

**EPISTASIA EM CRUZAMENTO DE FEIJÃO  
ANDINO X MESOAMERICANO**

**ALEXSANDER LUÍS MORETO**

**2008**

**ALEXSANDER LUÍS MORETO**

**EPISTASIA EM CRUZAMENTO DE FEIJÃO ANDINO X  
MESOAMERICANO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de “Doutor”.

Orientador:

Prof. Dr .Magno Antonio Patto Ramalho

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2008

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca Central da UFLA**

Moreto, Alexander Luís.

Epistasia em cruzamento de feijão andino x mesoamericano / Alexander  
Luís Moreto. -- Lavras : UFLA, 2008.

67 p. : il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2008.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Bibliografia.

1. Feijoeiro comum. 2. Epistasia. 3. Componentes da variância. 4. Triple  
test cross. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 635.6523

**ALEXSANDER LUÍS MORETO**

**EPISTASIA EM CRUZAMENTO DE FEIJÃO ANDINO X  
MESOAMERICANO**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 18 de janeiro de 2008.

Prof. Dr. João Cândido de Souza	UFLA
Prof. Dr. João Bosco dos Santos	UFLA
Prof. Dr. Isaías Olívio Geraldi	ESALQ
Dr. Carlos Eduardo de Oliveira Camargo	IAC

Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho  
UFLA  
(orientador)

LAVRAS  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2008

*A Deus,*

*por proporcionar mais esta conquista na minha vida.*

## **OFEREÇO**

"Um livro é um mudo que fala, um surdo que responde, um cego que guia, um morto que vive."

*Aos meus pais, João Moreto Neto e Luzia Romero Moreto,  
pela oportunidade de estudar e por sempre estarem  
ao meu lado com muito amor, confiança e  
repassando essências de ensinamentos  
de vida.*

*Aos meus irmãos, Cleber José Moreto e Jenâni Cristina Moreto*

"Se tudo o que existe no mundo possuísse uma fonte de energia, com certeza a minha seria vocês."

## **DEDICO**

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus.

Aos meus pais João Moreto Neto e Luzia Romero Moreto pelo apoio incondicional oferecido durante meus estudos.

Aos meus irmãos Cleber José Moreto e Jenâni Cristina Moreto.

À Universidade Federal de Lavras, pela oportunidade de concluir o doutorado e ao Departamento de Biologia e Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelo apoio na conclusão e desenvolvimento da minha pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de pesquisa.

Ao Prof. Magno Antonio Patto Ramalho, exemplo de competência e dedicação e sabedoria, pela excelência em orientação em todo meu doutoramento.

À pesquisadora Ângela de Fátima Barbosa Abreu pela amizade, apoio na condução dos experimentos de campo e pela prazerosa convivência ao longo de todos os anos.

Ao Prof. João Candido de Souza pelos ensinamentos repassados, amizade e prazerosa convivência durante todo esse tempo. (valeu Jão).

Aos Prof. César Brasil, João Bosco, Lisete Davide, Elaine e Flávia Avelar pelos ensinamentos e amizade.

Aos membros da banca, pelas valiosas sugestões apresentadas para melhoria do presente trabalho.

Ao Centro de Tecnologia Canavieira (CTC), pelo apoio concedido num momento decisivo para conclusão desta tese.

Aos eternos amigos Flávio Benites, Adriano Bruzi, Alexandre Araujo, Helton Pereira, Marcus Sena, José Luiz Lima, José Wilacildo, Welcimar Cunha,

Odair Bison, Diego Velasques, Francine, Paula Torga, Livia Davide, Flávia Barbosa, Quélem Barcelos e Ricardo pela ótima convivência durante todo o curso.

Aos funcionários de campo, Leonardo e Lindolfo, pelo auxílio na condução dos experimentos e pela convivência ao longo desses anos.

Aos funcionários e amigos, Elaine Ribeiro, Zélia, Rafaela e Ironдина, pela convivência, ajuda e disposição oferecidas.

A toda família Biologia/Genética e Melhoramento de Plantas (jamais serão esquecidos, não importando quão distantes estaremos).

Aos amigos de trabalho, Arnaldo “chefe”, Odair, Fernando, Marcelo, Mauro, Georgete, Celma, Rubens, Adalberto, Ataliba, Jorge, Leonel, Rodolfo, João, Cidinho, Robertinho, Vinicius, Claret, Dizeró, Adair, Enrico, Willian pelo excelente convívio.

Enfim, a todos aqueles que, direta ou indiretamente, estiveram envolvidos na realização deste trabalho, meu MUITO OBRIGADO!!!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	i
ABSTRACT .....	ii
1 INTRODUÇÃO .....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO .....	3
2.1 Origem e domesticação do Ffeijoeiro .....	3
2.2 Coevolução patógeno-hospedeiro .....	7
2.3 Componentes da Variância Fenotípica .....	8
2.4 Processos de obtenção das estimativas dos componentes da variância genética .....	15
2.4.1 Avaliação de linhas puras .....	15
2.4.2 Método de Mather (1949) .....	15
2.4.3 Cruzamentos dialélicos .....	16
2.4.4 Uso de experimentos envolvendo progênies segregantes .....	17
2.4.5 Delineamentos de Comstock & Robinson .....	17
2.5 Estimativas dos componentes da variância genética em feijão .....	19
2.6 ‘Triple Test Cross’ .....	21
2.7 Estimativas da epistasia em várias espécies cultivadas .....	27
2.8 Implicações da epistasia para o melhoramento de plantas .....	29
3 MATERIAL E MÉTODOS .....	31
3.1 Local .....	31
3.2 Cultivares .....	31
3.3 Obtenção das progênies .....	31
3.4 Análise dos dados .....	33
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	34
5 CONCLUSÃO .....	42



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	43
ANEXOS .....	55

## RESUMO

MORETO, Alexander Luís. **Epistasia em cruzamento de feijão andino x mesoamericano**. 2008. 67p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.<sup>1</sup>

O feijoeiro foi domesticado em pelo menos duas regiões distintas, a denominada região mesoamericana envolvendo o México e a América Central e a região andina, compreendendo Argentina e Chile. Visando a ampliação da variabilidade genética para vários caracteres no feijoeiro, tem sido preconizado o cruzamento de feijões dessas duas regiões. Contudo, além da incompatibilidade que inviabiliza a maioria dos cruzamentos, quando eles ocorrem, normalmente a população segregante não apresenta bom desempenho. Uma das explicações é que quando do cruzamento são desfeitas combinações epistáticas que foram mantidas por longos anos dentro de cada *pool gênico*. Contudo, a presença da epistasia no controle genético de caracteres do feijoeiro ainda não foi detectada. Com o objetivo de investigar se a epistasia está presente no cruzamento de feijoeiros andinos x mesoamericanos foi realizado o presente trabalho utilizando o ‘Triple Test Cross’ (TTC). Os genitores utilizados na obtenção da população segregante foram os cultivares Carioca – MG ( $P_1$ ), origem mesoamericana e BRS Radiante ( $P_2$ ), andino. Os cruzamentos foram realizados conforme preconizado pelo método do TTC. Depois de obtidas as sementes “ $F_1$ ” dos três retrocruzamentos, estas foram semeadas a campo visando sua multiplicação, e posterior avaliação das gerações “ $F_2$ ” de cada uma das progênies. Em julho de 2005, oitenta e sete progênies  $F_2$  ( $29 L_{1i} + 29 L_{2i} + 29 L_{3i}$ ) foram avaliadas em dois locais no delineamento inteiramente ao acaso e considerando três caracteres: número de vagens/planta, número de grãos/planta e massa de grãos/planta. Constatou-se que a epistasia está presente no controle genético de todos os caracteres estudados e pode ser um dos fatores responsáveis pelo desempenho inferior das progênies provenientes do cruzamento de feijões oriundos da região andina e mesoamericana.

---

<sup>1</sup> Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho. Universidade Federal de Lavras (UFLA).

## ABSTRACT

MORETO, Alexander Luís. **Epistasis in an Andean X Mesoamerican cross of common bean.** 2008. 67p. Thesis (Doctor in Plant Genetics and Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.<sup>1</sup>

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) was domesticated in at least two distinct regions, the Mesoamerican and the Andean regions. Seeking to amplify the genetic variability for several characters of common bean, crossings of beans from these two regions has been proposed. However, besides the incompatibility that makes unfeasible most of the crossings, when they happen, the segregating population usually does not present good performance. The presence of epistasis in the genetic control of characters of common bean has not been detected. The objective of this investigation was to check if epistasis is present in crossings between Andean x Mesoamerican beans using the triple test cross (TTC) method. The parents of the segregating population were cultivar Carioca–MG (P<sub>1</sub> - Mesoamerican) and BRS Radiante (P<sub>2</sub> - Andean). Seeds from the three F<sub>1</sub> backcrossings were sown in the field to increase the number of seeds for the appropriate evaluations and for a later evaluation of the F<sub>2</sub> generations. In July 2005, 87 F<sub>2</sub> progenies (29 L<sub>1i</sub> + 29 L<sub>2i</sub> + 29 L<sub>3i</sub>) were evaluated at two locations for three characters: number of pods plant<sup>-1</sup>, number of grains plant<sup>-1</sup> and grain mass plant<sup>-1</sup>. Epistasis influences the genetic control of all traits, and may be one of the factors causing inferior performance of progenies derived from crossings between Andean and Mesoamerican common bean.

---

<sup>1</sup> Guidance Committee: Magno Antonio Patto Ramalho (Major Professor). Federal University of Lavras (UFLA).

## 1 INTRODUÇÃO

Como a maioria dos caracteres de interesse agronômico é controlada por vários genes, é esperado que ocorra interação entre os alelos dos diferentes locos, ou seja, epistasia. Contudo, a sua detecção tem sido pouco freqüente e uma das razões é a dificuldade de estimá-la com precisão utilizando os modelos genéticos disponíveis (Holland, 2002; Bernardo, 2002).

O principal modelo estatístico utilizado com essa finalidade é o ‘triple test cross’ (TTC), ou seja, avaliação das progênies do retrocruzamento de plantas  $F_2$  com os genitores e a  $F_1$  (Kearsey & Pooni, 1998). É uma metodologia trabalhosa e que exige precisão na avaliação das progênies. Esta tem sido empregada em algumas espécies, tais como arroz (Subbaraman & Rangasamy, 1989), gergelim (Bakheit et al., 2001), milho (Khan & McNeillly, 2005) e feijão fava (Bakheit et al., 2002). No feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*), não foi encontrado nenhum relato do seu emprego.

Visando à ampliação da variabilidade genética para vários caracteres no feijoeiro, tem sido preconizado o cruzamento de feijões de grãos grandes de origem andina com feijões de grãos médios ou pequenos de origem mesoamericana (Gepts, 1998; Singh, 2001). A restrição é que, em grande parte dos casos, a geração  $F_1$  é inviável devido à incompatibilidade que normalmente ocorre no cruzamento desses dois conjuntos gênicos (Johnson & Gepts, 1999; Hannah et al., 2000). Contudo, mesmo nos casos em que não ocorre incompatibilidade, normalmente, a população obtida tem desempenho inferior ao dos genitores (Johnson & Gepts, 2002; Bruzi et al., 2007). Uma das explicações para esse fraco desempenho seria a existência de combinações epistáticas específicas para cada um dos conjuntos gênicos, que seriam desfeitas na população híbrida.

Como essa informação é fundamental para o futuro dos programas do melhoramento do feijoeiro, seria importante verificar, para alguns caracteres quantitativos, se a epistasia está presente no cruzamento de feijoeiros andinos x mesoamericanos. Com esse intuito foi realizado o presente trabalho, utilizando o TTC para detectar a presença de epistasia no cruzamento de linhagens de feijão dos conjuntos gênicos andinos x mesoamericanos.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 Origem e domesticação do feijoeiro

O gênero *Phaseolus* compreende cerca de 30 espécies (Debouck, 1991, 1999; Delgado Salinas, 1985), das quais somente cinco, *P. vulgaris*, *P. coccineus*, *P. lunatus*, *P. acutifolius* e *P. polyanthus*, foram domesticadas (Debouck, 1999, 2000; Gepts & Debouck, 1991). Entre essas espécies, a *P. vulgaris* (feijão comum) é a mais extensamente cultivada, ocupando aproximadamente 85% da área semeada com todas as espécies de *Phaseolus* no mundo (Singh, 2001).

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado uma espécie não cêntrica, ou seja, de origem múltipla e com centros de domesticação independentes (Vieira et al., 2005). É consenso que essa espécie e as demais do gênero originaram-se nas Américas. Evidências morfológicas mostram que o feijão silvestre, ancestral do feijão comum, tem ampla distribuição nas Américas, desde o norte do México até o nordeste da Argentina. Ao longo desta faixa, observaram-se diferenças morfológicas que possivelmente refletem a adaptação do feijoeiro silvestre às condições contrastantes do ambiente em que se encontra (Debouck & Tohme, 1989).

A diversidade entre as espécies de *Phaseolus* é organizada em quatro *pools* gênicos (Debouck, 2000; Debouck & Smartt, 1995). O cruzamento entre *P. vulgaris* e *P. filiformis* (Federici & Waines, 1988), *P. angustissimus* (Petzold & Dickson, 1987) e *P. lunatus* (Kuboyama et al., 1991) não produz descendentes viáveis, sugerindo que estas espécies façam parte do *pool* gênico quaternário.

O *pool* gênico terciário compreende as espécies *P. acutifolius* e *P. parvifolius* Freytag. Ambas podem ser cruzadas sem recuperação de embrião,

produzindo progênies completamente férteis (Singh et al., 1998). Já o cruzamento destas com o feijão comum requer a prática de recuperação de embriões (Singh et al., 1998).

O *pool* gênico secundário compreende *P. coccineus*, *P. costaricensis* e *P. polyanthus*. Estas três espécies cruzam entre si e podem ser cruzadas com o feijão comum, sem a necessidade de recuperação de embrião, particularmente quando o feijão comum é usado como parental feminino (Singh et al., 1997). Entretanto, as progênies híbridas entre cruzamentos de feijão comum e qualquer uma das três espécies que forma o *pool* gênico secundário podem ser particularmente estéreis, impedindo a recuperação da estabilidade fenotípica do feijão comum (Manshardt & Bassett, 1984). Recombinantes são instáveis e há tendência de reverter para o genótipo do parental feminino (Hucl & Scoles, 1985).

O *pool* gênico primário compreende cultivares e populações selvagens do feijoeiro comum (Brücher, 1988; Kami et al., 1995). Estas populações selvagens estão distribuídas desde o norte do México até o nordeste da Argentina.

Combinando-se as informações sobre os tipos de faseolina e tamanho das sementes, Gepts & Bliss, (1985) e Gepts et al. (1986), definiram-se três centros de domesticação para o *P. vulgaris*. Um na região central das Américas (Mesoamérica), onde predominam germoplasma de grãos pequenos (<20 g/100 sementes) e faseolina do tipo 'S' e dois na América do Sul. Um deles, no Sul dos Andes (Andino), onde os feijões apresentam sementes grandes (>40 g/100 sementes) e faseolina 'T' (e possivelmente 'A', 'C' e 'H') e o outro, de menor importância, no norte dos Andes (Colômbia), com feijões de sementes pequenas e faseolina do tipo 'B'. Os dois de maior importância são o mesoamericano e o andino.

Tomando por base o hábito de crescimento, as características de semente, vagem e folha, as regiões ecológicas de adaptação e outras informações, Singh et al. (1988, 1991) agrupou o germoplasma de feijão comum em 12 conjuntos gênicos que posteriormente foram classificados em seis raças, ou seja: os conjuntos 1, 2, 3 e 4 – raça M (Mesoamérica); o 5 – raça D (Durango); o 6 – raça J (Jalisco); os 7, 8 e 9 – raça N (Nueva Granada); o 10 – raça C (Chile); e os conjuntos 11 e 12 – raça P (Peru). As principais características destas raças são apresentadas na Tabela 1. Com base nessas informações, inúmeros trabalhos têm sido realizados, mostrando a importância dessas raças nos programas de melhoramento que utilizam a hibridação (Nienhuis & Singh, 1988; Urrea & Singh, 1995; Singh & Urrea, 1995; Singh, 1995).

**TABELA 1** – Principais características das raças de feijoeiro.

Cento de domesticação	Raça	Conjuntos gênicos	Faseolina	Hábito de cresci/to <sup>1/</sup>	Características da semente
Mesoamérica	Mesoamérica	1,2,3,4	S, Sb, B	I, II, III, IV	Pq ,oval, cilíndrica
	Durango	5	S, Sd	III	Média, romboédrica
	Jalisco	6	S	IV	Média, redonda, cilíndrica oval
Sul dos Andes	Nueva Granada	7, 8, 9	T	I, II, III	Média e grande, cilíndrica
	Chile	10	C, H	III	Média, redonda, oval
	Peru	11, 12	T, C, H	IV	Média e grande, redonda

Fonte: adaptado de Singh et al. (1991).

<sup>1/</sup> I – Hábito de crescimento determinado; II – Hábito de crescimento indeterminado, com guias curtas; III – Hábito de crescimento indeterminado, com guias longas; IV – Hábito de crescimento indeterminado, prostrado ou trepador.



Ao que tudo indica, os feijões andinos e mesoamericanos iniciaram um processo de isolamento reprodutivo para originarem duas novas espécies. A interferência dos melhoristas no processo, principalmente por meio de hibridações entre os dois conjuntos gênicos, tem possibilitado o fluxo de alelos. Contudo, em várias situações, a geração  $F_1$  não produz sementes, o que comprova o que foi comentado a respeito do isolamento reprodutivo entre elas.

