



**SELEÇÃO NATURAL EM POPULAÇÕES
SEGREGANTES DO FEIJOEIRO**

FLÁVIA MARIA AVELAR GONÇALVES

2000

50405
35559

FLÁVIA MARIA AVELAR GONÇALVES

**SELEÇÃO NATURAL EM POPULAÇÕES
SEGREGANTES DO FEIJOEIRO**

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

Orientador

Prof Magno Antonio Patto Ramalho

LAVRAS

MINAS GERAIS

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

Gonçalves, Flávia Maria Avelar

**Seleção natural em populações segregantes do feijoeiro / Flávia Maria Avelar
Gonçalves . – Lavras : UFLA, 2000.
98 p. : il.**

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

**1. Seleção natural. 2. Feijão. 3. Método da população. 4. População segregante.
I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.**

CDD-635.6523

FLÁVIA MARIA AVELAR GONÇALVES

**SELEÇÃO NATURAL EM POPULAÇÕES
SEGREGANTES DO FEIJOEIRO**

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

APROVADA em 18 de outubro de 2000

Dra. Ângela de Fátima Barbosa Abreu	Embrapa/Epamig
Dr. Antônio Nazareno Guimarães Mendes	UFLA/DAG
Dr. Isaias Olivio Geraldi	ESALQ/USP
Dr. Wilson Roberto Maluf	UFLA/DAG



Magno Antonio Patto Ramalho
UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

**"Obrigada Senhor,
por todos aqueles que
entraram na minha vida e
me ajudaram a ser melhor".**

DEDICO

Aos meus pais, Gil e Sara.

Ao meu esposo, Sebastião.

Aos meus irmãos, cunhados e sobrinhos.

AGRADECIMENTOS

A Deus.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Biologia, pela oportunidade de realização do curso de Doutorado.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pelo financiamento desse trabalho.

Ao professor Dr. Magno Antonio Patto Ramalho, pela orientação e confiança que durante esses anos de convivência transformou-se em um especial amigo. Sua dedicação e eficiência na orientação deste trabalho foram, sem dúvida, de fundamental importância. Sinto-me honrada e especialmente premiada por ter sido orientada por ele, pois, além do direcionamento profissional, aguçou minha capacidade para superar barreiras incentivando-me a prosseguir.

À Pesquisadora Dr^a Ângela de Fátima Barbosa Abreu, por suas valiosas sugestões que engrandeceram este trabalho, sua dedicação, revisão crítica e, especialmente, pela grande amizade e apoio nos momentos difíceis.

Aos Doutores Antônio Nazareno Guimarães Mendes, Isaias Olívio Geraldi e Wilson Roberto Maluf, pela disponibilidade em participarem da banca e pelas importantes contribuições apresentadas.

Aos professores João Bosco dos Santos, Elaine Aparecida de Souza, João Cândido de Souza, César Brasil Pereira Pinto e Lisete Chamma Davide, pelos ensinamentos transmitidos e amigável convivência.

Ao amigo Hercules, que muito contribuiu para que este trabalho fosse realizado. Aos amigos José Eustáquio, Fausto e Francislei, pelo companheirismo.

Aos meus pais e irmãos, que sempre acreditaram em mim.

Aos meus cunhados e sobrinhos, pelo apoio e estímulo.

À Família Gonçalves, que sempre me apoiou.

Aos funcionários do Departamento de Biologia, pelos auxílios prestados.

Aos amigos do Núcleo de Estudo em Genética (GEN), pelo apoio e convivência.

Sou grata também a todos que direta ou indiretamente contribuíram para realização deste trabalho. Espero um dia poder retribuir, independentemente de onde eu esteja.

E um agradecimento muito especial ao meu esposo Sebastião, que soube compreender e tolerar minha ausência sempre me apoiando, sendo um constante companheiro.

“ É melhor tentar e falhar,

que preocupar-se e ver a vida passar.

É melhor tentar,

ainda que em vão, que sentar-se fazendo nada até o final.

Eu prefiro na chuva caminhar,

que em dias tristes em casa me esconder.

Prefiro ser feliz, embora louco,

que em conformidade viver.”

Martin Luther King

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1 Diversidade na cultura do feijoeiro.....	3
2.2 Base genética de alguns caracteres do feijoeiro.....	8
2.2.1 Hábito de crescimento.....	9
2.2.2 Tamanho dos grãos – peso de 100 grãos.....	12
2.2.3 Resistência ao <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	13
2.2.4 Produtividade de grãos.....	15
2.3 Estrutura das populações Segregantes do feijoeiro.....	17
2.4 Uso do método da população no melhoramento genético do feijoeiro.....	21
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	30
3.1 Local.....	30
3.2 Material utilizado.....	30
3.3 Obtenção das populações segregantes.....	31
3.4 Condução dos experimentos.....	32
3.5 Delineamento experimental.....	33
3.6 Manejo da cultura.....	34
3.7 Características avaliadas.....	34
3.8 Análise estatística dos dados.....	35
3.8.1 Produtividade de grãos.....	35
3.8.2 Peso de 100 grãos.....	36
3.8.3 Hábito de crescimento e reação ao <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	37

