 | PM | d | A | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0 | 8,75 | 2,9 | 4,375 | -1,475 | 4,375 | -0,33714 | 0,27 |
| Triwan Et x JS12 | 0 | 8,75 | 6,4 | 4,375 | 2,025 | 4,375 | 0,462857 | 3,77 |
| Diva x JS12 | 0 | 8,75 | 2,15 | 4,375 | -2,225 | 4,375 | -0,50857 | -0,47 |
| Grampola x JS12 | 0,3 | 8,75 | 3,778 | 4,525 | -0,747 | 4,225 | -0,1768 | 1,15 |
| Sunrise Solo x JS12 | 0 | 8,75 | 1,9 | 4,375 | -2,475 | 4,375 | -0,56571 | -0,72 |
| Caliman GB x JS12 | 0,35 | 8,75 | 0,333 | 4,55 | -4,217 | 4,2 | -1,00405 | -2,28 |
| Caliman SG x JS12 | 0 | 8,75 | 2,684 | 4,375 | -1,691 | 4,375 | -0,38651 | 0,06 |
| Caliman G x JS12 | 0 | 8,75 | 2,5 | 4,375 | -1,875 | 4,375 | -0,42857 | -0,12 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 2,7 | 8,75 | 2,15 | 5,725 | -3,575 | 3,025 | -1,18182 | -0,47 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0 | 8,75 | 0,667 | 4,375 | -3,708 | 4,375 | -0,84754 | -1,95 |
| São Mateus x JS12 | 1,063 | 8,75 | 4,5 | 4,9065 | -0,4065 | 3,8435 | -0,10576 | 1,87 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 0,5 | 8,75 | 3,25 | 4,625 | -1,375 | 4,125 | -0,33333 | 0,62 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 0 | 8,75 | 0,45 | 4,375 | -3,925 | 4,375 | -0,89714 | -2,17 |
| Mamão roxo x JS12 | 0,833 | 8,75 | 3,05 | 4,7915 | -1,7415 | 3,9585 | -0,43994 | 0,42 |
| Waimanalo x SS72/12 | 19,2 | 0,3 | 0 | 9,75 | -9,75 | 9,45 | -1,03175 | -1,03 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0,3 | 0 | 0,15 | -0,15 | 0,15 | -1,0 | -1,03 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,684 | 0,3 | 0 | 0,492 | -0,492 | 0,192 | -2,5625 | -1,03 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 8 | 0,3 | 5,105 | 4,3 | 0,805 | 4,0 | 0,20125 | 4,07 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 0,833 | 0,3 | 0 | 0,5665 | -0,5665 | 0,2665 | -2,1257 | -1,03 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 8,533 | 0,3 | 1,7 | 4,4165 | -2,7165 | 4,1165 | -0,65991 | 0,66 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 3,722 | 0,3 | 1,45 | 2,011 | -0,561 | 1,711 | -0,32788 | 0,41 |
| Sekati x SS72/12 | 1,2 | 0,3 | 0 | 0,75 | -0,75 | 0,45 | -1,66667 | -1,03 |
| Linhagens Solo x JS12 | 0,410429 | 8,75 | 2,622286 | 4,580214 | -1,95793 | 4,169786 | -0,46955 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 5,948429 | 0,3 | 1,179286 | 3,124214 | -1,94493 | 2,824214 | -0,68866 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 6 – Médias de nós sem frutos (NSF) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em julho de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| P ₁ x P ₂ | P ₁ | P ₂ | F1 | PM | d | A | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 1,75 | 22,167 | 14,5 | 11,9585 | 2,5415 | 10,2085 | 0,248959 | 1,31 |