Essa incompatibilidade entre feijões andinos e mesoamericanos foi constatada pela primeira vez por Coyne (1965). Shii et al. (1980) mostraram que no controle genético da incompatibilidade ocorre epistasia recessiva dupla. Os alelos dominantes dos genes  $DL_1$  e  $DL_2$ , quando presentes no genótipo, ocasionam a inviabilidade da planta. Segundo eles, as cultivares de sementes pequenas apresentam o genótipo  $Dl_1Dl_1dl_2dl_2$  e os de sementes grandes,  $dl_1dl_1Dl_2Dl_2$ . Na geração  $F_1$  do cruzamento, dois alelos dominantes estarão presentes nos dois locos, surgindo a incompatibilidade, que é devida ao genótipo  $Dl_1dl_1Dl_2dl_2$ . Entretanto, existem cultivares, tanto de sementes pequenas quanto de sementes grandes, que não apresentam incompatibilidade. Nesse caso, seus genótipos devem ser  $dl_1dl_1dl_2dl_2$ .

Observaram também que a incompatibilidade é influenciada pelo ambiente e pela dosagem alélica. As plantas heterozigotas ( $Dl_1dl_1Dl_2dl_2$ ) apresentam crescimento severamente reduzido sob condições de altas temperaturas. Contudo, em temperaturas mais baixas, a expressão da incompatibilidade é retardada ou incompleta, o que permitiu a obtenção da  $F_2$  e o estudo da herança desse caráter. Nas plantas homozigotas, isto é,  $Dl_1Dl_1Dl_2Dl_2$ , ocorre o nanismo, que é letal (Shii et al., 1980). A comprovação desse controle genético foi realizada por Arantes et al. (2007).

Outro fato que evidencia a evolução divergente dos feijões mesoamericanos e andinos é que, quando a geração  $F_1$  é viável, a população segregante quase sempre apresenta performance inferior a ambos os genitores

(Johnson & Gepts, 2002; Bruzi et al., 2007; Baldoni et al., 2007). Ao que tudo indica, esses dois conjuntos gênicos desenvolveram blocos gênicos e ou combinações epistáticas que lhes proporcionaram maior adaptação. Quando do cruzamento, essas combinações são desfeitas e a performance é inferior. Contudo, é uma hipótese que carece de confirmação.

Em várias oportunidades tem sido proposta a hibridação entre feijões de conjuntos gênicos diferentes, visando à ampliação da variabilidade (Singh et al., 1991). Trabalhos foram desenvolvidos com sucesso, como, por exemplo, introgressão de resistência à cigarrinha da raça Mesoamérica para Nueva Granada (CIAT, 1992) e transferência do alelo *Bgm-1*, que confere resistência ao vírus do mosaico dourado (BGMV), da raça Durango, para feijões rajados Andinos (Beaver & Steadman, 1999) e para feijão vagem (McMillan et al., 1998). Beaver et al. (1999) também transferiram o alelo *Bgm-2* para resistência ao BGMV, de feijões Mesoamericanos, para feijões roxos Andinos. Em contraste, resistência à ferrugem controlada pelo alelo *Ur-6* foi transferido, dos feijões roxos Andinos, para os feijões americanos vermelhos grandes da raça Durango (Wood & Keenan, 1982).

## **2.2 Coevolução patógeno-hospedeiro**

O feijão comum apresenta grande variabilidade genética, que foi explorada em diferentes regiões do mundo para satisfazer aos hábitos de consumo das populações. Os patógenos, também possuindo grande variabilidade genética, se adaptaram às condições do cultivo do hospedeiro. Na metade dos anos 1980, especialistas em feijão especulavam a respeito da existência de dois grandes grupos de patógenos de feijão, grupos esses que correspondem às regiões ecológicas de domesticação. Posteriormente, resultados de pesquisas comprovaram esse fato.

Foi observado, para mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*), antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) e ferrugem (*Uromyces appendiculatus*), que as diferentes raças se agrupam em dois grupos distintos, andinos e mesoamericanos. A separação dos isolados destes patógenos em dois grupos foi alcançada com ensaios de virulência que incluíam cultivares de feijões andinos e mesoamericanos, isoenzimas, RAPDs, microssatélites e polimorfismo de fragmentos de regiões intergênicas ribossomais (Beebe & Pastor-Corrales, 1991; Pastor-Corrales, 1996; Sandlin et al., 1999).

Isolados destes três patógenos são virulentos somente sobre certos genótipos de feijões, revelando haver alta afinidade por tipos específicos destes. Resultados de pesquisas usando diferentes cultivares de feijões mostraram que isolados andinos destes patógenos estão associados, sob condições de campo, com feijões Andinos (grãos grandes). Por outro lado, isolados mesoamericanos são usualmente associados com feijões de origem mesoamericana (Pastor-Corrales, 2001)

No caso da mancha-angular, inclusive na classificação das raças, são utilizadas diferenciadoras dos dois centros de domesticação. Na denominação são empregados dois números, sendo o primeiro referente às diferenciadoras andinas e o segundo, às mesoamericanas. No caso da antracnose, as evidências da existência de raças específicas para regiões andina e mesoamericana não se confirmaram (Barladin et al., 1997). Contudo, há casos em que a correspondência entre origem da raça do patógeno e o centro de domesticação do feijoeiro coincidem.

### **2.3 Componentes da variância fenotípica**

O fenótipo ( $F$ ) de qualquer caráter quantitativo é função do genótipo ( $G$ ), do ambiente ( $E$ ) e da interação dos genótipos por ambientes ( $GE$ ), ou seja,

$F = G + E + GE$ . Desse modo, pode-se escrever que a variância fenotípica ( $\sigma_F^2$ ) pode ser decomposta em  $\sigma_F^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_{GE}^2$ .

Por sua vez, a variância genética, considerando uma população em equilíbrio, sem endogamia, pode ser decomposta em  $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$ , em que  $\sigma_A^2$  é a variância genética aditiva,  $\sigma_D^2$  a variância genética de dominância e  $\sigma_I^2$  a variância da interação entre dois ou mais locos, variância epistática.

A variância genética aditiva é função do valor reprodutivo ('breeding value'). Para entender o que realmente representa esse valor de melhoramento, é necessário conhecer o efeito médio de um alelo e também o efeito médio de uma substituição alélica. Para isso, será considerado o loco  $B$  com dois alelos  $B^1$  na frequência  $p$  e  $B^2$  na frequência de  $q$ , lembrando que  $p + q = 1,0$ .

Considerando o desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio por 'a' (efeito aditivo) e o desvio do heterozigoto em relação ao ponto médio por 'd' (efeito de dominância), nessa condição, a média dos valores genotípicos da população em equilíbrio ( $M_e$ ) será:  $M_e = [a(p - q) + 2pqd]$ .

O efeito médio de um alelo pode ser visualizado a partir do cruzamento de um indivíduo homozigoto para o alelo em questão com uma população qualquer. A diferença entre a média dos descendentes deste cruzamento e a média populacional corresponde ao efeito médio daquele alelo.

O efeito médio do alelo  $B^1$  ( $\alpha_1$ ), pode ser obtido por:

$B^1B^1$ x População		
Descendentes	Frequência	Valor genotípico
$B^1B^1$	$p$	$a$
$B^1B^2$	$q$	$d$

A média dos valores genotípicos do cruzamento ( $M_c$ ) será:  
 $M_c = pa + qd$ . Desse modo, tem-se:

$$\alpha_1 = M_c - M_e$$

$$\alpha_1 = q[a + d(1 - 2p)]$$

O efeito médio do alelo  $B^2$  ( $\alpha_2$ ) será obtido por:

$B^2B^2$ x População		
Descendentes	Frequência	Valor genotípico
$B^1B^2$	$p$	$d$
$B^2B^2$	$q$	$-a$
Média: $pd - qa$		

$$\alpha_2 = M_c - M_e$$

$$\alpha_2 = -p[a + d(1 - 2p)]$$

Depreende-se que o efeito médio de um alelo depende não só dos valores genotípicos (**a** e **d**), mas também das frequências alélicas.

Os efeitos médios dos alelos é melhor expresso em termos de *efeito médio de uma substituição alélica*. Este conceito pode ser entendido da seguinte forma: suponha que se possa mudar o alelo  $B^2$ , tomado aleatoriamente, para o alelo  $B^1$ . Esta mudança acarretará uma alteração na média, a qual é denominada efeito médio de uma substituição alélica ( $\alpha$ ). Este, por sua vez, pode ser obtido por meio do coeficiente de regressão linear ( $b$ ) entre o número de alelos favoráveis ( $B^1$ ), variável independente  $X$  e os valores genotípicos, variável dependente  $Y$ . Para a população tem-se:

Genótipos	Frequência	X	Y
$B^1B^1$	$p^2$	2	$a$
$B^1B^2$	$2pq$	1	$d$
$B^2B^2$	$q^2$	0	$-a$
Médias		$2p$	$a(p-q) + 2pqd$

O coeficiente de regressão linear 'b' é obtido pela expressão:

$$b = \frac{COV(x, y)}{V_x}, \text{ resolvendo-se, tem-se que: } \alpha = b = a + d(q - p).$$

O  $\alpha$  em realidade é a diferença entre os efeitos médios dos alelos, isto é:

$$\begin{aligned} \alpha &= \alpha_1 - \alpha_2 \\ &= q[a + d(q-p)] - (-p)[a + d(q-p)] \\ &= a + d(q-p)(q+p) \\ \alpha &= a + d(q-p) \end{aligned}$$

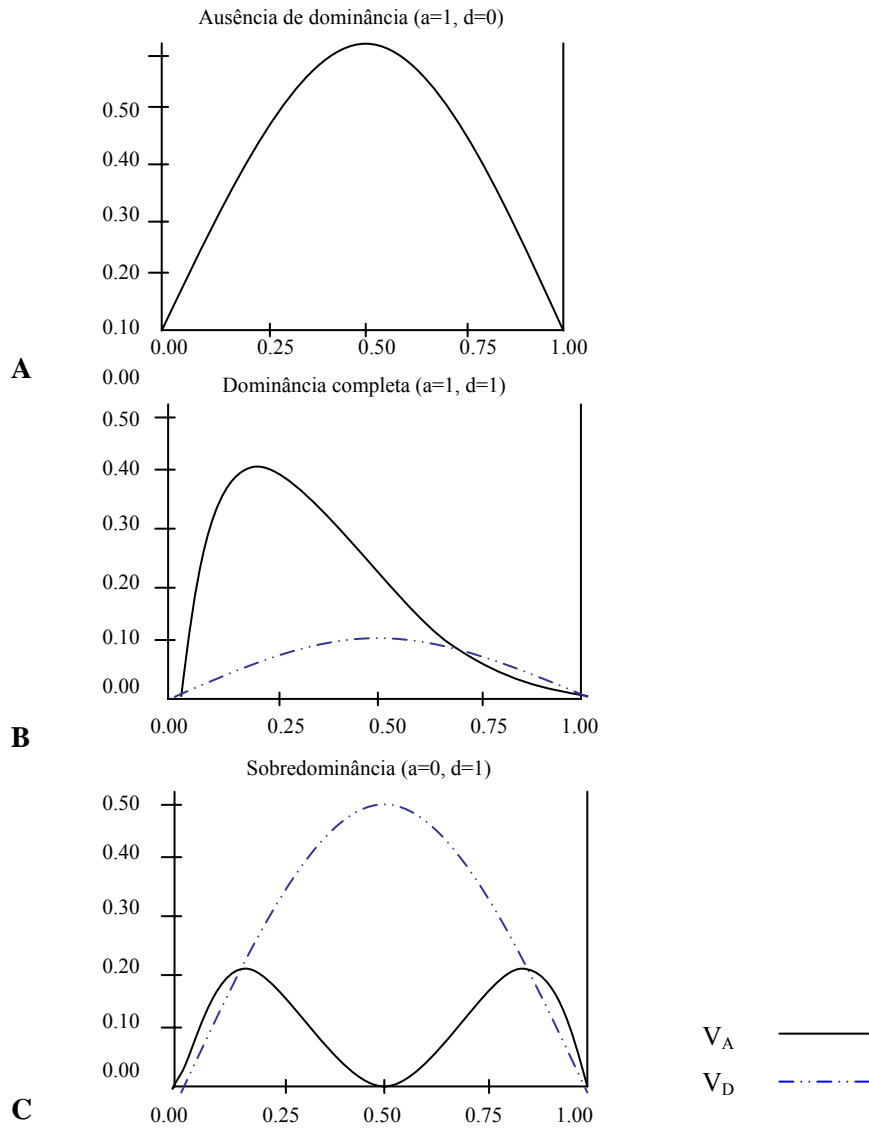
A variância genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) é obtida pela expressão  $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2 = 2pq[a + d(q - p)]^2$  (Bernardo, 2002). Como já comentado, ela é função dos valores genéticos e é a principal causa da semelhança entre indivíduos aparentados. A  $\sigma_A^2$  considerando um loco é, portanto, função da frequência alélica, que varia entre populações, bem como da interação alélica. Se não houver dominância no loco considerado ( $d = 0$ ), então, a variância aditiva será fornecida por  $\sigma_A^2 = 2pqa^2$ , ou seja, função apenas do efeito aditivo. Isto ocorre também quando  $p = q = 0,50$ . Contudo, fora destas duas condições, variância aditiva não é sinônimo de efeito aditivo, pois depende da ocorrência de dominância. Inclusive, em função do grau médio de dominância, o valor máximo de  $\sigma_A^2$  varia de acordo com a frequência

alélica (Figura 1). Veja que, sendo  $d = 0$ ,  $\sigma_A^2$ , é máximo para  $p = q = 0,50$ . Quando  $d = a$ ,  $\sigma_A^2$ , será máximo com  $p = 0,25$  e, quando  $d > a$ ,  $\sigma_A^2$ , poderá assumir o valor zero. Isto ocorre quando  $p = q = 0,50$  (Figura 1).

A variância de dominância corresponde aos desvios da equação de regressão linear, utilizada na obtenção de  $\sigma_A^2$ . Falconer & Mackay (1996) mostram que  $\sigma_D^2$  é obtido por:  $\sigma_D^2 = (2pqd)^2$ . A  $\sigma_D^2$  é, portanto, função das frequências alélicas, porém, só será diferente de zero se ocorrer alguma dominância.

Bernardo (2002) comenta que, como o procedimento dos quadrados mínimos tende a minimizar ao máximo os desvios em relação à reta da regressão,  $\sigma_D^2$ , por definição, é considerado como menor variação possível entre os valores genotípicos. Assim, a priori, a  $\sigma_A^2$  será sempre maior que  $\sigma_D^2$ , a menos que as frequências alélicas forem extremas ou se houver sobredominância (Figura 1C).

Outro componente da variância genética é a variância epistática que corresponde à variância dos desvios da interação entre dois ou mais locos. A variância epistática pode ser também decomposta em função das interações entre os diferentes tipos de efeitos gênicos. Considerando apenas dois locos, a interação entre valores genéticos, em ambos os locos, origina uma variância aditiva x aditiva ( $\sigma_{AA}^2$ ); a interação dos valores genéticos de um loco e os desvios de dominância de outro loco origina a variância aditiva x dominante ( $\sigma_{AD}^2$ ) e a interação entre desvios de dominância de dois locos origina a variância dominante x dominante ( $\sigma_{DD}^2$ ), isto é, a variância da interação é dada por  $\sigma_I^2 = \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2 +$  etc.



**FIGURA 1.** Valores relativos da variância aditiva ( $\sigma_A^2$ ), de dominância ( $\sigma_D^2$ ), em função das freqüências do alelo favorável na população ( $p$ ), considerando diferentes tipos de interações alélicas. A)  $d=0$ ; B)  $d=a$  e C)  $d>a$ . Fonte: Bernardo (2002).



Se três locos estivessem envolvidos, variâncias do tipo aditiva x aditiva x aditiva ( $\sigma_{AAA}^2$ ) ou aditiva x aditiva x dominante ( $\sigma_{AAD}^2$ ), etc., seriam também incluídas como componentes da variância epistática.

Nesse ponto é necessário salientar o que Bernardo (2002) comenta a respeito da estimativa da variância epistática. Ele mostra que a variância genética, quando há epistasia, não contém apenas  $\sigma_I^2$ . Para isto, utiliza vários exemplos em que há epistasia fisiológica envolvendo dois locos e diferentes tipos de interação. Tomando como referência a segregação em  $F_2$  de 9:7, que é provavelmente a mais freqüente, ou seja, interação complementar entre duas enzimas, a variância genética total ( $\sigma_G^2$ ) contém 57% de  $\sigma_A^2$ , 29% de  $\sigma_D^2$  e 14% de  $\sigma_I^2$  (Bernardo, 2002; Tabela 5.2; p. 97). Do exposto, fica claro que, quando há predominância de  $\sigma_A^2$ , não é possível inferir que predominem efeitos aditivos. Isto só irá ocorrer quando  $d = 0$ , como já mencionado, e não ocorrer epistasia. Ou seja,  $\sigma_A^2$  depende das freqüências alélicas, efeito aditivo (a) e de dominância (d) e da epistasia.

Por essa razão, Bernardo (2002) questiona a validade da estimativa de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$  de uma população. Na sua ótica, só seria válido obter essas estimativas se o objetivo for a comparação de duas ou mais populações.

Na ocorrência de endogamia ( $F \neq 0$ ) e com as freqüências alélicas diferentes de  $p = q = 0,50$ , Souza Junior (1989) mostra que  $\sigma_G^2$  conterà, além de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ , também  $D_1$  (covariância genética entre os efeitos médios (aditivos) dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos),  $D_2$  (variância genética dos efeitos de dominância dos homozigotos) e  $\tilde{H}$  (depressão por endogamia elevada ao quadrado). Não serão fornecidos mais detalhes a respeito desses componentes, haja vista que, no presente trabalho, na população de referência,  $p = q = 0,50$ .