4 RESULTADOS	38
4.1 Cruzamentos envolvendo como genitor feminino a cultivar precoce ESAL686	38
4.1.1 Produtividade de grãos (kg/ha).....	38
4.1.2 Hábito de crescimento.....	44
4.1.3 Peso de 100 grãos.....	47
4.2 Cruzamentos envolvendo como genitor feminino a cultivar precoce Manteigão Fosco	49
4.2.1 Produtividade de grãos (kg/ha).....	49
4.2.2 Hábito de crescimento.....	59
4.2.3 Peso de 100 grãos.....	62
4.2.4 Resistência ao <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	63
5 DISCUSSÃO	65
6 CONCLUSÃO	73
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	74
8 APÊNDICE	94

RESUMO

GONÇALVES, Flávia Maria Avelar. Seleção natural em populações segregantes do feijoeiro. Lavras: UFLA, 2000. 98p. (Tese – Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas)*

Com o objetivo de verificar a ação da seleção natural em populações segregantes do feijoeiro conduzidas pelo método da população (bulk), foram avaliadas seis populações segregantes, provenientes do cruzamento de duas linhagens precoces, ESAL686 e Manteigão Fosco 11, com três de ciclo normal, Carioca MG, EMGOPA 201-Ouro e Milionário. As populações envolvendo a linhagem ESAL686 foram avançadas da geração F_2 a F_7 e as populações envolvendo a cultivar Manteigão Fosco 11 foram avançadas de F_2 a F_{13} . Em ambos os casos, foi guardada uma amostra de sementes para representar a geração e o restante utilizado na obtenção da geração seguinte. As populações de cada cruzamento, juntamente com os respectivos pais, foram avaliadas no delineamento de blocos casualizados com quatro repetições, em três épocas de semeadura: fevereiro, julho e novembro. Foram anotados os seguintes caracteres: hábito de crescimento (determinado ou indeterminado), peso de 100 grãos (g), reação ao *Colletotrichum lindemuthianum* e produção de grãos. Constatou-se efeito da seleção natural para a produtividade de grãos quando as populações segregantes foram avançadas pelo método do "bulk" por mais de sete gerações, nos cruzamentos envolvendo a linhagem Manteigão Fosco 11. Nesse caso, o incremento na produtividade de grãos foi de 5,2% por geração. No caso dos cruzamentos envolvendo a linhagem ESAL 686, em que, a variabilidade das populações segregantes provavelmente foi menor e avaliação ocorreu por um menor número de gerações, não se constatou efeito da seleção natural. Com relação aos caracteres hábito de crescimento e peso de 100 grãos, constatou-se efeito da seleção natural em todos os casos. Foram mantidos predominantemente indivíduos com hábito de crescimento indeterminado e com sementes menores. A reação ao *C. lindemuthianum* mostrou-se neutra à ação da seleção natural.

*Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho

ABSTRACT

GONÇALVES, Flávia Maria Avelar. Natural selection on segregant populations of dry beans. Lavras: UFLA, 2000. 98p. (Doctoral Thesis in Genetics and Plant Breeding)*

Six segregant bulk populations derived from the crosses between two early (ESAL 686 and Manteigão Fosco 11) with three normal cycle (Carioca MG, Ouro and Milionário) dry bean lines were assessed for the natural selection effects. The populations involving the ESAL 686 line were advanced from the F₂ to the F₇ generation and the populations involving the Manteigão Fosco 11 line were advanced from F₂ to F₁₃. In both cases, a seed sample was kept to represent the generation and the remnant used to obtain the following generation. The populations from each cross and their respective parents were assessed in randomized complete blocks with four replications, in three sowing dates (February, July and November). Growth habit (determinate or indeterminate), hundred seed weight grains (g), reaction to *Colletotrichum lindemuthianum* and grain yield were scored. Natural selection effects were observed on grain yield when the segregant populations were advanced by the bulk method for more than seven generations in the crosses involving the Manteigão Fosco 11. In this case the increase in the grain yield was 5.2% per generation. In crosses, where ESAL 686 line is one of the parents, the variability of the segregating populations was small, and the evaluations was in a lower number of generations, it was not verified the effects of natural selection. Natural selection effects were observed for growth habit and hundred seed weight grains in all cases. Individuals with indeterminate growth habit and smaller seeds were favored by natural selection. The reaction to *C. lindemuthianum* was neutral to natural selection.

*Major professor: Magno Antonio Patto Ramalho

1 INTRODUÇÃO

O método da população, ou "bulk", foi um dos primeiros métodos sugerido para o melhoramento de plantas autógamas. Por esse método, a população segregante é conduzida, por algumas gerações, até F_3 ou F_6 , sem ou com pequena seleção artificial, até o momento em que a maioria dos locos atinge a homozigose, quando, então, são obtidas as famílias e iniciada a seleção artificial mais intensa (Allard, 1971; Fehr, 1987; Borém, 1997).