| Triwan Et x JS12 | 1,85 | 22,167 | 15,176 | 12,0085 | 3,1675 | 10,1585 | 0,311808 | 1,98 |
| Diva x JS12 | 4,15 | 22,167 | 15 | 13,1585 | 1,8415 | 9,0085 | 0,204418 | 1,81 |
| Grampola x JS12 | 7,2 | 22,167 | 15,333 | 14,6835 | 0,6495 | 7,4835 | 0,086791 | 2,14 |
| Sunrise Solo x JS12 | 3,875 | 22,167 | 14,267 | 13,021 | 1,246 | 9,146 | 0,136234 | 1,07 |
| Caliman GB x JS12 | 4,00 | 22,167 | 15,769 | 13,0835 | 2,6855 | 9,0835 | 0,295646 | 2,58 |
| Caliman SG x JS12 | 3,462 | 22,167 | 14,385 | 12,8145 | 1,5705 | 9,3525 | 0,167923 | 1,19 |
| Caliman G x JS12 | 1,75 | 22,167 | 5,909 | 11,9585 | -6,0495 | 10,2085 | -0,59259 | -7,27 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 2,059 | 22,167 | 20,333 | 12,113 | 8,22 | 10,054 | 0,817585 | 7,14 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 5,563 | 22,167 | 16,727 | 13,865 | 2,862 | 8,302 | 0,344736 | 3,53 |
| São Mateus x JS12 | 6,7 | 22,167 | 13,154 | 14,4335 | -1,2795 | 7,7335 | -0,16545 | -0,03 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 1,263 | 22,167 | 6,75 | 11,715 | -4,965 | 10,452 | -0,47503 | -6,43 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 3,15 | 22,167 | 6,65 | 12,6585 | -6,0085 | 9,5085 | -0,63191 | -6,53 |
| Mamão roxo x JS12 | 4 | 22,167 | 10,688 | 13,0835 | -2,3955 | 9,0835 | -0,26372 | -2,50 |
| Waimanalo x SS72/12 | 6,895 | 5,579 | 8,75 | 6,237 | 2,513 | 0,658 | 3,81915 | 0,72 |
| Costa Rica x SS72/12 | 4,278 | 5,579 | 1,5 | 4,9285 | -3,4285 | 0,6505 | -5,27056 | -6,52 |
| Tailândia x SS72/12 | 18,429 | 5,579 | 6,455 | 12,004 | -5,549 | 6,425 | -0,863658 | -1,56 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 23,25 | 5,579 | 11,316 | 14,4145 | -3,0985 | 8,8355 | -0,350688 | 3,29 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 4 | 5,579 | 0 | 4,7895 | -4,7895 | 0,7895 | -6,0665 | -8,02 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 0 | 5,579 | 11,85 | 2,7895 | 9,0605 | 2,7895 | 3,248073 | 3,82 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 13 | 5,579 | 14,1 | 9,2895 | 4,8105 | 3,7105 | 1,29646 | 6,07 |
| Sekati x SS72/12 | 12,3 | 5,579 | 10,222 | 8,9395 | 1,2825 | 3,3605 | 0,38164 | 2,19 |
| Linhagens Solo x JS12 | 3,626571 | 22,167 | 13,18864 | 12,89679 | 0,291857 | 9,270214 | 0,031483 | - |
| Linhagens Formosa x SS72/12 | 11,16457 | 5,579 | 9,170429 | 8,371786 | 0,798643 | 2,792786 | 0,285966 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 7 – Médias de somatório do NFC + NFP + NFP (SOM) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em março de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| P ₁ x P ₂ | P ₁ | P ₂ | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0,263 | 8,95 | 5,35 | 4,6065 | 0,7435 | 4,3435 | 0,171175 | 0,03 |
| Triwan Et x JS12 | 0,167 | 8,95 | 7,95 | 4,5585 | 3,3915 | 4,3915 | 0,772287 | 2,63 |