## **2.4 Processos de obtenção das estimativas dos componentes da variância genética**

Na literatura existem inúmeros procedimentos que estão sendo utilizados na obtenção das estimativas dos componentes da variância genética. Entre eles estão os listados a seguir.

### **2.4.1 Avaliação de linhas puras**

A avaliação de linhas puras envolve a avaliação de linhagens de uma ou mais populações em experimentos com repetições e permite estimar, entre outros parâmetros, a variância genética que, nesse caso, é toda aditiva e a herdabilidade. É muito utilizado para orientar a seleção das linhagens superiores no final do programa de melhoramento e tem sido empregado em diversos trabalhos com feijão (Aggarwal & Singh, 1973; Ramalho et al., 1979; Scully et al., 1991).

### **2.4.2 Método de Mather (1949)**

Essa metodologia, em princípio, pressupõe a avaliação de populações não segregantes ( $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ), juntamente com as segregantes, que constam da geração  $F_2$  e dos retrocruzamentos da  $F_1$  com cada genitor ( $RC_1$  e  $RC_2$ ). Contudo, outros tipos de populações podem ser empregados.

Se forem utilizadas as populações em experimentos conduzidos em casa de vegetação ou no campo, tem-se a seguinte composição da variância fenotípica das populações:

. variância fenotípica do pai 1 ( $P_1$ ) =  $\sigma_{P_1}^2 = \sigma_E^2$ ,

. variância fenotípica do pai 2 ( $P_2$ ) =  $\sigma_{P_2}^2 = \sigma_E^2$ ,

. variância fenotípica da geração  $F_1$  =  $\sigma_{F_1}^2 = \sigma_E^2$ ,

. variância fenotípica da geração  $F_2$  =  $\sigma_{F_2}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$ ,

. variância fenotípica da soma dos dois retrocruzamentos  $\sigma_{RC.1}^2 = \sigma_A^2 + 2\sigma_D^2 + 2\sigma_E^2$ , em que  $\sigma_E^2$  é a variância ambiental.

A partir dessa informação, se podem estimar os componentes  $\sigma_E^2$ ,  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ . As variâncias genéticas aditiva e de dominância permitem estimar herdabilidades no sentido amplo e restrito, além do grau médio de dominância.

O método de Mather (1949) é um dos que têm sido mais utilizados para a estimativa dos componentes da variância utilizando vários caracteres do feijoeiro (Sarafí, 1978; Santos et al., 1986; Mesquita, 1989; Teixeira et al., 1999).

#### **2.4.3 Cruzamentos dialélicos**

Um sistema de cruzamento dialélico corresponde ao inter cruzamento de  $n$  genitores, gerando  $n^2$  combinações possíveis que correspondem aos  $n$  genitores,  $n(n-1)/2$  híbridos simples e  $n(n-1)/2$  recíprocos dos híbridos simples. A restrição ao uso dos cruzamentos dialélicos para a estimativa dos componentes da variância genética é que os genitores sejam uma amostra representativa de uma população de referência, isto é, o efeito de genitores deve ser aleatório (Backer, 1978; Ramalho et al., 1993). Sendo aleatório, se podem estimar os componentes da variância genética. Há pelo menos duas metodologias que podem ser utilizadas com esta finalidade, a de Jinks & Hayman (1953) e a de Griffing (1956).

A metodologia de Jinks & Hayman (1953) foi muito empregada (Santos, 1984; Bonato & Vello, 1999) e decompõe a variância genética, tornando possível obter informações a respeito do controle genético do caráter e das potencialidades das cultivares, para se conduzir um programa de melhoramento. Detalhes a respeito de sua aplicação são fornecidos por Cruz et al. (2004).

A metodologia de Griffing (1956), a mais amplamente utilizada, estima a capacidade geral de combinação (CGC) e a capacidade específica de combinação (CEC). A CGC está associada à variância aditiva e a CEC à variância de dominância. Detalhes a respeito da aplicação desse método são encontrados em Ramalho et al. (1993) e Cruz et al. (2004). Vários trabalhos foram realizados, com a utilização dessa metodologia, no feijoeiro (Arriel et al., 1990; Franco et al., 2001; Kurek et al., 2001; Mebrahtu & Mohamed, 2003).

#### **2.4.4 Uso de experimentos envolvendo progênies segregantes**

Na condução das populações segregantes de plantas autógamas conduzidas por qualquer método, em um dado momento, são avaliadas progênies, normalmente em experimentos com repetições. Com esses dados é possível obter informações a respeito dos componentes da variância genética. A grande vantagem é que, em plantas autógamas, a contribuição dos diferentes componentes da variância é previsível nas sucessivas gerações de endogamia. O modo de prever os componentes da variância genética foi desenvolvido por Cockerham (1963), tendo como referência a covariância entre indivíduos aparentados ( $C_{tgg}$ ).

Detalhes dessa metodologia são apresentados por Ramalho & Vencovsky, (1978) e Souza Junior, (1989). Alguns trabalhos têm sido realizados, com a utilização dessa metodologia, na cultura do feijoeiro (Souza & Ramalho, 1995; Moreto et al., 2007).

#### **2.4.5 Delineamentos de Comstock & Robinson**

Visando obter informações a respeito da contribuição da variância aditiva e de dominância na expressão dos caracteres, especialmente em milho, para orientar os trabalhos de melhoramento, Comstock & Robinson (1948) e Comstock & Robinson (1952) propuseram metodologias para estimar os

componentes da variância genética. Foram propostos três tipos de delineamento genético: os delineamentos I, II e III ou delineamentos da Carolina do Norte. Nessa revisão, o que mais interessa é o delineamento III e, por isso, terá maior ênfase.

No delineamento III,  $p$  plantas da geração  $F_2$ , do cruzamento de duas linhagens são retrocruzadas com ambos os genitores (testadores). Este é um teste especial, pois a geração  $F_2$  é segregante para todos os locos em que os testadores diferem e não segregante para os demais locos. Nesse modelo, o efeito de progênies  $F_2$  ( $\sigma_p^2$ ) corresponde a  $1/4$  da variância aditiva ( $\sigma_A^2$ ), ou seja,  $\sigma_A^2 = 4\sigma_p^2$ . O componente de variância, associado ao efeito de progênies x genitores, corresponde à variância de dominância ( $\sigma_D^2 = \sigma_{PT}^2$ ).

Para melhor entendimento, será utilizado, para demonstração, um modelo simples de um loco com dois alelos em que os dois testadores ( $P_1$  e  $P_2$ ) são representados por  $B^1B^1$  e  $B^2B^2$ , respectivamente, e as médias dos dois tipos de progênies produzidas, resultantes do retrocruzamento de plantas  $F_2$  com ambos os genitores, é representado por  $\bar{L}_{ij}$  (Tabela 2). A soma dos dois tipos de progênies ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ ), que corresponde ao efeito de progênies  $F_2$ , possui em comum o termo  $(2m + d)$ , variando somente em 'a' e a diferença ( $\bar{L}_{2i} - \bar{L}_{1i}$ ), que corresponde à interação progênies x genitores, possui o termo  $(-a)$  em comum, variando somente em 'd'. Desse modo, qualquer variação na soma é unicamente devido aos efeitos aditivos ( $a$ ), enquanto que qualquer variação na diferença deve-se aos efeitos de dominância ( $d$ ) (Tabela 2).

**TABELA 2.** Esperança das médias das progênies do delineamento III, em termos de valores genéticos.

Genótipo	Freq.	Testadores		Soma	Diferença
		P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>		
F <sub>2</sub>		$B^1B^1 (L_{1i})$	$B^2B^2 (L_{2i})$	$\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$	$\bar{L}_{2i} - \bar{L}_{1i}$
$B^1B^1$	1/4	$m + a$	$m + d$	$2m + d + a$	$-a + d$
$B^1B^2$	1/2	$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$2m + d$	$-a$
$B^2B^2$	1/4	$m + d$	$m - a$	$2m + d - a$	$-a - d$
média		$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$2m + d$	$-a$

O delineamento III de Comstock & Robinson (1952) possui a vantagem de permitir estimar a  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$  com a mesma precisão. No entanto, como a maioria dos caracteres é controlada por vários genes, alguns deles certamente estão ligados. Nessa condição, a geração F<sub>2</sub> está em desequilíbrio de ligação. As estimativas de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$  utilizando esse procedimento estão viesadas. Kearsey & Pooni (1998) apresentaram a expressão de variância de uma população F<sub>2</sub> considerando dois locos ligados.

$$\sigma_{F_2}^2 = \frac{1}{2}a_A^2 + \frac{1}{2}a_B^2 + \delta(1-2R)a_Aa_B + \frac{1}{4}d_A^2 + \frac{1}{4}d_B^2 + \frac{1}{2}(1-2R)^2d_Ad_B,$$
 em que R é a frequência de recombinação entre os genes e  $\delta = +1$  ligação em atração e  $\delta = -1$  ligação em repulsão.

Fica fácil ver que, quando a ligação está em repulsão, a variância aditiva fica subestimada, ao passo que a de dominância é superestimada, podendo levar a uma estimativa do grau médio de dominância em que  $d > a$ , ou seja, sobredominância.

## 2.5 Estimativas dos componentes da variância genética em feijão

Algumas estimativas dos componentes da variância genética para diferentes caracteres em feijão, relatadas na literatura, estão apresentadas na Tabela 3. Nota-se que foram utilizados diferentes métodos para estimação dos componentes, como salientado antes. Apesar da diferença na amplitude das estimativas, os efeitos aditivos foram predominantes para maioria dos caracteres estudados, como previsto por Bernardo (2002).

**TABELA 3.** Estimativas dos componentes da variância genética para alguns caracteres em feijão.

Espécie	Caráter	$V_A$	$V_D$	Método	Fonte
Feijão	Número de vagens por planta	104,30	9,95	Dialelo	Sarafi (1976)
	Número de sementes por vagem	0,524	0,352		
	Peso de 100 sementes	21,78	17,05		
	Peso médio de sementes por planta	2785,27	- 643,03	Mather and Jinks (1982)	Mesquita (1989)
	Volume médio de sementes por planta	2545,79	-493,38		
	Densidade de sementes por planta	74,83	-19,97		
	Número de vagens por planta	52,74	4,61	Progênieis	Souza & Ramalho (1995)
	Número de sementes por planta	973,86	199,71		
	Peso de grãos por planta	48,33	9,75		
	Peso de 100 sementes	22,10	-1,66		
	Grau de ramificações	-0,008	0,026	Mather and Jinks (1982)	Teixeira et al. (1999)
	Comprimento de 4° ao 7° entrenó	0,089 a 3,210	1,936		
	Diâmetro do 5° entrenó	0,090 e 0,096	-		
	Nota de porte	0,425	0,079		
	Altura de inserção da 1° vagem	1,363	5,539		
	Número de vagens por planta	0,8356 a 22,9599	4,9031 a 13,021	Dialelo	Santos (1984)
	Número de sementes por vagem	0,4086 a 0,4545	0,2664 a 1,0537		
	Peso de 100 sementes	205,186 a 429,335	90,153 a 96,026		
	Produtividade de grãos	0,8143 a 1,2241	-7,6153 a -5,6304	Progênieis	Moreto et al. (2007)
	Porte	0,0501 a 0,0782	0,4522 a 2,412		

Na estimação dos componentes da variância genética apresentados na Tabela 3, considerou-se ausência de variância epistática. No entanto, autores como Holland (2001) e Holland (2002) salientam a importância de sua inclusão nos modelos destinados para esses fins.

## 2.6 ‘Triple test cross’

A epistasia que vem sendo por muitos desconsiderada pode estar presente no controle genético da maioria dos caracteres. No entanto, quando se considera a presença da mesma, os processos citados são deficientes em estimar ou, mesmo, em detectar a presença da epistasia. Para tal, a metodologia mais utilizada é o “triple test cross”.

A metodologia para a detecção dos efeitos epistáticos, que são uma extensão do delineamento III de Comstock & Robinson (1952), foi proposta por Kearsey & Jinks (1968). O método consiste em retrocruzar uma amostra de plantas  $F_2$  com o  $P_1$ , gerando progênies  $L_{1i}$ , com o  $P_2$ , gerando progênies  $L_{2i}$  e com o  $F_1$ , gerando progênies  $L_{3i}$ .

Kearsey & Pooni (1998) discutem a metodologia a partir de um único loco ‘B’ (Tabela 4 e 5). Como eles demonstram, o fundamento da presença de epistasia é o teste do contraste  $(L_{1i} + L_{2i}) - 2L_{3i}$ . A soma de quadrados (SQ) deste contraste detecta a presença de epistasia pelo teste de F. Ela é obtida pela expressão  $SQ_{epistasia} = \sum (w_i)^2 / 6$ , em que o valor 6 refere-se aos coeficientes do contraste  $(L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i})$  ao quadrado, ou seja,  $1+1+4=6$ . Ele contém n graus de liberdade, e não n-1, porque não foi incluído nenhum fator de correção na obtenção. Já a soma de quadrados da epistasia aditiva x aditiva é obtida por  $SQ_{AA} = (\sum w_i)^2 / 6n$  e a SQ dos outros tipos de epistasia é obtida pela diferença, ou seja:  $SQ_{ADe/ouDD} = (\sum (w_i)^2 / 6) - ((\sum w_i)^2 / 6n)$ .



**TABELA 4** - Média genotípica e valores do contraste  $(L_{1i}+L_{2i})-2L_{3i}$ , no “triple test cross”.

Genótipo	F2	Freq.	Testadores			Diferenças $(L_{1i}+L_{2i})-2L_{3i}$
			P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	F <sub>1</sub>	
$B^1B^1$	1/4	$m + a$	$m + d$	$m + 1/2a + 1/2d$	0	
$B^1B^2$	1/2	$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$m + 1/2d$	0	
$B^2B^2$	1/4	$m + d$	$m - a$	$m - 1/2a + 1/2d$	0	
Média		$m + 1/2a + 1/2d$	$m - 1/2a + 1/2d$	$m + 1/2d$	0	

**TABELA 5** - Média das progênes para o TTC

F2	Testadores			Desvios em relação à média		
	P <sub>1</sub> (L <sub>1i</sub> )	P <sub>2</sub> (L <sub>2i</sub> )	F <sub>1</sub> (L <sub>3i</sub> )	aditiva L <sub>1i</sub> +L <sub>2i</sub>	dominante L <sub>2i</sub> - L <sub>1i</sub>	epistasia (L <sub>1i</sub> + L <sub>2i</sub> ) - 2 L <sub>3i</sub>
1	x <sub>11</sub>	y <sub>21</sub>	z <sub>31</sub>	a <sub>1</sub>	d <sub>1</sub>	w <sub>1</sub>
2	x <sub>12</sub>	y <sub>22</sub>	z <sub>32</sub>	a <sub>2</sub>	d <sub>2</sub>	w <sub>2</sub>
3	x <sub>13</sub>	y <sub>23</sub>	z <sub>33</sub>	a <sub>3</sub>	d <sub>3</sub>	w <sub>3</sub>
4	x <sub>14</sub>	y <sub>24</sub>	z <sub>34</sub>	a <sub>4</sub>	d <sub>4</sub>	w <sub>4</sub>
5	x <sub>15</sub>	y <sub>25</sub>	z <sub>35</sub>	a <sub>5</sub>	d <sub>5</sub>	w <sub>5</sub>
...	...	...	...	...	...	...
I	x <sub>1i</sub>	y <sub>2i</sub>	z <sub>3i</sub>	a <sub>i</sub>	d <sub>i</sub>	w <sub>i</sub>
total	Σ x <sub>1.</sub>	Σ y <sub>2.</sub>	Σ z <sub>3.</sub>	Σ a <sub>.</sub>	Σ d <sub>.</sub>	Σ w <sub>.</sub>
Média	x <sub>1.</sub>	y <sub>2.</sub>	z <sub>3.</sub>	a <sub>.</sub>	d <sub>.</sub>	w <sub>.</sub>

Visando à detecção de epistasia em populações de milho, ETA-NDU & Openshaw (1999) avaliaram, em vez das progênes  $L_{1i}$ ,  $L_{2i}$  e  $L_{3i}$  ‘per se’, o topcross dessas progênes com testador homocigoto. Demonstraram o que é avaliado considerando dois locos,  $A$  e  $B$ , com dois alelos,  $A^1$ ,  $A^2$  e  $B^1$ ,  $B^2$ . Sendo

o cruzamento de  $P_1 (A^1A^1B^1B^1)$  x  $P_2 (A^2A^2B^2B^2)$  e a aplicação do TTC, os genótipos e as freqüências dos descendentes provenientes destes cruzamentos, quando em equilíbrio de ligação, são apresentados na Tabela 6.

Observa-se que quatro tipos de gametas são possíveis,  $A^1B^1$ ,  $A^1B^2$ ,  $A^2B^1$  e  $A^2B^2$ , em cada progênie derivada desse cruzamento e com determinada freqüência. Se os genótipos da Tabela 6 estiverem envolvidos na obtenção da geração  $F_2$  das progênies ou em topcross com testador homozigoto como proposto por ETA-NDU & Openshaw (1999), serão obtidos os gametas com as respectivas freqüências mostrados na Tabela 7.

**TABELA 6.** Genótipos dos indivíduos  $F_2$  e dos cruzamentos entre os indivíduos  $F_2$  com o parental 1 ( $P_1$ ), e o parental 2 ( $P_2$ ) e  $F_1$  ( $P_1 \times P_2$ ), com suas freqüências entre parênteses na ausência de desequilíbrio de ligação.