| Diva x JS12 | 0,684 | 8,95 | 4,7 | 4,817 | -0,117 | 4,133 | -0,02831 | -0,61 |
| Grampola x JS12 | 1,15 | 8,95 | 3,88 | 5,05 | -0,106 | 3,9 | -0,02718 | -0,37 |
| Sunrise Solo x JS12 | 0,556 | 8,95 | 4,9 | 4,753 | 0,147 | 4,197 | 0,035025 | -0,41 |
| Caliman GB x JS12 | 0,7 | 8,95 | 4,944 | 4,825 | 0,119 | 4,125 | 0,028848 | -0,37 |
| Caliman SG x JS12 | 0,421 | 8,95 | 4,105 | 4,6855 | -0,5805 | 4,2645 | -0,13612 | -1,21 |
| Caliman G x JS12 | 0,25 | 8,95 | 3,6 | 4,6 | -1 | 4,35 | -0,22989 | -1,71 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 3,3 | 8,95 | 5,2 | 6,125 | -0,925 | 2,825 | -0,32743 | -0,11 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0,05 | 8,95 | 3,917 | 4,5 | -0,583 | 4,45 | -0,13101 | -1,40 |
| São Mateus x JS12 | 1,938 | 8,95 | 4,45 | 5,444 | -0,994 | 3,506 | -0,28351 | -0,86 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 2,35 | 8,95 | 7,6 | 5,65 | 1,95 | 3,3 | 0,590909 | 2,28 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 2,9 | 8,95 | 6,1 | 5,925 | 0,175 | 3,025 | 0,057851 | 0,78 |
| Mamão roxo x JS12 | 3,056 | 8,95 | 6,7 | 6,003 | 0,697 | 2,947 | 0,236512 | 1,38 |
| Waimanalo x SS72/12 | 19,3 | 0,8 | 1,667 | 10,05 | -8,383 | 9,25 | -0,90627 | -0,40 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0,8 | 0,222 | 0,4 | -0,178 | 0,4 | -0,445 | -1,84 |
| Tailândia x SS72/12 | 2,842 | 0,8 | 2,143 | 1,821 | 0,322 | 1,021 | 0,315377 | 0,07 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 8 | 0,8 | 6,158 | 4,575 | 1,583 | 3,775 | 0,419338 | 4,08 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 3,056 | 0,8 | 1,188 | 1,928 | -0,74 | 1,128 | -0,65603 | -0,88 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 8,533 | 0,8 | 1,95 | 4,6665 | -2,7165 | 3,8665 | -0,702573 | -0,11 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 3,778 | 0,8 | 1,95 | 2,289 | -0,339 | 1,489 | -0,22767 | -0,11 |
| Sekati x SS72/12 | 1,4 | 0,8 | 1,267 | 1,1 | 0,167 | 0,3 | 0,556667 | -0,80 |
| Linhagens Solo x JS12 | 1,270357 | 8,95 | 5,318571 | 5,110179 | 0,208393 | 3,839821 | 0,054271 | - |
| Linhagens Formosa | 6,314714 | 0,8 | 2,193857 | 3,557357 | -1,3635 | 2,757357 | -0,4945 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 8 – Médias de somatório do NFC + NFP + NFP (SOM) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em julho de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| $P_1 \times P_2$ | P_1 | P_2 | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------|--------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 3,6 | 22,167 | 16,071 | 12,8835 | 3,1875 | 9,2835 | 0,343351 | 0,04 |
| Triwan Et x JS12 | 2,95 | 22,167 | 17,118 | 12,5585 | 4,5595 | 9,6085 | 0,474528 | 1,09 |