$F_2$	$F_2 \times P_1$	$F_2 \times P_2$	$F_2 \times F_1$
$A^1A^1B^1B^1$ (1/16)	$A^1A^1B^1B^1$ (1)	$A^1A^2B^1B^2$ (1)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/4) $A^1A^1B^1B^2$ (1/4) $A^1A^2B^1B^1$ (1/4) $A^1A^2B^1B^2$ (1/4) $A^1A^1B^1B^1$ (1/8) $A^1A^1B^1B^2$ (2/8) $A^1A^2B^1B^1$ (1/8) $A^1A^2B^1B^2$ (2/8) $A^1A^1B^2B^2$ (1/8) $A^1A^2B^2B^2$ (1/8)
$A^1A^1B^1B^2$ (2/16)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/2) $A^1A^1B^1B^2$ (1/2)	$A^1A^2B^1B^2$ (1/2) $A^1A^2B^2B^2$ (1/2)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/8) $A^1A^1B^1B^2$ (2/8) $A^1A^2B^1B^1$ (1/8) $A^1A^2B^1B^2$ (2/8) $A^1A^1B^2B^2$ (1/8) $A^1A^2B^2B^2$ (1/8)
$A^1A^1B^2B^2$ (1/16)	$A^1A^1B^1B^2$ (1)	$A^1A^2B^2B^2$ (1)	$A^1A^1B^1B^2$ (1/4) $A^1A^1B^2B^2$ (1/4) $A^1A^2B^1B^2$ (1/4) $A^1A^2B^2B^2$ (1/4)
$A^1A^2B^1B^1$ (2/16)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/2) $A^1A^2B^1B^1$ (1/2)	$A^1A^2B^1B^2$ (1/2) $A^2A^2B^1B^2$ (1/2)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/8) $A^1A^1B^1B^2$ (1/8) $A^1A^2B^1B^1$ (2/8) $A^1A^2B^1B^2$ (2/8) $A^2A^2B^1B^1$ (1/8) $A^2A^2B^1B^2$ (1/8)
$A^1A^2B^1B^2$ (4/16)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/4) $A^1A^1B^1B^2$ (1/4) $A^1A^2B^1B^1$ (1/4) $A^1A^2B^1B^2$ (1/4)	$A^1A^2B^1B^2$ (1/4) $A^2A^2B^2B^2$ (1/4) $A^2A^2B^1B^2$ (1/4) $A^2A^2B^2B^2$ (1/4)	$A^1A^1B^1B^1$ (1/16) $A^1A^1B^1B^2$ (2/16) $A^1A^1B^2B^2$ (1/16) $A^1A^2B^1B^1$ (2/16) $A^1A^2B^1B^2$ (4/16) $A^1A^2B^2B^2$ (2/16) $A^2A^2B^1B^1$ (1/16) $A^2A^2B^1B^2$ (2/16) $A^2A^2B^2B^2$ (1/16)
$A^1A^2B^2B^2$ (2/16)	$A^1A^1B^1B^2$ (1/2) $A^1A^2B^1B^2$ (1/2)	$A^1A^2B^2B^2$ (1/2) $A^2A^2B^2B^2$ (1/2)	$A^1A^1B^1B^2$ (1/8) $A^1A^1B^2B^2$ (1/8) $A^1A^2B^1B^2$ (2/8) $A^1A^2B^2B^2$ (2/8) $A^2A^2B^1B^2$ (1/8) $A^2A^2B^2B^2$ (1/8)
$A^2A^2B^1B^1$ (1/16)	$A^1A^2B^1B^1$ (1)	$A^2A^2B^1B^2$ (1)	$A^1A^2B^1B^1$ (1/4) $A^1A^2B^1B^2$ (1/4) $A^2A^2B^1B^1$ (1/4) $A^2A^2B^1B^2$ (1/4)
$A^2A^2B^1B^2$ (2/16)	$A^1A^2B^1B^1$ (1/2) $A^1A^2B^1B^2$ (1/2)	$A^2A^2B^1B^2$ (1/2) $A^2A^2B^2B^2$ (1/2)	$A^1A^2B^1B^1$ (1/8) $A^1A^2B^1B^2$ (2/8) $A^2A^2B^1B^1$ (1/8) $A^2A^2B^1B^2$ (2/8)
$A^2A^2B^2B^2$ (1/16)	$A^1A^2B^1B^2$ (1)	$A^2A^2B^2B^2$ (1)	$A^1A^2B^1B^2$ (1/4) $A^1A^2B^2B^2$ (1/4) $A^2A^2B^1B^2$ (1/8) $A^2A^2B^2B^2$ (1/8)

**TABELA 7.** Tipos de gametas e frequência de cada um deles, oriunda das progênes do “triple test cross”, considerando a segregação de dois locos (Adaptado: Eta-Ndu & Openshaw, 1999).

$F_2$	Tipos de gametas	$F_2 \times P_1 (A^1A^1B^1B^1)$	$F_2 \times P_2 (A^2A^2B^2B^2)$	$F_2 \times F_1 (A^1A^2B^1B^2)$
$A^1A^1B^1B^1$	$A^1B^1$	1	1/4	9/16
	$A^1B^2$	0	1/4	3/16
	$A^2B^1$	0	1/4	3/16
	$A^2B^2$	0	1/4	1/16
$A^1A^1B^2B^2$	$A^1B^1$	3/4	1/8	3/8
	$A^1B^2$	1/4	3/8	3/8
	$A^2B^1$	0	1/8	1/8
	$A^2B^2$	0	3/8	1/8
$A^1A^2B^2B^2$	$A^1B^1$	1/2	0	3/16
	$A^1B^2$	1/2	1/2	9/16
	$A^2B^1$	0	0	1/16
	$A^2B^2$	0	1/2	3/16
$A^1A^2B^1B^1$	$A^1B^1$	3/4	1/8	3/8
	$A^1B^2$	0	1/8	1/8
	$A^2B^1$	1/4	3/8	3/8
	$A^2B^2$	0	3/8	1/8
$A^1A^2B^1B^2$	$A^1B^1$	9/16	1/16	1/4
	$A^1B^2$	3/16	3/16	1/4
	$A^2B^1$	3/16	3/16	1/4
	$A^2B^2$	1/16	9/16	1/4
$A^1A^2B^2B^2$	$A^1B^1$	3/8	0	1/8
	$A^1B^2$	3/8	1/4	3/8
	$A^2B^1$	1/8	0	1/8
	$A^2B^2$	1/8	3/4	3/8
$A^2A^2B^1B^1$	$A^1B^1$	1/2	0	3/16
	$A^1B^2$	0	0	1/16
	$A^2B^1$	1/2	1/2	9/16
	$A^2B^2$	0	1/2	3/16
$A^2A^2B^1B^2$	$A^1B^1$	3/8	0	1/8
	$A^1B^2$	1/8	0	1/8
	$A^2B^1$	3/8	1/4	3/8
	$A^2B^2$	1/8	3/4	3/8
$A^2A^2B^2B^2$	$A^1B^1$	1/4	0	1/16
	$A^1B^2$	1/4	0	3/16
	$A^2B^1$	1/4	0	3/16
	$A^2B^2$	1/4	1	9/16

Na ausência de epistasia e assumindo que:  $A^1 = B^1 = 1/2 Y$ , então, o gameta  $A^1B^1 = Y$ ;  $A^2 = B^2 = 1/2 Z$  e o gameta  $A^2B^2 = Z$ ; De modo análogo para

os gametas em repulsão tem-se:  $A^2B^1$  ou  $A^1B^2 = 1/2 Y + 1/2 Z$ . Nesse modelo, consideraram-se, como já mencionado, equilíbrio de ligação e também ausência e efeito materno.

Assim, se as progênes de cada retrocruzamento forem avaliadas em topcross ou na geração  $F_2$ , assumindo ausência de epistasia, os valores genotípicos esperados são mostrados na Tabela 8, em que se observa que, na média,  $\bar{L}_{1i} = 3/4Y + 1/4Z$ ;  $\bar{L}_{2i} = 1/4Y + 3/4Z$  e  $\bar{L}_{3i} = 1/2(Y + Z)$ . Desse modo, na ausência de epistasia, o contraste  $(\bar{L}_{1i}) + (\bar{L}_{2i}) - 2(\bar{L}_{3i})$  será zero. Ou seja, é o mesmo raciocínio apresentado por Kearsey & Pooni (1998).

**TABELA 8.** Genótipos e valores genotípicos quando as progênes  $F_2$  são cruzadas com seus genitores e com  $F_1$  assumindo ausência de desequilíbrio de ligação e epistasia.

Genótipo $F_2$	$F_2 \times P_1 (A^1A^1B^1B^1)$	$F_2 \times P_2 (A^2A^2B^2B^2)$	$F_2 \times F_1 (A^1A^2B^1B^2)$
$1/16 A^1A^1B^1B^1$	Y	$1/2 (Y + Z)$	$3/4 Y + 1/4 Z$
$2/16 A^1A^1B^1B^2$	$7/8 Y + 1/8 Z$	$3/8 Y + 5/8 Z$	$5/8 Y + 3/8 Z$
$1/16 A^1A^1B^2B^2$	$3/4 Y + 1/4 Z$	$1/4 Y + 3/4 Z$	$1/2 (Y + Z)$
$2/16 A^1A^2B^1B^1$	$7/8 Y + 1/8 Z$	$3/8 Y + 5/8 Z$	$5/8 Y + 3/8 Z$
$4/16 A^1A^2B^1B^2$	$3/4 Y + 1/4 Z$	$1/4 Y + 3/4 Z$	$1/2 (Y + Z)$
$2/16 A^1A^2B^2B^2$	$5/8 Y + 3/8 Z$	$1/8 Y + 7/8 Z$	$3/8 Y + 5/8 Z$
$1/16 A^2A^2B^1B^1$	$3/4 Y + 1/4 Z$	$1/4 Y + 3/4 Z$	$1/2 (Y + Z)$
$2/16 A^2A^2B^1B^2$	$5/8 Y + 3/8 Z$	$1/8 Y + 7/8 Z$	$3/8 Y + 5/8 Z$
$1/16 A^2A^2B^2B^2$	$1/2 (Y + Z)$	Z	$1/4 Y + 3/4 Z$
<b>Média</b>	<b><math>3/4 Y + 1/4 Z</math> (<math>\bar{L}_{1i}</math>)</b>	<b><math>1/4 Y + 3/4 Z</math> (<math>\bar{L}_{2i}</math>)</b>	<b><math>1/2 (Y + Z)</math> (<math>\bar{L}_{3i}</math>)</b>
Variância	$1/64 (Y - Z)^2$	$1/64 (Y - Z)^2$	$1/64 (Y - Z)^2$

## **2.7 Estimativas da epistasia em várias espécies cultivadas**

As estimativas de epistasia utilizando TTC, em algumas espécies, encontram-se na Tabela 9. Pelos dados da Tabela, constata-se que os resultados, embora discrepantes, em algumas situações mostraram que: dos 79 caracteres avaliados em sete diferentes culturas, detectou-se epistasia em 70,9% deles. Em 59,5% dos caracteres, foi detectada epistasia do tipo aditiva x aditiva (*AA*) e a epistasia do tipo aditiva x dominante (*AD*) e/ou dominante x dominante (*DD*) em 64,6% dos mesmos.

**TABELA 9.** Resultados de experimentos utilizando ‘triple test cross’ (TTC) relacionados na literatura.

Espécie	Caráter	Epistasia		Fonte	
		AA	AD e/ou DD		
Arroz	Altura de planta	ns	**	Subbaraman & Rangasamy (1989)	
	Número de perfilhos	**	**		
	Comprimento panícula	**	**		
	Número de grãos	**	**		
	Peso de panícula	**	**		
	Peso de 100 grãos	ns	ns		
	Produção de grãos	**	**		
	Dias para maturação	**	**		
	Dias para florescimento	**	ns		Saleem et al. (2005)
	Altura de plantas	**	**		
	Nº de perfilhos/planta	ns	*		
	Mungben	Nº de grãos/panícula	ns		ns
Peso de 1000 grãos		ns	ns		
Produção/planta		ns	**	Khattak et al. (2001a)	
Vagens do ramo principal		ns	ns		
Vagens das ramificações		ns	ns		
Nós do primeiro pedúnculo		*	**		
Nós do ramo principal		**	**		
Comprimento médio nodal		ns	ns		Khattak et al. (2001b)
Prod. Sementes/planta		ns	ns		
Vagens/planta		**	ns		Bakheit et al. (2002)
Sementes/vagem		*	*		
Peso de 1000 sementes		ns	ns		
Feijão fava	Primeira flor	*	**		Bakheit et al. (2001)
	Primeira vagem madura	**	**		
	90% maturidade	ns	ns		
	Nº dias p/ 1º florescimento	**	**		
	Altura de plantas	**	*		
	Nº ramos/planta	**	*		
	Nº vagens/planta	**	**		
	Nº sementes/vagem	**	ns		
Gergilim	Peso 100 semente	**	**	Sood et al. (2007)	
	Produção semente/planta	**	ns		
	Nº dias p/ 1º florescimento	**	**		
	Altura de plantas	**	**		
	Nº ramos/planta	**	**		
	Altura da primeira cápsula	**	**		
	Comprimento cápsula	**	**		
	Nº cápsulas/planta	**	**		
	Produção sementes/planta	**	**		
	<i>Linum usitatissimum</i>	Peso 1000 sementes	ns		**
Porcentagem de óleo		**	**		
Altura de plantas		ns	ns		
Ramos primários/planta		ns	ns		
Ramos secundários/planta		ns	ns		
Cápsulas/planta		ns	ns		
Perfilhos/planta		ns	ns		
Sementes/cápsula		ns	ns		
Produção sementes/planta		ns	ns		

“TABELA 9, Cont.”

	Peso de 1000 sementes	*	*	
t' ef <sup>(a)</sup>	Produção palha/planta	ns	ns	
	Produção biológica/planta	ns	ns	
	Índice de colheita	ns	ns	
	Produção de grãos/parcela	**	*	
	Produção/panícula	**	**	
	Peso de panícula	**	**	
	Biomassa	ns	ns	
	Índice de colheita	*	*	
	Altura de planta	**	**	
	Comprimento de panícula	**	**	
(b)	Dias para colheita	**	*	
	Dias para maturação	*	*	
	Produção de grãos	ns	**	
	Produção/panícula	**	**	
	Peso de panícula	**	**	
	Peso da planta	ns	**	
	Índice de colheita	ns	**	
	Nº perfilhos	**	**	
	Diâmetro do colmo	**	*	Khan & McNeilly (2005)
	Altura de plantas	ns	ns	
	Comprimento de panícula	**	**	
Milho	Dias para colheita	*	**	
	Dias para maturação	ns	**	
	Peso de espiga	**	**	
	Comprimento de espiga	ns	**	
	Diâmetro de espiga	*	*	
	Espiga/parcela	ns	ns	
	Comprimento de raiz	**	ns	

<sup>a</sup> – avaliação da geração F<sub>2</sub> dos retrocruzamentos.

<sup>b</sup> – avaliação da geração F<sub>1</sub> dos retrocruzamentos.

\* e \*\* - significativo, pelo teste de F, a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

## 2.8 Implicações da epistasia para o melhoramento de plantas

Uma revisão detalhada a respeito da importância da epistasia é apresentada por Holland (2001) e Holland (2002). Em princípio, a epistasia é mais importante em plantas autógamas, pois, o desempenho das linhagens pode depender da epistasia do tipo aditiva x aditiva. Portanto, esse tipo de epistasia pode e deve ser considerado no melhoramento.

Na revisão de Holland (2001), são apresentados alguns trabalhos que mostram a importância da epistasia na depressão por endogamia e heterose. Ele



realça que depressão por endogamia e heterose não repercutem um mesmo fenômeno genético na presença de epistasia.

No modelo com epistasia, Holland (2001) mostra que a heterose contém:

$$Heterose = \mu_{F1} - \mu_{MP} = y_A^2 D^A + y_B^2 D^B - y_A y_B AA$$

em que:  $y$  é a divergência entre os genitores;  $D^A = \delta_{12}^A - (1/2)(\delta_{11}^A + \delta_{22}^A)$ ,  $D^B = \delta_{12}^B - (1/2)(\delta_{11}^B + \delta_{22}^B)$  e  $AA = \alpha\alpha_{11} - \alpha\alpha_{12} - \alpha\alpha_{21} + \alpha\alpha_{22}$  (Willham & Po11ak, 1985 citados por Holland, 2001). Expressões similares, com notações variando, foram fornecidas por Hill (1982) e Lynch (1991). A interpretação destas expressões genéticas estatísticas é a de que a heterose depende da dominância de alelos favoráveis isolados nas populações parentais ou das interações aditiva x aditiva favoráveis entre alelos em populações parentais diferentes, ou ambas (Lynch, 1991).

A finalidade de expressar a heterose em termos da ação gênica, nesta revisão, é enfatizar que, embora a heterose seja uma função da dominância e dos efeitos estatísticos da epistasia aditiva x aditiva (Hill, 1982; Lynch, 1991; Willham & Po11ak, 1985), ela é também uma função das interações aditivo x dominante, dominante x dominante da ação gênica. Isto ocorre porque os efeitos estatísticos dominantes e os efeitos aditivo x aditivo incorporam efeitos aditivo x dominante e dominante x dominantes. O resultado prático é que a heterose explora todas as formas de epistasia.