| Diva x JS12 | 7,1 | 22,167 | 18,933 | 14,6335 | 4,2995 | 7,5335 | 0,570717 | 2,90 |
| Grampola x JS12 | 7,75 | 22,167 | 16,333 | 14,9585 | 1,3745 | 7,2085 | 0,190678 | 0,30 |
| Sunrise Solo x JS12 | 7,167 | 22,167 | 16 | 14,667 | 1,333 | 7,5 | 0,177733 | -0,02 |
| Caliman GB x JS12 | 5,533 | 22,167 | 19,538 | 13,85 | 5,688 | 8,317 | 0,6839 | 3,51 |
| Caliman SG x JS12 | 4,1 | 22,167 | 15,538 | 13,1335 | 2,4045 | 9,0335 | 0,266176 | -0,48 |
| Caliman G x JS12 | 2,75 | 22,167 | 9,091 | 12,4585 | -3,3675 | 9,7085 | -0,34686 | -6,93 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 3,941 | 22,167 | 22,611 | 13,054 | 9,557 | 9,113 | 1,048722 | 6,58 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 6 | 22,167 | 19,364 | 14,0835 | 5,2805 | 8,0835 | 0,653244 | 3,33 |
| São Mateus x JS12 | 8,2 | 22,167 | 15,358 | 15,1835 | 0,1745 | 6,9835 | 0,024987 | -0,66 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 3,368 | 22,167 | 11 | 12,7675 | -1,7675 | 9,3995 | -0,18804 | -5,02 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 7,55 | 22,167 | 10,65 | 14,8585 | -4,2085 | 7,3085 | -0,57584 | -5,37 |
| Mamão roxo x JS12 | 8,8 | 22,167 | 16,75 | 15,4835 | 1,2665 | 6,6835 | 0,189497 | 0,72 |
| Waimanalo x SS72/12 | 7,263 | 9,053 | 11,125 | 8,158 | 2,967 | 0,895 | 3,315084 | 3,72 |
| Costa Rica x SS72/12 | 4,556 | 9,053 | 0,906 | 6,8045 | -5,8985 | 2,2485 | -2,6233 | -6,49 |
| Tailândia x SS72/12 | 19,286 | 9,053 | 4,24 | 14,1695 | -9,9295 | 5,1165 | -1,94068 | -3,16 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 23,750 | 9,053 | 9,132 | 16,4015 | -7,2695 | 7,3485 | -0,98925 | 1,72 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 8,8 | 9,053 | 3,276 | 8,9265 | -5,6505 | 0,1265 | -44,668 | -4,12 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 6 | 9,053 | 12,05 | 7,5265 | 4,5235 | 1,5265 | 2,963315 | 4,64 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 13 | 9,053 | 8,05 | 11,0265 | -2,9765 | 1,9735 | -1,50823 | 0,64 |
| Sekati x SS72/12 | 12,35 | 9,053 | 10,444 | 10,7015 | -0,2575 | 1,6485 | -0,1562 | 3,04 |
| Linhagens Solo x JS12 | 5,629214 | 22,167 | 16,02536 | 13,89811 | 2,12725 | 8,268893 | 0,257259 | - |
| Linhagens Formosa | 12,315 | 9,053 | 7,992429 | 10,684 | -2,69157 | 1,631 | -1,65026 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 9 – Médias do comprimento do pescoço em centímetros (CPE) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em março de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| $P_1 \times P_2$ | P_1 | P_2 | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------|--------|----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| CalimanM5 x JS12 | 0 | 17,277 | 5,815 | 8,6385 | -2,8235 | 8,6385 | -0,32685 | -0,44 |
| Triwan Et x JS12 | 0 | 17,277 | 20,501 | 8,6385 | 11,8625 | 8,6385 | 1,373213 | 14,23 |