## **3 MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1 Local**

A avaliação experimental foi realizada em dois municípios do estado de Minas Gerais, Brasil: Lavras, situado a 918 metros de altitude, 21°14'S de latitude e 45°00'W de longitude, e Ijaci, a 832 metros de altitude, 21°10'S de latitude e 44°75'W de longitude.

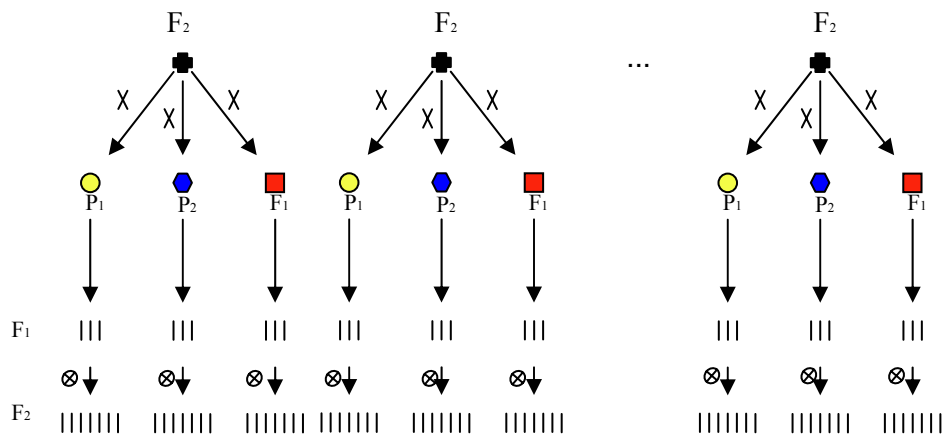
### **3.2 Cultivares**

Os genitores utilizados na obtenção da população segregante foram as cultivares Carioca-MG (P<sub>1</sub>), origem mesoamericana, proveniente do cruzamento biparental entre as cultivares Carioca 80 x Rio Tibagi, com hábito de crescimento indeterminado tipo II, com sementes de coloração bege com estrias marrons, peso de 100 sementes 21,3g, resistência a algumas raças de antracnose e suscetível à mancha-angular e BRS Radiante (P<sub>2</sub>), andino, proveniente do cruzamento entre Pompadour x Iraí, hábito de crescimento tipo I, grãos grandes de coloração bege com estrias/pontuação roxas, peso de 100 sementes 43,5g, resistente ao mosaico-comum e a algumas raças de antracnose.

### **3.3 Obtenção das progênies**

A geração F<sub>1</sub> foi obtida em casa de vegetação. No mesmo local foram obtidas as sementes da geração F<sub>2</sub>. Uma amostra representativa das plantas desta geração foi retrocruzada com o P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub> e F<sub>1</sub>, também em casa de vegetação. As plantas da geração F<sub>2</sub> foram utilizadas como genitor feminino para facilitar a

identificação, sendo obtidos três tipos de progênies derivadas de cada planta  $F_2$ , uma do retrocruzamento com o  $P_1$  ( $L_{1i}$ ), a outra com o  $P_2$  ( $L_{2i}$ ) e a terceira com a  $F_1$  ( $L_{3i}$ ). Depois de obtidas as sementes “ $F_1$ ” dos três retrocruzamentos, como o número de sementes era insuficiente para as devidas avaliações, estas foram semeadas a campo, visando à sua multiplicação e posterior avaliação das gerações “ $F_2$ ” de cada uma das progênies (Figura 2).



**FIGURA 2.** Esquema de obtenção das progênies avaliadas.

Em julho de 2005, 87 progênies  $F_2$  ( $29 L_{1i} + 29 L_{2i} + 29 L_{3i}$ ) foram avaliadas em Ijaci e 114 ( $38 L_{1i} + 38 L_{2i} + 38 L_{3i}$ ) foram avaliadas em Lavras. Destas, 87 são comuns aos dois locais. Cada progênie foi semeada em linha com 25 covas. O espaçamento entre linhas foi de 50 centímetros, sendo colocada duas sementes por cova, a espaço regular de 10 centímetros. Posteriormente, foi efetuado o desbaste, deixando-se uma planta. Assim, cada progênie foi representada por 25 plantas. Os tratos culturais foram os recomendados para a cultura na região sul de Minas Gerais. Irrigações foram realizadas sempre que

necessário. Na colheita, foram obtidos os seguintes dados: número de vagens/planta, número de grãos/planta e produção de grãos/planta (g).

### **3.4 Análise dos dados**

Inicialmente, realizaram-se as estimativas dos componentes da variância fenotípica e genética, por local, para os três caracteres, utilizando-se o modelo III de Comstock & Robinson (1948). Foi estimado também o grau médio de dominância, pelo estimador  $(2\sigma_D^2/\sigma_A^2)^{1/2}$  e herdabilidades no sentido amplo  $(\sigma_G^2/\sigma_F^2)$  e restrito  $(\sigma_A^2/\sigma_F^2)$ .

Posteriormente, foi efetuada a análise do “triple test cross”, para detectar a presença de epistasia, utilizando-se a metodologia apresentada por Kearsey & Pooni, (1998). As estimativas foram obtidas por ambiente e também conjunta.

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A obtenção das progênes, como requerido para os delineamentos utilizados, não é uma tarefa fácil, sobretudo em espécies como *Phaseolus vulgaris* L., em que as hibridações são trabalhosas e o número de descendentes por cruzamentos é pequeno. Além do mais, é necessário ter sementes dos três tipos de progênes em uma única planta F<sub>2</sub>. Estudos teóricos mostraram que entre 20 e 40 progênes são suficientes na obtenção das estimativas fidedignas, tanto no Delineamento III como no TTC (Kearsey & Pooni, 1998).

Neste trabalho, foi possível obter 29 progênes dos três retrocruzamentos comuns para os dois locais em que foram avaliados. Portanto, no intervalo sugerido como ideal. Na literatura, o número que tem sido utilizado não é muito diferente deste (Bakheit et al., 2001; Bakheit et al., 2002). Nos Anexos 2 e 3 são apresentados os conjuntos de dados analisados, referentes a número de vagens/planta, número de sementes/planta, massa de grãos/planta e as variâncias obtidas dentro de cada tipo de progênie, para cada local de avaliação.

O emprego do TTC, no caso do feijoeiro, é ainda dificultado pela impossibilidade de se obterem sementes F<sub>1</sub> dos três retrocruzamentos (RC) com o indivíduo F<sub>2</sub> em número suficiente para se conduzir experimentos de campo. A opção que resta é o emprego de sementes F<sub>2</sub> dos RCs. Quando isso ocorre, a única alteração é com relação à variância de dominância ( $\sigma_D^2$ ). Isto porque, quando se emprega a geração F<sub>1</sub>, o coeficiente que multiplica  $\sigma_D^2$  é 1/2 (Kearsey & Pooni, 1998 e, com a utilização da geração F<sub>2</sub>, este passa a ser

$1/8\sigma_D^2$  (Anexo 1). O emprego da geração  $F_2$  no TTC não é freqüente, mas há alguns relatos, como o estudo com *Eragrostis tef* (Tefera & Peat, 1997).

Inicialmente, foi considerado o modelo sem epistasia, isto é, utilizando o delineamento III de Comstock & Robinson (1948). Todas as fontes de variação foram significativas ( $P \leq 0,01$ ), exceto o efeito de testadores, nos dois locais, para o caráter massa de grãos/planta (Tabela 10). Ou seja, tanto a variância da soma dos topcrosses com as linhagens  $P_1$  e  $P_2$ , que avalia o efeito aditivo, como a variância da diferença que estima o efeito de dominância foram significativas. Isso mostra que, no controle dos três caracteres, devem estar envolvidos genes com interações alélicas, aditiva e também dominante.

A presença de interações alélicas aditiva e dominante é comprovada por meio das estimativas de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ , apresentadas na Tabela 11. Em todos os casos, os valores foram diferentes de zero, a 95% de probabilidade. A magnitude relativa das estimativas de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ , para um mesmo caráter, variou entre os locais. A  $\sigma_A^2$  foi superior no experimento realizado em Ijaci e  $\sigma_D^2$ , em Lavras, mostrando a ocorrência de interações dos genótipos x locais, com reflexo na expressão gênica. Vale ressaltar, contudo, que, para um mesmo caráter, ocorreu sobreposição nos valores do intervalo de confiança, indicando que as estimativas de  $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$  em um mesmo local podem ser semelhantes nos dois locais.

A ocorrência de interação dos genótipos x ambientes na cultura do feijoeiro é freqüente (Carneiro et al., 2002; Moreto et al, 2007), inclusive já foi constatado fato semelhante ao do presente trabalho, isto é, alteração na importância relativa de  $\sigma_D^2$  em relação a  $\sigma_A^2$ , em função do local (Santos et al., 1985).

As estimativas do grau médio de dominância foram todas superiores a 1.0, indicando a ocorrência de sobredominância no controle dos três caracteres. Há relatos da ocorrência de dominância no controle genético dos componentes de produção no feijoeiro (Chung & Stevenson, 1973; Foolad & Bassari, 1983). Contudo, a maioria das estimativas obtidas por várias metodologias mostra a predominância de efeitos aditivos (Takeda, 1990; Vizgarra, 1991; Moreto et al., 2007). Deve ser enfatizado, no entanto, quem especialmente quando se utiliza o delineamento III, a existência de ligação em repulsão superestima a estimativa de  $\sigma_D^2$  e subestima a de  $\sigma_A^2$  e esse efeito é tanto mais pronunciado quanto mais próximos estiverem os genes (Kearsey & Pooni, 1998).

Na cultura do milho, esse efeito foi evidenciado por Gardner & Lonquist (1959), citados por Hallauer & Miranda Filho (1988), para a produtividade de grãos, quando obtiveram estimativas do grau médio de dominância com a população  $F_2$  de 1,05. Posteriormente, avançaram esta mesma população  $F_2$  por várias gerações de recombinação, até que alcançasse o equilíbrio ( $F_n$ ). As estimativas do grau médio de dominância foram novamente obtidas e o valor passou para 0,59. Segundo Bernardo (2002), em função de como são estimados os componentes da variância, quase sempre deve ocorrer predominância de  $\sigma_A^2$  em relação a  $\sigma_D^2$ . Somente quando as frequências alélicas são extremas ou quando ocorre sobredominância no controle do caráter, é esperado que  $\sigma_D^2$  seja superior a  $\sigma_A^2$ . Do exposto, pode-se inferir que o grau médio de dominância estimado deve ter ocorrido em função da forte ligação em repulsão dos genes envolvidos no controle desses caracteres.

**TABELA 10.** Resumo das análises de variância individuais para detecção dos efeitos aditivos e de dominância para os caracteres número de vagens/planta, número de grãos/planta e massa grãos/planta.

F.V.	G.L.	Q.M.			
		n° vagens/planta	n° grãos/planta	Massa grãos/planta	
<b>Lavras</b>	Testadores (T)	1	48,16**	1231,45**	1087,58 <sup>ns</sup>
	aditivo ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ )	37	2,43**	13,58**	238,45**
	dominante ( $\bar{L}_{2i} - \bar{L}_{1i}$ )	37	2,25**	12,89**	248,48**
	Dentro das famílias	912	0,69	3,99	84,61
<b>Ijaci</b>	Testadores (T)	1	24,99**	629,58**	2,33 <sup>ns</sup>
	aditivo ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ )	28	3,37**	17,75**	255,92**
	dominante ( $\bar{L}_{2i} - \bar{L}_{1i}$ )	28	1,50**	7,80**	135,89**
	Dentro das famílias	691	0,58	2,91	49,18

As estimativas de herdabilidades no sentido restrito variaram de 9%, para massa de grãos/planta a 26%, para número de grãos/planta, mostrando que esses caracteres são muito influenciados pelo ambiente, haja vista que a variação genética também foi expressiva (Tabela 11). A maioria das estimativas de herdabilidade apresentadas na literatura não é diretamente comparável, pois elas foram obtidas com base em médias de progênies e não de indivíduos. Há, contudo, relato que evidencia ser a variação entre plantas dentro de parcelas muito expressiva na cultura do feijoeiro, para produtividade de grãos (Moreto et al., 2007), indicando que a seleção de indivíduos deve ser pouco eficiente para este caráter.



**TABELA 11.** Estimativas dos componentes da variância e herdabilidades para os caracteres número de vagens/planta, número de sementes/planta e peso de sementes/planta, por ambiente.

	<b>Componentes genéticos</b>	<b>nº vagem/planta</b>	<b>nº grãos/planta</b>	<b>Massa grãos/planta</b>
<b>Lavras</b>	Variância genética ( $\sigma_G^2$ )	0,3874	2,1919	64,7459
		0,1387	0,7671	12,3067
	Variância aditiva ( $\sigma_A^2$ )	(0,0802 – 0,2959) <sup>1</sup>	(0,4379 – 1,6775) <sup>1</sup>	(6,7157 – 29,4795) <sup>1</sup>
		0,2487	1,4248	52,4392
	Variância dominância ( $\sigma_D^2$ )	(0,1551 – 0,5439) <sup>1</sup>	(0,8135 – 3,1158) <sup>1</sup>	(29,0874 – 121,457) <sup>1</sup>
	Variância fenotípica ( $\sigma_F^2$ )	1,0192	5,8136	139,7262
	Variância ambiental ( $\sigma_E^2$ )	0,6318	3,6217	74,9803
	<i>Gmd</i>	1,89	1,93	2,92
	$h_a^2$	0,38	0,38	0,46
	$h_r^2$	0,14	0,13	0,09
<b>Ijaci</b>	Variância genética ( $\sigma_G^2$ )	0,3708	1,9701	30,4136
		0,2235	1,1872	16,5389
	Variância aditiva ( $\sigma_A^2$ )	(0,1293 – 0,4768) <sup>1</sup>	0,6949 – 2,4757) <sup>1</sup>	(9,4430 – 36,1682) <sup>1</sup>
		0,1473	0,7829	13,8747
	Variância dominância ( $\sigma_D^2$ )	(0,0719 – 0,4536) <sup>1</sup>	(0,3929 – 2,2568) <sup>1</sup>	(6,9627 – 47,0039) <sup>1</sup>
	Variância fenotípica ( $\sigma_F^2$ )	0,8765	4,4854	73,7245
	Variância ambiental ( $\sigma_E^2$ )	0,5057	2,5153	43,3109
	<i>Gmd</i>	1,15	1,15	1,30
	$h_a^2$	0,42	0,44	0,41
	$h_r^2$	0,25	0,26	0,22

*gmd* – grau médio de dominância

<sup>1</sup> intervalo de confiança das estimativas dos componentes da variância genética

A presença de epistasia, para todos os componentes de produção, foi detectada tanto nas análises por local como conjunta (Tabela 12). Na decomposição da epistasia em aditiva x aditiva (i) e dominante x dominante (j)

mais dominante x aditiva (I), observou-se que, para os caracteres número de vagens/planta e número de grãos/planta, apenas a epistasia do tipo (j) + (I) foi significativa ( $P \leq 0,01$ ). Para o caráter massa de grãos/planta, todos os tipos de epistasia foram significativos ( $P \leq 0,01$ ), exceto, no experimento de Ijaci, a interação aditiva x aditiva. É importante salientar a necessidade da avaliação em mais de um ambiente.

Subbaraman & Rangasamy (1989) comentam que um ou mais caracteres podem apresentar ausência de epistasia em um ambiente e presença quando submetido a outro ambiente, ou vice-versa. Este comportamento diferenciado de um ou mais caracteres em ambientes diferentes também foi relatado por Glamble (1962), em milho e Werner et al. (1988), em cebola.

A média das progênies do cruzamento entre as cultivares Carioca-MG e BRS Radiante, ou seja, os mesmos genitores do presente trabalho, nas gerações  $F_{2,3}$  e  $F_{2,4}$ , foi 45,3% inferior à média dos pais, em experimento conduzido por Baldoni et al. (2007). Progênies com desempenho inferior à média dos pais, nos cruzamentos entre feijões andinos x mesoamericanos, também foram constatadas por Johnson & Gepts (2002) e Bruzi et al. (2007). Uma das explicações para essa heterose negativa é a presença de combinações epistáticas nos genitores que são desfeitas quando da segregação das combinações híbridas obtidas entre eles. A epistasia detectada no presente trabalho confirma essa observação. Fica evidente também a dificuldade de se obter linhagens com desempenho superior ao dos genitores nos cruzamentos de feijões andinos x mesoamericanos, embora seja grande a variabilidade gerada no cruzamento.

A presença de epistasia no controle de caracteres em outras plantas autógamas, como o feijoeiro, é relativamente freqüente na literatura, tais como para a produtividade de grãos em trigo (Ketata et al., 1976; Singh & Singh, 1976), em arroz (Subbaraman & Rangasamy, 1989), em feijão fava (Bakheit et

al., 2002), em mungbean (Khattak et al., 2001b) e em gergelim (Bakheit et al., 2001). Inclusive, em feijão, Johnson & Gepts (2002), em estudos com QTLs em populações provenientes do cruzamento entre cultivares de origem andina e mesoamericana, também evidenciaram um papel importante da epistasia no controle dos caracteres estudados. Resultados estes que evidenciam a importância deste tipo de interação no controle genético dos caracteres de plantas autógamas, como realçado por Holland (2001).

Já em plantas alógamas, especialmente o milho, os resultados relatados na literatura têm sido discrepantes. Em alguns casos, a epistasia não foi importante na manifestação do caráter (Chi et al., 1969; Silva & Hallauer, 1975 citados por Parvez et al., 2007) e, em outros, ela foi expressiva (ETA-NDU & Openshaw, 1999; Khan & McNeilly, 2005).