| Diva x JS12 | 0 | 17,277 | 4,027 | 8,6385 | -4,6115 | 8,6385 | -0,53383 | -2,23 |
| Grampola x JS12 | 0,54 | 17,277 | 8,186 | 8,9085 | -0,7225 | 8,3685 | -0,08634 | 1,92 |
| Sunrise Solo x JS12 | 0 | 17,277 | 4,299 | 8,6385 | -4,3395 | 8,6385 | -0,50234 | -1,96 |
| Caliman GB x JS12 | 0,493 | 17,277 | 0,991 | 8,885 | -7,894 | 8,392 | -0,94066 | -5,27 |
| Caliman SG x JS12 | 0 | 17,277 | 6,469 | 8,6385 | -2,1695 | 8,6385 | -0,25114 | 0,20 |
| Caliman G x JS12 | 0 | 17,277 | 5,068 | 8,6385 | -3,5705 | 8,6385 | -0,41332 | -1,19 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 0,382 | 17,277 | 5,707 | 8,8295 | -3,1225 | 8,4475 | -0,36964 | -0,55 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 0 | 17,277 | 0,791 | 8,6385 | -7,8475 | 8,6385 | -0,90843 | -5,47 |
| São Mateus x JS12 | 1,674 | 17,277 | 7,874 | 9,4755 | -1,6015 | 7,8015 | -0,20528 | 1,61 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 1,584 | 17,277 | 7,204 | 9,4305 | -2,2265 | 7,8465 | -0,28376 | 0,94 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 0 | 17,277 | 1,294 | 8,6385 | -7,3445 | 8,6385 | -0,85021 | -4,96 |
| Mamão roxo x JS12 | 1,74 | 17,277 | 9,46 | 9,5085 | -0,0485 | 7,7685 | -0,00624 | 3,19 |
| Waimanalo x SS72/12 | 81,596 | 0,382 | 0 | 40,989 | -40,989 | 40,607 | -1,00941 | -2,04 |
| Costa Rica x SS72/12 | 0 | 0,382 | 0 | 0,191 | -0,191 | 0,191 | -1 | -2,04 |
| Tailândia x SS72/12 | 0,75 | 0,382 | 0 | 0,566 | -0,566 | 0,184 | -3,07609 | -2,04 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 10,369 | 0,382 | 7,911 | 5,3755 | 2,5355 | 4,9935 | 0,50776 | 5,86 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 1,74 | 0,382 | 0 | 1,061 | -1,061 | 0,679 | -1,56259 | -2,04 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 8,989 | 0,382 | 4,625 | 4,6855 | -0,0605 | 4,3035 | -0,01406 | 2,57 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 3,325 | 0,382 | 3,83 | 1,8535 | 1,9765 | 1,4715 | 1,343187 | 1,78 |
| Sekati x SS72/12 | 2,376 | 0,382 | 0 | 1,379 | -1,379 | 0,997 | -1,38315 | -2,04 |
| Linhagens Solo x JS12 | 0,458071 | 17,277 | 6,263286 | 8,867536 | -2,60425 | 8,409464 | -0,30968 | - |
| Linhagens Formosa | 15,34357 | 0,382 | 2,338 | 7,862786 | -5,52479 | 7,480786 | -0,73853 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.

Tabela 10 – Médias do comprimento do pescoço em centímetros (CPE) dos genitores Solo e Formosa, testadores JS12 e SS72/12, e seus respectivos híbridos, além dos valores do ponto médio (PM), desvios de dominância (d), valores aditivos (a), grau médio de dominância (\bar{d}) e capacidade específica de combinação (CEC) em mamoeiro (*Carica papaya* L.), avaliados em julho de 2007 em plantios experimentais localizados na Empresa Caliman Agrícola S.A., em Linhares/ES.