Em muitas situações, a presença de epistasia fisiológica é observada, porém, na análise quantitativa ela não é detectada (Lamkey & Edwards, 1999). Comentam também que a epistasia estatística é um fenômeno dependente da frequência alélica da população, já a epistasia fisiológica é um fenômeno independente de frequência alélica dos locos envolvidos. Bernardo (2002) mostra que, quando há epistasia fisiológica, a variância estimada contém não só a variância epistática, mas também a aditiva e a de dominância. Por exemplo, considerando dois locos e segregação de 9:7 em  $F_2$ , ou seja, epistasia recessiva dupla, um dos exemplos mais frequentes, da variância genética total, 57% são de  $\sigma_A^2$ , 29% são de  $\sigma_D^2$  e apenas 14% são de variância epistática. Depreende-se, então, que, quando ela é detectada, como ocorreu neste trabalho, é uma evidência de que ela é muito importante no controle genético dos caracteres considerados.

**TABELA 12.** Resumo das análises do “triple test cross” do cruzamento de feijões andinos x mesoamericano (TTC), para os caracteres número de vagens/planta, número de grãos/planta massa de grãos/planta.

F.V	G.L.	Q.M.			
		n° vagens/pta	n° grãos/pta	Massa grãos/pta	
<b>Lavras</b>	Epistasia $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}) - 2\bar{L}_{3i}$	38	1,88**	10,41**	202,46**
	Epistasia (i)	1	0,89 <sup>ns</sup>	35,77 <sup>ns</sup>	1558,54**
	Epistasia (j e l)	37	1,90**	9,72**	165,81**
	Dentro das famílias	912	0,74	3,93	78,17
<b>Ijaci</b>	Epistasia $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}) - 2\bar{L}_{3i}$	29	2,68**	15,29**	173,13**
	Epistasia (i)	1	1,84 <sup>ns</sup>	9,99 <sup>ns</sup>	7,90 <sup>ns</sup>
	Epistasia (j e l)	28	2,71**	15,48**	179,03**
	Dentro das famílias	691	0,61	3,31	51,17
<b>Conj.</b>	Ambientes	1	163,51 **	258481,30 **	17794,21 **
	Epistasia $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}) - 2\bar{L}_{3i}$	29	2,13 **	13,21 **	183,12 **
	Epistasia (i)	1	0,10 <sup>ns</sup>	6,22 <sup>ns</sup>	1179,53 **
	Epistasia (j e l)	28	2,20 **	13,46 **	147,53 **
	Epistasia x amb.	29	2,02 **	8,38 **	54,84 <sup>ns</sup>
	Epistasia (i) x amb.	1	5,02 <sup>ns</sup>	48,68 *	921,46 **
	Epistasia (j e l) x amb.	28	1,9117 **	6,9381 **	23,8861 <sup>ns</sup>
Dentro das famílias	2088	0,6786	3,6279	63,6643	

\* e \*\*, significativo, a 1% e 5%, pelo teste de F, respectivamente

<sup>ns</sup> - não significativo, pelo teste de F

Quanto à utilização de progênies F<sub>2</sub> nas avaliações, como ocorreu neste trabalho, Tefera & Peat (1997) comparam resultados obtidos com progênies F<sub>1</sub> e endógamas e constataram consistência nos mesmos no que diz respeito à detecção da epistasia. Pooni et al. (1980) argumentam que as estimativas

utilizando a geração  $F_1$  são mais afetadas pela interação do tipo 'i' que as estimativas utilizando geração endogâmica.

## **5 CONCLUSÃO**

A epistasia está presente no controle genético de todos os caracteres estudados e pode ser um dos fatores responsáveis pelo desempenho inferior das progênies provenientes do cruzamento de feijões oriundos das regiões andina e mesoamericana.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGGARWAL, V. D.; SINGH, T. P. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in kidney-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **The Indian Journal Agricultural Science**. New Delhi, v. 43, n. 9, p. 845-848, Sept. 1973.
- ARANTES, L. de O.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A. de F.B. Controle genético da incompatibilidade do cruzamento entre cultivares andinas e mesoamericanas de feijoeiro comum. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, MG, 2007. No prelo.
- ARRIEL, E. F.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. Análise dialéctica do número de dias para o florescimento do feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 5, p. 759-763, maio 1990.
- BACKER, R. J. Issues in diallel analysis. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 533-536, 1978.
- BAKHEIT, B. R.; EL-HIFNY, M. Z.; EISSA, M. M.; RAGHEB, S. B. Triple test cross and six-population techniques for partitioning the components of genetic variance in faba bean (*Vicia faba*). **Journal of Agricultural Science**, v. 139, p. 61-66, 2002.
- BAKHEIT, B. R.; ISMAL, A. A.; EL-SHIEMY.; SEDEK, F. S. Triple test cross analysis in four sesame crosses (*Sesamum indicum* L.). **Journal of Agricultural Science**, v. 137, 185-193, 2001.
- BALARDIN, R.S.; JAROSZ, A.M.; KELLY, J.D. Virulence and molecular diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central and North America. **Phytopathology** v. 87, p. 1184–1191, 1997.
- BALDONI, A. B.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B. Allele frequency and selection efficiency in cross populations of andean x mesoamerican common bean. **Genetics and Molecular Biology**, 2007. In press.
- BEAVER, J. S.; STEADMAN, J. R. Adelantos en el mejoramiento de frijol Andino Caribeño. **Agronomy Mesoamerican.**, v. 10, p. 77–82, 1999.

BEAVER, J. S.; ZAPATA, M.; MIKLAS, P. N. Registration of PR9443-4 dry bean germplasm resistant to bean golden mosaic, common bacterial blight, and rust. **Crop Science**, v. 39, p. 1262, 1999.

BEEBE, S. E.; PASTOR-CORRALES, M. A. Breeding for disease resistance. In: A. van SCHOONHOVEN, A. van.; VOYSEST, O. (Ed.). **Common bean, research for crop improvement**. Cali, Colombia: CIAT, 1991. p. 561-618.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Minnesota: Woodbury, 2002. 368 p.

BONATO, R. E.; VELLO, N. A. Aspectos do tempo para o florescimento em variantes naturais de soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 6, p. 989-993, jun. 1999.

BRÜCHER, H. The wild ancestor of *Phaseolus vulgaris* in South America. In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resources of Phaseolus beans**. Idaho: Kimberly, 1988. p. 185-214.

BRUZI, A. T.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, Â. de F. B. Desempenho de famílias do cruzamento entre linhagens de feijões Andinos e Mesoamericanos em produtividade e resistência a *Phaeoisariopsis griseola*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, MG, v. 31, p. 650-655, 2007.

CARNEIRO, J. E. de S.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; GONÇALVES, F. M. A. Breeding potential of single, double and multiple crosses in common bean. **Crop Breeding And Applied Biotechnology**, Londrina, v. 2, n. 2, p. 515-524, Apr./June 2002.

CHI, K. R.; EBERHART, S. A.; PENNY, S. A. Covariances among relatives in a maize variety. **Genetics**, v.63, 511-520, 1969.

CHUNG, J. H.; STEVENSON, E. Diallel analyses of the genetic variation in some quantitative characters in dry beans. **New Zealand Journal of Agricultural Research**, Wellington, v. 16, n. 2, p. 223-231, May 1973.

Centro Internacional de Agricultura Tropical. **Bean Program Annual Report**. Cali, Colombia, 1992.



COCKERHAM, C. C. Estimation of genetic variance. In: HANSON, W. D.; ROBINSON, H. F. (Ed.). **Statistical genetics and plant breeding**. Washington: NAS/NRS, 1963.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. The components of variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v. 4, n. 4, p. 254-266, 1948.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. **Estimation of average dominance of genes**. Ames: Heterosis: Iowa State College, 1952. p. 494-516.

COYNE, D. P. A. A genetic study of “crippled” morphology resembling virus sumptoms in *Phaseolus vulgaris* L. **The Journal of Heredity**, Oxford, v. 56, n. 4, p. 162, 1965.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados as melhoramento genético**. 3.ed. Viçosa, MG: UFV, 2004. v. 1, 480 p.

DEBOUCK, D. G. Systematics and morphology. In: SCHOONHOVEN, A. van; VOYSEST, (Ed.). **Common beans: research for crop improvement**. Wallingford, UK: CABI/Calí, Colômbia: CIAT, 1991. p. 55-118.

DEBOUCK, D. G. Diversity in *Phaseolus* species in relation to the common bean. In: S.P. SINGH, S. P. (Ed.). **Common bean improvement in the twenty-first century**. Idaho: Kimberly, 1999. p. 25-52.

DEBOUCK, D. G. Biodiversity, ecology and genetic resources of *Phaseolus* beans-Seven answered and unanswered questions. In: MAFE: INTERNATIONAL WORKSHOP ON GENETIC RESOURCES WILD LEGUMES. **Proceedings...** 2000. pt. 1, p. 95-123.

DEBOUCK, D. G.; SMARTT, J. Beans, *Phaseolus* ssp. (Leguminosae-Papilionoideae). In: SMARTT, J.; SIMMONDS, N. W. (Ed.). **Evolution of crop plants**. 2<sup>nd</sup>ed. London, UK: Longman, 1995. p. 287-294.

DEBOUCK, D. S.; TOHME, J. Implication for bean breeders of studies on the origin of common beans, (*Phaseolus vulgaris* L.). In. BEEBE, S. **Current topics in breeding of common bean**. Cali: CIAT, 1989. p.3-47. (Working Document, 47).

DELGADO SALINAS, A. **Systematics of the genus *Phaseolus* (Leguminosae) in North and Central America**. 1985. 126 p. Thesis (Doctor in Botanic ) - University of Texas, Austin.

ED-NDU, J. T.; OPENSHAW, S. J. Epistasis for grain yield in two F<sub>2</sub> population of maize. **Crop Science**, v. 39, p. 346-352, 1999.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. **Introduction to quantitative genetics**. Malaysia: Longman, 1996. 463 p.

FEDERICI, C. T.; WAINES, J. G. Interspecific hybrid compatibility of selected *Phaseolus vulgaris* L. lines with *P. acutifolius* A. Gray, *P. lunatus* L., and *P. filiformis* Benth. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, v. 31, p. 201–202, 1988.

FOOLAD, M. R.; BASSIRI, A. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield components in a common bean diallel cross. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 100, n. 1, p. 103-108, Feb. 1983

FRANCO, M. C.; CASSINI, S. T.; OLIVEIRA, V. R.; VIEIRA, S. M. T.; CRUZ, C. D. Combining ability for nodulation in common bean (*Phaseolus Vulgaris* L.) genotypes from Andean and Middle American gene pools. **Euphytica**, Wageningen, v. 118, n. 3, p. 265-270, 2001.

GLAMBLE, E. E. Gene effects in corn (*Zea mas* L.): I Separation and relative importance of gene effects for yield. **Canadian Journal Science**, v. 42, p. 339-348, 1962.

GEPTS, P. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. **HortScience**, v. 33, n. 7, p.1124-1130, 1998.

GEPTS, P.; BLISS, F. A. F1 hybrid weakness in the common bean: Differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. **Journal Heredity**, v. 76, p. 447–450, 1985.

GEPTS, P.; DEBOUCK, D. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: SCHOONHOVEN, A. van; VOYSEST, O. (Ed.). **Common beans: research for crop improvement**. Wallingford: CAB International, 1991. p. 7-53.

GEPTS, P.; OSBORN, T. C.; RASHKA, K.; BLISS, F. A. Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botanic.**, v. 40, p. 451–468, 1986.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Science**, East Melbourne, v. 9, n. 3, p. 463-493, 1956.

HALLAUER, A. R.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. 2<sup>nd</sup>ed. Ames: Iowa State University, 1988. p. 434.

HANNAH, M. A.; IQBAL, M. J.; SANDERS, F. E. The DL gene system in common bean: a possible mechanism for control of root-shoot partitioning. **New Phytologist**, Cambridge, v. 147, n.3, p. 487-496, Sept. 2000.

HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 99, p. 161-168, 1982.

HOLLAND, J. B. Theoretical and Biological Foundations of Plant Breeding. In: LAMKEY, K. R.; LEE, M. **Plant Breeding: The Arnel R. Hallauer International Symposium**. México: CIMMYT, 2002. p. 127-140.

HOLLAND, J. B. Epistasis and plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, v. 21, p. 27-82, 2001.

HUCL, P.; SCOLES, G. J. Interspecific hybridization in the common bean: a review. **HortScience**, v. 20, p. 352–357, 1985.

JINKS, J. L.; HAYMAN, B. I. The analysis of diallel crosses. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, Baltimore, v. 27, p. 48-54, 1953.

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Segregation for performance in recombinant inbred populations resulting from inter-gene pool crosses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 106, n. 1, p. 45-56, 1999.

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 125, p. 69-79, 2002.

KAMI, J.; BECERRA VELA'SQUEZ, V.; DEBOUCK, D. G.; GEPTS, P. Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. **Proceeding National Academy of Science**, v. 92, p. 1101-1104, 1995.

KETATA, H.; SMITH, E. L.; EDWARDS, L. H. Detection of epistasis, additive and dominance variation in winter wheat. **Crop Science**, v.16, p. 1-8, 1976.

KHATTAK, G. S. S.; HAQ, M. A.; ASHRAF, M.; McNEILLY, T. Genetic basis of variation of yield, and yield components in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Heredity**, v. 134, p. 211-217, 2001a.

KHATTAK, G. S. S.; HAQ, M. A.; ASHRAF, M.; TAHIR, G. R.; MARWAT, E. U. K. Detection of epistasis, and estimation of additive and dominance components of genetic variation for synchrony in pod maturity in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Field Crops Research**, v. 72, p. 211-219, 2001b.

KHATTAK, G. S. S.; HAQ, M. A.; ASHRAF, M.; TAHIR, G. R. Triple test cross analysis for some morphological traits in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Euphytica**, Wageningen, v. 126, p. 413-420, 2002.

KEARSEY, M. J.; JINKS, J. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. **Heredity**, v. 23, p. 403-409, 1968.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1998. p. 381.

KHAN, A. A.; McNEILLY, T. Analysis for salinity tolerance based upon seedling root length in maize (*Zea mays* L.). **Breeding Science**, v. 55, p. 321-325, 2005.

KUBOYAMA, T.; SHINTAKU, Y.; TAKEDA, G. Hybrid plant of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. lunatus* L. obtained by means of embryo rescue and confirmed by restriction endonuclease analysis of rDNA. **Euphytica**, Wangeningen, v. 54, p. 177–182, 1991.

KUREK, A. J.; CARVALHO, F. I. F.; ASSMANN, I. C.; CRUZ, P. J. Capacidade combinatória como critério de eficiência na seleção de genitores em feijão. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 4, p. 645-651, abr. 2001.

LAMKEY, K. R.; EDWARDS, J. W. Quantitative genetics of heterosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. **Genetics and exploration of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. p. 31-48.

LYNCH, M. The genetics interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. **Evolution**, v. 45, p. 921-629, 1991.

MATHER, K. Genetical considerations in the utilisation of hybrid vigour. **Heredity**, v. 3, n. 1, p. 125-126, 1949.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical Genetics**. London: Chapman and Hall, 3 ed., 1982. 382p.

MANSHARDT, R. M.; BASSETT, M. J. Inheritance of stigma position in *Phaseolus vulgaris* x *P. coccineus* hybrid populations. **Journal Heredity** v. 75, p. 45–50, 1984.

MCMILLAN, R. T.; DAVIS JR., M. J.; McLAUGHLIN, H. J.; STAVELY, J.R. PCR evaluation of fourteen bean golden mosaic virus (BGMV) resistant snap bean germplasm lines for the presence of the virus. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, v. 41, p. 31–32, 1998.

MEBRAHTU, T.; MOHAMED, A. A seven-parental diallel analysis of nutritional composition of common beans. **Plants Foods for Human Nutrition**, Dordrecht, v. 58, n. 1, p. 1-11, 2003.

MESQUITA, I. A. **Efeito materno na determinação do tamanho da semente do feijão. (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 1989. 70 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia. Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; NUNES, J. A. R.; ABREU, A. F. B. Estimação dos componentes da variância fenotípica em feijoeiro utilizando o método genealógico. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, MG, v. 31, n. 4, p. 1035-1042, jul./ago. 2007.

NIENHUIS, J.; SINGH S. P. Genetics of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle American origin. I. General combining ability. **Plant Breeding**. v. 101, p. 143–154, 1988.

PARVEZ, A.; SOFI; RATHER, A. G.; WARSI, M. Z. K. Implications of epistasis in Maize Breeding. **International Journal of Plant Breeding and Genetics**, v. 1, n. 1, p. 1-11, 2007.

PASTOR-CORRALES, M. A. Traditional and molecular confirmation of the coevolution of beans and pathogens in Latin America. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, v. 39, p. 46-47, 1996.

PASTOR-CORRALES, M. A.; JARA, C. E. La evolución de *Phaeoisariopsis griseola* com el frijol común em América Latina. **Fitopatología Colombiana**, Santa Fe de Bogota, v. 19, n. 1, p. 15-24, 1995.

PASTOR-CORRALES, M. A.; STAVELY, J. R.; KELLY, J. D.; GRAFTON, K. F.; STEADMAN, J. R.; COYNE, D. P.; LINDGREN, D. T.; SCULLY, B. T. 2001. Rust and mosaic resistant bean germplasm releases, 1997-1999. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, v. 44, p. 101-102, 2001.

PETZOLDT, R.; DICKSON, M. H. Interspecific hybridization of *Phaseolus vulgaris* with *P. angustissimus*, *P. filiformis* and *P. ritensis*. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, v. 30, p. 94–95, 1987.