| P ₁ x P ₂ | P ₁ | P ₂ | F1 | PM | d | a | \bar{d} | CEC |
|----------------------------------|----------------|----------------|----------|----------|----------|----------|-----------|--------|
| CalimanM5 x JS12 | 3,283 | 23,991 | 21,419 | 13,637 | 7,782 | 10,354 | 0,751594 | 2,15 |
| Triwan Et x JS12 | 2,575 | 23,991 | 21,615 | 13,283 | 8,332 | 10,708 | 0,77811 | 2,35 |
| Diva x JS12 | 5,282 | 23,991 | 19,346 | 14,6365 | 4,7095 | 9,3545 | 0,503448 | 0,08 |
| Grampola x JS12 | 11,364 | 23,991 | 23,064 | 17,6775 | 5,3865 | 6,3135 | 0,853172 | 3,80 |
| Sunrise Solo x JS12 | 7,213 | 23,991 | 19,772 | 15,602 | 4,17 | 8,389 | 0,49708 | 0,50 |
| Caliman GB x JS12 | 5,469 | 23,991 | 23,813 | 14,73 | 9,083 | 9,261 | 0,98078 | 4,55 |
| Caliman SG x JS12 | 4,855 | 23,991 | 18,738 | 14,423 | 4,315 | 9,568 | 0,450982 | -0,52 |
| Caliman G x JS12 | 1,785 | 23,991 | 8,11 | 12,888 | -4,778 | 11,103 | -0,43033 | -11,15 |
| Kapoho Solo (polp.amar.) x JS12 | 3,612 | 23,991 | 28,028 | 13,8015 | 14,2265 | 10,1895 | 1,396192 | 8,76 |
| Baixinho Sta. Amália x JS12 | 6,297 | 23,991 | 26,997 | 15,144 | 11,853 | 8,847 | 1,339776 | 7,73 |
| São Mateus x JS12 | 10,818 | 23,991 | 17,394 | 17,4045 | -0,0105 | 6,5865 | -0,00159 | -1,86 |
| Kapoho Solo (polp.verm.) x JS12 | 2,68 | 23,991 | 10,931 | 13,3355 | -2,4045 | 10,6555 | -0,22566 | -8,33 |
| Sunrise Solo (prog.Tain.) x JS12 | 6,625 | 23,991 | 12,003 | 15,308 | -3,305 | 8,683 | -0,38063 | -7,25 |
| Mamão roxo x JS12 | 4,591 | 23,991 | 18,445 | 14,291 | 4,154 | 9,7 | 0,428247 | -0,81 |
| Waimanalo x SS72/12 | 13,826 | 6,031 | 14,456 | 9,9285 | 4,5275 | 3,8975 | 1,161642 | 3,87 |
| Costa Rica x SS72/12 | 6,213 | 6,031 | 2,293 | 6,122 | -3,829 | 0,091 | -42,0769 | -8,28 |
| Tailândia x SS72/12 | 17,53 | 6,031 | 6,459 | 11,7805 | -5,3215 | 5,7495 | -0,92556 | -4,12 |
| Mamão Bené x SS72/12 | 23 | 6,031 | 13,885 | 14,4855 | -0,6005 | 8,4545 | -0,07103 | 3,30 |
| *Mamão roxo x SS72/12 | 4,591 | 6,031 | 0 | 5,311 | -5,311 | 0,72 | -7,37639 | -10,58 |
| Maradol (orig.México) x SS72/12 | 21,667 | 6,031 | 16,493 | 13,849 | 2,644 | 7,818 | 0,338194 | 5,91 |
| Maradol (grande limão) x SS72/12 | 11,786 | 6,031 | 20,376 | 8,9085 | 11,4675 | 2,8775 | 3,98523 | 9,79 |
| Sekati x SS72/12 | 8,469 | 6,031 | 10,685 | 7,25 | 3,435 | 1,219 | 2,817884 | 0,10 |
| Linhagens Solo x JS12 | 5,460643 | 23,991 | 19,2625 | 14,72582 | 4,536679 | 9,265179 | 0,489648 | - |
| Linhagens Formosa | 14,633 | 6,031 | 12,09243 | 10,332 | 1,760429 | 4,301 | 0,409307 | - |

Linhagens do grupo Solo: Caliman M5, Triwan Et, Diva, Grampola, Sunrise Solo, Caliman GB, Caliman G, Kapoho Solo (polpa amarela), Baixinho de Sta. Amália, Caliman SG, S. Mateus, Kapoho Solo (polpa vermelha), Sunrise Solo (progênie Tainung), Mamão Roxo e SS72/12; Linhagens do grupo Formosa: Costa Rica, Tailândia, Waimanalo, Mamão Bené, Maradol (origem México), Maradol (grande limão), Sekati e JS12. *O híbrido Mamão roxo x SS72/12 não foi utilizado no cálculo do grau médio de dominância geral, ou seja, referente às Linhagens.