POONI, H. S.; JINKS, J. L.; POONI, G. S. A general method for the detection and estimation of additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. IV. Triple test cross analysis for normal families and their selfs. **Heredity**, v. 44, p. 177–192, 1980.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; SANTA CECÍLIA, F. C.; ANDRADE, M. A. Seleção de progênies no feijão ‘Pintado’ e estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos. **Ciência e Prática**, Lavras, MG, v. 3, n. 1, p. 51-57, jan./jun. 1979.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; ZIMMERMANN, M. J. O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro.** Goiânia: UFG, 1993. 271p.

RAMALHO, M. A. P.; VENCOVSKY, R. Estimação dos componentes da variância genética em plantas autógamas. **Ciência e Prática**, Lavras, MG, v. 2, n. 2, p. 117-140, jul./dez. 1978.

SANDLIN, C. M.; STEADMAN, J. R.; ARAYA, C. M.; COYNE, D. P. Isolates of *Uromyces appendiculatus* with specific virulence to land races of *Phaseolus vulgaris* of Andean origin. **Plant Disease**, v. 83, p. 108-113, 1999.

SANTOS, J. B. **Controle genético de caracteres agronômicos e potencialidades de cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) para o melhoramento genético.** 1984. 223 p. Tese (Doutorado em Agronomia. Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, SP.

SANTOS, J. B. dos; VENCOVSKY, R.; RAMALHO, M. A. P. Controle genético da produção de grãos e seus componentes primários em feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 20, n. 10, p. 1203-1211, out. 1985.

SANTOS, P. C. dos; CARDOSO, A. A.; VIEIRA, C.; SILVA, J. C. Herdabilidade e correlações do rendimento com seus componentes em dois cruzamentos de feijão. **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 33, n. 189, p. 404-412, set./out. 1986.

SARAFI, A. A yield component selections experiment involving american and iranian cultivars of the common bean. **Crop Science**, Madison, v. 18, n. 1, p. 5-15, Jan./Feb. 1976.

SCULLY, B. T.; WALLACE, D. H.; VIANDS, D. R. Heritability and correlation of biomass, growth rates, harvest index and phenology to the yield of common beans. **Journal of American Society Horticultural Science**, Mount, v. 116, n. 1, p. 127-30, Jan. 1991.

SHII, C. T.; MOK, M. C.; TEMPLE, S. R.; MOK, D. W. S. Expression of developmental abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L.: interaction between temperature and allelic dosage. **Journal Heredity**, v. 71, p. 218-222, 1980.

SILVA, J. C.; HALLAUER, A. R. Estimation of epistasis variance in Iowa stiff stalk synthetic maize. **Journal Heredity**, v. 66, p. 290-296, 1975.

SING, S. P. Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. **Crop Science**, v. 41, p. 1659-1675, 2001.

SINGH, S. P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D. G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Economic Botany**, New York, v. 45, n. 3, p. 379-396, 1991.

SINGH, S.P. Selection for seed yield in Middle American versus Andean x Middle American interracial common-bean populations. **Plant Breeding**, v. 114, p. 269–271, 1995.

SINGH, S. P.; DEBOUCK, D. G.; ROCA, W. M. Successful interspecific hybridization between *Phaseolus vulgaris* L. and *P. costaricensis* Freytag & Debouck. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative.**, v. 40, p. 40–41, 1997.

SINGH, S. P.; DEBOUCK, D. G.; ROCA, W. M. Interspecific hybridization between *Phaseolus vulgaris* L. and *P. parvifolius* Freytag. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, v. 41, p.7–8, 1998.

SINGH, S. P. Gene pools in cultivated dry bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 31, p. 180-182, 1998.

SINGH, S. P.; URREA, C. Inter-and intraracial hybridization and selection for seed yield in early generations of common bean, *Phaseolus vulgaris* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, p. 131–137, 1995.

SINGH, S.; SINGH, R. B. Triple test cross analysis in two wheat crosses. **Heredity**, v. 37, p. 173-177, 1976.

SOFI, P. A.; RATHER, A. G.; VENKATESH, S. Triple test cross analysis for detection of epistasis for ear characteristics in maize (*Zea mays* L.) **Indian Journal Crop Science**, v.1, n.2, p. 191-193, 2006.

SOOD, S.; KALIA, N. R.; BHATERIA, S.; KUMAR, S. Detection of genetic components of variation for some biometrical traits in *Linum usitatissimum* L. in sub-mountain Himalayan region. **Euphytica**, Wageningen, v. 155, p. 107-115, 2007.



SOUZA, E. A.; RAMALHO, M. A. P. Estimates of genetic and phenotypic variance of some traits of dry bean using a segregant population from the cross Jalo x Small White. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 18, n. 1, p. 87-91, mar. 1995.

SOUZA JUNIOR, C. L. **Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal**. Piracicaba, SP: FEALQ, 1989. 134 p.

SUBBARAMAN, N.; SREE RANGASAMY, S. R. Triple test cross analyses rice. **Euphytica**, Wangeningen, v. 42, p. 35-40, 1989.

TAKEDA, C. **Avaliação de progênies de feijoeiro do cruzamento ESAL 501 x A 354 em diferentes ambientes**. 1990. 82 p. Dissertação (Mestrado em Agronomia/Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

TEFERA, H.; PEAT, W. E. Genetics of grain yield and other agronomic characters in t'ef (*Eragrostis tef* Zucc Trotter). II. The triple test cross. **Euphytica**, Wangeningen, v. 96, p. 193-202, 1997.

TEIXEIRA, F. F.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Genetic control of plant architecture in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 4, p. 577-582, Dec. 1999.

URREA, C. A.; SINGH, S. P. Comparison of recurrent and congruity backcrossing for interracial hybridization in common bean. **Euphytica**, Wangeningen, v. 81, p. 21–26, 1995.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P.; CARNEIRO, J. E. de S. Melhoramento do Feijão. In: BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: UFV, 2005. p. 301-391.

VIZGARRA, O. N. **Capacidade de combinação de algumas cultivares de feijoeiro com diferentes mecanismos de resistência ao vírus do mosaico dourado**. 1991. 78 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura de Lavras, Lavras, MG.

WOOD, D. R.; KEENAN, J. G. Registration of olathe bean. **Crop Science**, v. 22, p. 1259–1260, 1982.

WILLHAM, R. L.; POLLAK, E. Theory of heterosis. **Journal Dairy Science**, v. 68, p. 2411-2417, 1985.

WERNER, C. P.; DOWKER, B. D.; DeSOUZA, D. C.; SETTER, A. P.;  
CROWTHER, T. C.; HOROBIN, J. F. Triple test cross predictions of the  
performance of recombinant inbred lines from a wide cross in onions (*Allium  
cepa*) **Annals of Applied Biology**, v. 112, p. 525-535, 1988.

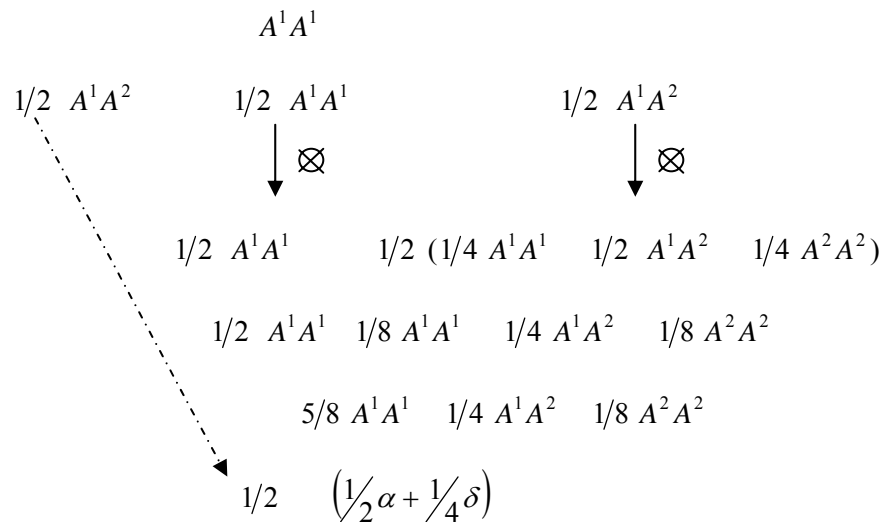
## ANEXOS

1 Valores genotípicos esperados das progênies utilizadas no presente trabalho .....	57
2 Dados obtidos do experimento conduzido em Lavras na área experimental do DBI/UFLA .....	59
2.1 Número de vagens/planta .....	60
2.2 Número de sementes/planta .....	61
2.3 Massa de grãos/planta .....	62
2.4 Variâncias obtidas dentro de cada progênie $L_1$ , $L_2$ e $L_3$ para os três caracteres estudados .....	63
3 Dados obtidos do experimento conduzido em Ijaci na fazenda experimental da FAEPE .....	64
3.1 Número de vagens/planta .....	64
3.2 Número de sementes/planta .....	65
3.3 Massa de grãos/planta .....	66
2.4 Variâncias obtidas dentro de cada progênie $L_1$ , $L_2$ e $L_3$ para os três caracteres estudados .....	67

## 1 Valores genotípicos esperados das progênes utilizadas no presente trabalho

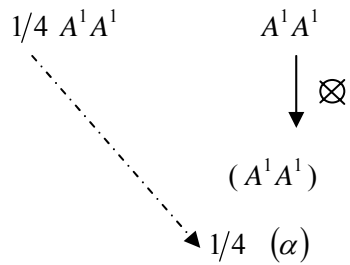
Neste anexo são demonstrados os valores genotípicos esperados de progênes derivadas do cruzamento de um genitor homozigoto ( $A^1A^1$ ) com os possíveis genótipos da geração  $F_2$ , como preconizado pelo TTC e, em seguida, autofecundados, de modo semelhante ao que foi realizado no presente trabalho.

$$* (A^1A^2 \times A^1A^1)$$

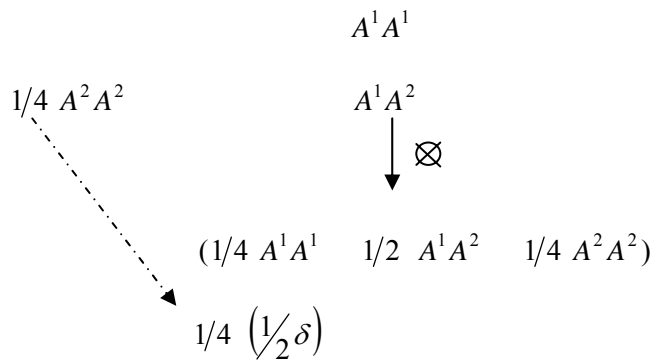


$$* (A^1A^1 \times A^1A^1)$$

$$A^1A^1$$



\*  $(A^2 A^2 \times A^1 A^1)$



Na tabela a seguir estão apresentados os valores genotípicos esperados das progênies provenientes do cruzamento de ambos os genitores homocigotos  $A^1 A^1$  e  $A^2 A^2$  com indivíduos  $F_2$  e posterior autofecundação ( $\otimes \bar{L}_1$ ) e ( $\otimes \bar{L}_2$ ), além da soma e diferença dos mesmos.

Freq.	$\otimes \bar{L}_1$	$\otimes \bar{L}_2$	$\otimes \bar{L}_{1i} + \otimes \bar{L}_{2i}$	$\otimes \bar{L}_{2i} - \otimes \bar{L}_{1i}$
1/4	$(m + \alpha)$	$(m + \frac{1}{2}\delta)$	$2m + \frac{1}{2}\delta + \alpha$	$-\alpha + \frac{1}{2}\delta$
1/2	$(m + \frac{1}{2}\alpha + \frac{1}{4}\delta)$	$(m - \frac{1}{2}\alpha + \frac{1}{4}\delta)$	$2m + \frac{1}{2}\delta$	$-\alpha$
1/4	$(m + \frac{1}{2}\delta)$	$(m - \alpha)$	$2m + \frac{1}{2}\delta - \alpha$	$-\alpha - \frac{1}{2}\delta$
Média	$m + \frac{1}{2}\alpha + \frac{1}{4}\delta$	$m - \frac{1}{2}\alpha + \frac{1}{4}\delta$	$2m + \frac{1}{2}\delta$	$-\alpha$

### Variância da diferença

$$V_{\otimes \bar{L}_2 - \otimes \bar{L}_1} = \frac{1}{4}(-\alpha + \frac{1}{2}\delta - (-\alpha))^2 + \frac{1}{2}(-\alpha - (-\alpha))^2 + \frac{1}{4}(-\alpha - \frac{1}{2}\delta - (-\alpha))^2$$

$$V_{\otimes \bar{L}_2 - \otimes \bar{L}_1} = \frac{1}{16}\delta^2 + \frac{1}{16}\delta^2$$

$$V_{\otimes \bar{L}_2 - \otimes \bar{L}_1} = \frac{1}{8}\delta^2$$

### Correção da variância da diferença

$$\frac{1}{8}\delta^2 \times r/2 = r\left(\frac{1}{16}\delta^2\right)$$

$$r\sigma_{TS}^2 = r\left(\frac{1}{16}\delta^2\right) \text{ ----- } \rightarrow \sigma_{\otimes \bar{L}_2 - \otimes \bar{L}_1}^2 = \frac{1}{2}\sigma_{TS}^2 = \frac{1}{32}\delta^2 \text{ ---- } \rightarrow \boxed{\frac{1}{8}\sigma_D^2}$$

Média das progênes  $L_1$ ,  $L_2$  e  $L_3$ , com seus respectivos contrastes para análise do ‘triple test cross’, conforme preconizado por Kearsey & Pooni (1998).

**2 Dados obtidos do experimento conduzido em Lavras, na área experimental do Departamento de Biologia da UFLA**

## 2.1 Número de vagens/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 +L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	4,361	3,712	4,059	8,073	-0,649	-0,045
2	3,801	3,681	3,317	7,482	-0,12	0,848
3	3,629	3,813	3,505	7,442	0,184	0,432
4	4,153	4,248	3,711	8,401	0,095	0,979
5	3,469	3,818	3,972	7,287	0,349	-0,657
6	4,383	3,568	4,034	7,951	-0,815	-0,117
7	3,55	3,699	3,787	7,249	0,149	-0,325
8	3,699	2,831	3,688	6,53	-0,868	-0,846
9	4,119	3,646	3,527	7,765	-0,473	0,711
10	4,129	3,878	3,599	8,007	-0,251	0,809
11	2,962	3,507	3,461	6,469	0,545	-0,453
12	4,152	3,505	2,871	7,657	-0,647	1,915
13	4,1	3,327	3,694	7,427	-0,773	0,039
14	4,175	3,192	3,588	7,367	-0,983	0,191
15	3,593	2,89	3,254	6,483	-0,703	-0,025
16	4,143	3,621	3,35	7,764	-0,522	1,064
17	3,741	3,11	4,127	6,851	-0,631	-1,403
18	3,448	4,017	3,425	7,465	0,569	0,615
19	3,874	4,073	3,914	7,947	0,199	0,119
20	3,952	3,712	3,693	7,664	-0,24	0,278
21	3,46	3,813	3,863	7,273	0,353	-0,453
22	4,119	3,66	3,883	7,779	-0,459	0,013
23	3,944	3,716	4,239	7,66	-0,228	-0,818
24	3,874	3,04	3,753	6,914	-0,834	-0,592
25	3,862	3,789	3,859	7,651	-0,073	-0,067
26	3,939	3,682	3,706	7,621	-0,257	0,209
27	4,09	3,659	3,447	7,749	-0,431	0,855
28	4,032	3,233	4,178	7,265	-0,799	-1,091
29	4,13	3,643	3,738	7,773	-0,487	0,297
30	3,547	3,875	3,928	7,422	0,328	-0,434
31	4,196	3,754	3,813	7,95	-0,442	0,324
32	3,612	3,123	2,838	6,735	-0,489	1,059
33	4	3,443	3,828	7,443	-0,557	-0,213
34	3,975	3,545	3,513	7,52	-0,43	0,494
35	4,019	3,474	3,739	7,493	-0,545	0,015
36	4,114	3,557	4,109	7,671	-0,557	-0,547
37	4,104	3,425	3,841	7,529	-0,679	-0,153
38	3,568	3,639	3,696	7,207	0,071	-0,185
<b>TOTAL</b>	148,018	135,918	140,547	283,936	-12,100	2,842
<b>MÉDIA</b>	3,895	3,577	3,699	7,472	-0,318	0,075

## 2.2 Número de sementes/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 + L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	9,567	7,79	8,422	17,357	-1,777	0,513
2	8,71	6,939	7,297	15,649	-1,771	1,055
3	8,481	7,958	7,496	16,439	-0,523	1,447
4	9,26	8,051	7,699	17,311	-1,209	1,913
5	7,201	7,223	8,238	14,424	0,022	-2,052
6	9,47	6,769	7,782	16,239	-2,701	0,675
7	7,865	7,831	7,174	15,696	-0,034	1,348
8	8,222	5,416	7,381	13,638	-2,806	-1,124
9	9,148	7,227	7,967	16,375	-1,921	0,441
10	8,206	6,424	6,694	14,63	-1,782	1,242
11	6,362	7,129	6,94	13,491	0,767	-0,389
12	9,16	7,174	5,227	16,334	-1,986	5,88
13	9,157	5,977	7,205	15,134	-3,18	0,724
14	9,734	6,606	8,144	16,34	-3,128	0,052
15	8,213	5,964	6,939	14,177	-2,249	0,299
16	9,221	7,04	7,158	16,261	-2,181	1,945
17	8,1	6,281	9,061	14,381	-1,819	-3,741
18	6,881	7,534	6,512	14,415	0,653	1,391
19	8,431	7,396	7,561	15,827	-1,035	0,705
20	8,901	7,444	7,657	16,345	-1,457	1,031
21	7,861	8,354	8,046	16,215	0,493	0,123
22	8,633	7,196	7,524	15,829	-1,437	0,781
23	8,332	7,547	7,878	15,879	-0,785	0,123
24	8,247	6,022	7,594	14,269	-2,225	-0,919
25	9,007	7,484	8,076	16,491	-1,523	0,339
26	9,555	7,515	8,001	17,07	-2,04	1,068
27	8,645	6,634	6,536	15,279	-2,011	2,207
28	9,035	6,676	8,581	15,711	-2,359	-1,451
29	9,074	6,726	8,201	15,8	-2,348	-0,602
30	7,923	7,63	8,25	15,553	-0,293	-0,947
31	9,939	7,626	8,255	17,565	-2,313	1,055
32	8,048	5,917	5,827	13,965	-2,131	2,311
33	8,597	7,321	8,07	15,918	-1,276	-0,222
34	9,171	6,478	7,033	15,649	-2,693	1,583
35	8,833	7,137	8,059	15,97	-1,696	-0,148
36	9,002	6,8	8,35	15,802	-2,202	-0,898
37	9,39	6,802	7,701	16,192	-2,588	0,79
38	7,906	6,265	7,329	14,171	-1,641	-0,487
<b>TOTAL</b>	327,488	266,303	287,865	593,791	-61,185	18,061
<b>MÉDIA</b>	8,618	7,008	7,575	15,626	-1,610	0,475



### 2.3 Massa de grãos/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 +L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	25,312	21,178	21,806	46,490	-4,134	2,878
2	20,469	20,374	17,209	40,843	-0,095	6,425
3	19,361	23,472	17,674	42,833	4,111	7,485
4	23,222	24,816	19,950	48,038	1,594	8,138
5	17,319	24,025	24,055	41,344	6,706	-6,766
6	28,260	20,069	20,276	48,329	-8,191	7,777
7	17,427	21,635	21,089	39,062	4,208	-3,116
8	21,631	14,668	21,118	36,299	-6,963	-5,937
9	23,122	20,924	21,609	44,046	-2,198	0,828
10	21,920	19,363	17,604	41,283	-2,557	6,075
11	13,906	21,638	16,688	35,544	7,732	2,168
12	24,893	22,251	10,148	47,144	-2,642	26,848
13	23,665	17,086	18,468	40,751	-6,579	3,815
14	25,809	16,884	19,782	42,693	-8,925	3,129
15	16,090	15,010	14,770	31,100	-1,080	1,56
16	24,750	20,939	17,950	45,689	-3,811	9,789
17	18,644	14,716	23,840	33,360	-3,928	-14,32
18	14,774	23,027	15,044	37,801	8,253	7,713
19	21,367	25,052	22,378	46,419	3,685	1,663
20	24,499	23,752	22,657	48,251	-0,747	2,937
21	18,254	26,539	20,173	44,793	8,285	4,447
22	21,909	19,636	19,010	41,545	-2,273	3,525
23	21,229	21,778	19,582	43,007	0,549	3,843
24	19,763	15,291	19,061	35,054	-4,472	-3,068
25	22,500	21,132	20,504	43,632	-1,368	2,624
26	26,015	20,750	20,360	46,765	-5,265	6,045
27	21,704	17,675	15,372	39,379	-4,029	8,635
28	22,861	16,992	18,966	39,853	-5,869	1,921
29	23,587	17,984	19,017	41,571	-5,603	3,537
30	19,993	21,652	22,298	41,645	1,659	-2,951
31	24,148	21,366	21,134	45,514	-2,782	3,246
32	19,610	15,048	12,461	34,658	-4,562	9,736
33	23,338	20,742	21,142	44,080	-2,596	1,796
34	19,677	16,515	16,694	36,192	-3,162	2,804
35	22,225	20,459	21,614	42,684	-1,766	-0,544
36	20,978	18,814	21,673	39,792	-2,164	-3,554
37	23,458	17,916	18,434	41,374	-5,542	4,506
38	19,759	18,780	17,477	38,539	-0,979	3,585
<b>TOTAL</b>	817,448	759,948	729,087	1577,396	-57,500	119,222
<b>MÉDIA</b>	21,512	19,999	19,187	41,510	-1,513	3,137

**2.4 Variâncias obtidas dentro de cada progênie  $L_1$ ,  $L_2$  e  $L_3$ , para os três caracteres estudados**

	Variâncias								
	L1 (peso)	L1 (vagem)	L1 (semen)	L2 (peso)	L2 (vagem)	L2 (semen)	L3 (peso)	L3 (vagem)	L3 (semen)
1	125,356	0,854	4,910	61,992	0,394	3,408	103,660	0,965	5,912
2	33,0473	0,372	2,014	80,801	0,801	2,920	64,272	0,703	3,500
3	151,501	1,034	7,075	114,184	0,769	6,776	60,367	0,702	4,462
4	85,319	0,577	4,477	85,729	0,993	4,317	88,743	0,776	4,010
5	42,757	0,301	2,656	125,489	0,611	4,106	93,093	0,813	4,176
6	162,570	0,945	6,589	49,857	0,325	1,733	74,106	1,133	3,751
8	52,092	0,413	1,917	34,258	0,278	1,367	81,658	0,662	3,205
9	106,998	1,038	7,366	95,379	0,655	4,128	125,636	1,038	6,010
10	117,791	0,620	4,187	57,402	0,502	1,433	33,915	0,467	2,570
11	38,629	0,649	2,957	102,657	0,602	3,916	26,279	0,479	2,083
12	186,486	1,312	9,136	46,125	0,537	1,597	14,408	0,414	1,242
13	108,555	0,697	5,811	26,970	0,264	1,081	80,325	0,783	4,338
14	84,974	0,553	3,761	19,854	0,219	1,461	102,207	0,840	6,658
15	52,868	0,469	3,019	32,811	0,296	1,824	21,572	0,430	1,544
16	89,543	0,576	4,426	64,085	0,593	2,455	51,415	0,516	2,579
19	106,737	0,953	5,918	129,296	0,721	2,552	72,566	0,754	3,036
21	159,456	0,863	5,214	112,530	0,565	3,973	58,840	0,497	2,274
22	123,905	1,295	7,579	90,041	1,045	5,151	75,835	1,041	3,735
25	72,246	0,550	4,208	100,156	1,048	4,406	126,007	0,903	6,648
26	120,307	0,716	4,483	86,102	0,755	4,461	86,461	0,946	4,853
28	109,442	1,121	5,392	51,380	0,656	2,869	64,685	1,773	6,090
29	118,481	0,776	5,144	65,641	0,844	2,541	73,783	0,698	5,353
30	124,902	1,187	7,858	39,650	0,361	1,898	66,788	0,640	4,054
31	64,640	0,453	3,471	104,450	0,820	3,460	92,178	0,564	3,173
32	85,616	0,828	4,448	52,055	0,922	2,867	29,015	0,362	1,884
33	163,539	0,996	6,512	121,184	0,523	2,793	122,615	0,941	5,079
34	52,952	0,537	4,922	48,911	0,537	2,664	54,578	0,975	3,437
37	99,499	1,077	6,397	63,521	0,447	3,182	44,572	0,510	3,013
38	59,443	0,488	3,229	80,534	0,786	2,190	62,638	1,103	4,597
<b>MÉDIA</b>	<b>99,988</b>	<b>0,767</b>	<b>5,003</b>	<b>73,898</b>	<b>0,616</b>	<b>3,018</b>	<b>70,766</b>	<b>0,773</b>	<b>3,906</b>

### 3 Dados obtidos do experimento conduzido em Ijaci, na fazenda experimental da FAEPE.

#### 3.1 Número de vagens/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 + L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	3,877	3,530	3,591	7,407	-0,347	0,225
2	3,639	3,256	3,632	6,895	-0,383	-0,369
3	3,551	3,130	4,096	6,681	-0,421	-1,511
4	3,612	3,125	3,662	6,737	-0,487	-0,587
5	3,215	3,318	3,254	6,533	0,103	0,025
6	3,888	3,457	3,310	7,345	-0,431	0,725
7	3,171	3,062	3,017	6,233	-0,109	0,199
8	3,236	3,435	3,126	6,671	0,199	0,419
9	4,118	3,685	3,221	7,803	-0,433	1,361
10	3,312	2,664	2,997	5,976	-0,648	-0,018
11	3,500	2,956	3,484	6,456	-0,544	-0,512
12	3,667	3,292	2,448	6,959	-0,375	2,063
13	3,543	3,306	3,651	6,849	-0,237	-0,453
14	3,759	2,882	2,972	6,641	-0,877	0,697
15	2,995	2,921	3,098	5,916	-0,074	-0,280
16	3,275	2,672	3,289	5,947	-0,603	-0,631
17	3,758	2,864	2,872	6,622	-0,894	0,878
18	3,384	3,585	3,904	6,969	0,201	-0,839
19	3,041	3,429	3,167	6,470	0,388	0,136
20	3,107	2,871	3,359	5,978	-0,236	-0,740
21	3,341	3,051	3,917	6,392	-0,290	-1,442
22	2,978	3,400	3,568	6,378	0,422	-0,758
23	3,469	3,532	3,743	7,001	0,063	-0,485
24	3,857	3,656	3,402	7,513	-0,201	0,709
25	3,490	2,889	3,532	6,379	-0,601	-0,685
26	3,330	2,682	3,530	6,012	-0,648	-1,048
27	3,679	3,475	3,495	7,154	-0,204	0,164
28	3,208	3,073	3,149	6,281	-0,135	-0,017
29	2,779	2,967	3,283	5,746	0,188	-0,820
<b>TOTAL</b>	99,779	92,165	97,769	191,944	-7,614	-3,594
<b>MÉDIA</b>	3,441	3,178	3,371	6,619	-0,263	-0,124

### 3.2 Número de sementes/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 + L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	8,266	7,298	7,459	15,564	-0,968	0,646
2	7,999	5,961	7,005	13,960	-2,038	-0,050
3	8,345	6,224	9,029	14,569	-2,121	-3,489
4	7,866	5,545	7,011	13,411	-2,321	-0,611
5	5,954	5,625	6,307	11,579	-0,329	-1,035
6	8,378	6,604	6,166	14,982	-1,774	2,650
7	6,856	6,185	5,519	13,041	-0,671	2,003
8	6,798	6,353	6,549	13,151	-0,445	0,053
9	7,674	6,518	6,192	14,192	-1,156	1,808
10	6,707	4,974	5,567	11,681	-1,733	0,547
11	7,281	5,343	6,461	12,624	-1,938	-0,298
12	7,872	5,338	4,492	13,210	-2,534	4,226
13	7,076	6,279	7,784	13,355	-0,797	-2,213
14	8,639	5,861	6,090	14,500	-2,778	2,320
15	6,462	5,415	5,898	11,877	-1,047	0,081
16	6,970	4,603	5,739	11,573	-2,367	0,095
17	7,490	6,080	6,399	13,570	-1,410	0,772
18	6,629	6,599	7,218	13,228	-0,030	-1,208
19	6,328	6,235	6,725	12,563	-0,093	-0,887
20	6,509	5,697	7,127	12,206	-0,812	-2,048
21	7,588	5,776	8,867	13,364	-1,812	-4,370
22	6,187	6,175	7,455	12,362	-0,012	-2,548
23	7,676	6,928	7,589	14,604	-0,748	-0,574
24	8,558	6,555	7,301	15,113	-2,003	0,511
25	7,300	5,432	7,531	12,732	-1,868	-2,330
26	6,835	5,288	7,327	12,123	-1,547	-2,531
27	7,916	6,669	6,925	14,585	-1,247	0,735
28	7,191	6,119	6,066	13,310	-1,072	1,178
29	5,760	5,213	6,385	10,973	-0,547	-1,797
<b>TOTAL</b>	211,110	172,892	196,183	384,002	-38,218	-8,364
<b>MÉDIA</b>	7,280	5,962	6,765	13,241	-1,318	-0,288

### 3.3 Massa de grãos/planta

trat	L1	L2	L3	(L1 + L2)	(L2 - L1)	(L1 + L2) - 2*L3
1	19,169	19,508	19,114	38,677	0,339	0,449
2	19,777	15,447	16,614	35,224	-4,330	1,996
3	18,251	14,493	24,786	32,744	-3,758	-16,828
4	16,742	12,977	17,810	29,719	-3,765	-5,901
5	11,000	17,075	14,820	28,075	6,075	-1,565
6	21,850	18,888	15,097	40,738	-2,962	10,544
7	14,736	18,560	13,594	33,296	3,824	6,108
8	13,762	18,061	15,248	31,823	4,299	1,327
9	19,195	21,291	15,251	40,486	2,096	9,984
10	15,612	12,975	13,753	28,587	-2,637	1,081
11	16,917	15,188	16,123	32,105	-1,729	-0,141
12	18,463	16,765	8,765	35,228	-1,698	17,698
13	15,828	18,192	18,406	34,020	2,364	-2,792
14	19,842	15,805	13,672	35,647	-4,037	8,303
15	12,369	13,192	13,029	25,561	0,823	-0,497
16	15,960	11,488	14,595	27,448	-4,472	-1,742
17	17,828	15,309	13,651	33,137	-2,519	5,835
18	12,992	18,478	16,284	31,470	5,486	-1,098
19	11,293	15,414	14,344	26,707	4,121	-1,981
20	12,888	15,554	15,991	28,442	2,666	-3,540
21	16,778	14,473	19,885	31,251	-2,305	-8,519
22	13,503	17,452	17,818	30,955	3,949	-4,681
23	19,144	20,582	20,584	39,726	1,438	-1,442
24	21,078	19,480	19,198	40,558	-1,598	2,162
25	17,033	17,272	20,013	34,305	0,239	-5,721
26	17,244	12,654	17,297	29,898	-4,590	-4,696
27	16,816	18,775	16,156	35,591	1,959	3,279
28	15,234	15,492	13,632	30,726	0,258	3,462
29	10,854	13,643	14,070	24,497	2,789	-3,643
<b>TOTAL</b>	472,158	474,483	469,600	946,641	2,325	Cont...
<b>MÉDIA</b>	16,281	16,361	16,193	32,643	0,080	0,25 /

### 3.4 Variâncias obtidas dentro de cada progênie $L_1$ , $L_2$ e $L_3$ , para os três

caracteres estudados

	Variâncias								
	L1 (peso)	L1 (vagem)	L1 (semen)	L2 (peso)	L2 (vagem)	L2 (semen)	L3 (peso)	L3 (vagem)	L3 (semen)
1	70,603	0,550	3,740	79,793	0,767	4,971	84,065	0,736	4,665
2	109,207	0,412	3,892	66,838	0,627	3,233	63,418	0,675	4,465
3	48,739	0,571	2,908	54,709	1,046	4,222	76,694	0,442	3,535
4	33,311	0,534	2,498	34,250	0,577	2,267	58,942	0,781	2,215
5	23,174	0,485	2,149	59,888	0,698	2,170	27,301	0,260	1,563
6	93,172	0,924	5,169	37,806	0,402	1,882	37,447	0,646	2,904
7	31,007	0,377	2,908	89,175	0,564	3,529	53,923	0,685	3,477
8	57,845	0,506	2,704	58,792	0,631	2,087	58,577	0,654	4,455
9	67,571	0,879	3,649	29,143	0,488	1,171	33,498	0,404	2,814
10	46,540	0,616	2,426	17,384	0,150	0,813	56,083	0,582	2,707
11	35,920	0,445	1,981	25,523	0,271	1,350	31,109	0,508	1,969
12	95,074	1,161	7,489	54,816	0,710	1,988	19,685	0,652	3,109
13	37,374	0,337	3,008	56,204	0,700	2,434	101,363	0,619	5,099
14	62,011	0,447	4,508	52,357	0,433	3,639	17,662	0,217	1,489
15	15,126	0,310	1,409	26,033	0,363	1,830	32,029	0,461	3,508
16	31,851	0,595	4,549	25,088	0,397	1,759	47,931	0,630	2,745
17	110,214	1,626	9,274	28,824	0,266	1,429	46,753	0,917	4,795
18	44,854	0,908	4,307	59,372	0,741	3,390	73,410	1,251	4,431
19	18,417	0,492	2,209	52,067	0,713	2,418	37,817	0,549	3,472
20	12,914	0,188	1,402	24,148	0,162	0,865	39,220	0,543	2,972
21	35,816	0,288	2,109	91,244	0,842	2,955	79,142	0,522	4,149
22	38,734	0,722	3,548	46,260	0,817	2,218	44,173	0,572	3,776
23	55,291	0,384	2,748	42,220	0,366	1,686	84,491	0,860	4,961
24	64,282	0,918	4,423	99,793	1,035	3,492	74,641	0,775	4,591
25	51,024	0,602	3,315	66,199	0,595	2,809	49,095	0,544	2,999
26	48,414	0,577	2,082	22,998	0,255	1,371	78,459	1,000	6,003
27	38,972	0,395	2,628	61,319	0,759	3,131	27,265	0,487	2,386
28	51,735	0,616	4,338	18,731	0,247	1,330	34,613	0,521	3,085
29	23,905	0,538	2,768	18,395	0,414	2,486	43,962	0,712	3,588
<b>MÉDIA</b>	<b>50,107</b>	<b>0,600</b>	<b>3,453</b>	<b>48,254</b>	<b>0,553</b>	<b>2,377</b>	<b>52,164</b>	<b>0,628</b>	<b>3,515</b>