Entre as vantagens atribuídas a esse método destaca-se a ação da seleção natural, ou seja, é esperado que, com o avanço das gerações, apenas os indivíduos mais adaptados permaneçam. O questionamento que surge é se a seleção natural atua na direção que os melhoristas desejam.

No caso específico da produtividade de grãos, trabalhos foram conduzidos em algumas espécies, para responder a esse questionamento, a partir do final da década de 1920 (Harlan e Martini, 1938; Soliman e Allard, 1991; Corte, 1999). O trabalho de maior duração está sendo conduzido com cevada desde 1929 (Allard, 1988; Soliman e Allard, 1991). Os resultados referentes às avaliações realizadas por mais de cinquenta gerações mostraram um ganho em produtividade de grãos de aproximadamente 1% por geração.

Com a cultura do feijoeiro, trabalhos também foram realizados utilizando misturas de cultivares para simularem uma população segregante (Cardoso e Vieira, 1976) e também com populações derivadas do cruzamento de linhagens conduzidas pelo método da população (Hamblin, 1975; Hamblin, 1977). Os resultados, entretanto, não foram conclusivos.

Sobretudo, em condições tropicais e subtropicais e com muitas épocas de semeadura como ocorre na maioria das áreas de cultivo do feijoeiro no Brasil, a ação da seleção natural durante o avanço das populações segregantes, devido à diversidade de condições ambientais, é ainda mais questionada. Para responder a

essa indagação, Corte (1999) conduziu seis populações segregantes do feijoeiro com os cinco genitores da geração F_2 a F_{18} pelo método do "bulk", em três épocas de semeadura durante o ano. Em cada geração, as populações segregantes bem como os pais, eram avaliados em experimentos com repetição. Utilizando os pais como indicador de flutuação ambiental, esse autor verificou que a produtividade de grãos das populações segregantes foi incrementada em 2,4% por geração. Esse resultado evidencia pronunciado efeito da seleção natural. Seria importante, contudo, avaliar as populações segregantes nas diferentes gerações, simultaneamente, para evitar o efeito da flutuação ambiental nas estimativas do progresso genético e confirmar os resultados obtidos por Corte (1999).

Com relação à ação da seleção natural em outros caracteres, há algumas informações com cevada (Allard, 1988; Soliman e Allard, 1991), entretanto, no caso do feijoeiro não foram encontrados relatos a esse respeito.

O presente trabalho foi realizado visando a confirmação dos resultados da ação da seleção natural durante o avanço das populações segregantes pelo método do "bulk" na produtividade de grãos e também o seu efeito em outros caracteres do feijoeiro.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Diversidade na cultura do feijoeiro

A princípio acreditava-se que o feijão teria surgido na Índia, conforme foi relatado por Linnaeus (1753) citado por Gepts e Debouck (1991). Contudo, observações arqueológicas realizadas inicialmente no Peru e posteriormente no sudeste dos Estados Unidos, permitiram inferir, mesmo antes do século XIX, que o feijoeiro tem como centro de origem o continente americano. Essa observação foi confirmada posteriormente em várias oportunidades, baseada na grande diversidade de espécies encontradas nessa região (Kaplan; Lynch e Smith, 1973; Berglund-Brucher e Brucher, 1976; Miranda Colin, 1976).

Do ponto de vista evolucionário, a espécie *Phaseolus vulgaris* é considerada não cêntrica, porque possui múltiplos centros de domesticação e extensa distribuição geográfica nas Américas do Sul e Central (Harlan, 1971; Harlan, 1975). Combinando as informações sobre tipos de faseolina e tamanho das sementes, Gepts et al. (1986) e Gepts e Bliss (1986) concluíram que houve três centros de domesticação do feijoeiro: 1) no México e América Central, dando origem a cultivares de sementes pequenas (<25g/100 sementes) e com faseolina do tipo 'S'; 2) no sul dos Andes, originando cultivares com sementes grandes (>40g/100 sementes) e faseolina do tipo 'T' (e possivelmente 'A', 'C' e 'H') e 3) na Colômbia, cultivares com sementes pequenas e faseolina do tipo 'B'. O primeiro e o segundo centro são considerados primários e de grande importância, já o da Colômbia é de menor importância.

A diferença geográfica na distribuição desses tipos de faseolina tornou possível acompanhar a disseminação de cultivares de feijão dos centros de domesticação para outras regiões do mundo (Gepts e Bliss, 1988; Gepts et al.,

1988). Há evidências de que houve troca de germoplasma entre o México e América Central e os Andes. No centro de domesticação do México e América Central foram encontradas, em pequena proporção, cultivares de grãos graúdos e faseolina do tipo 'T'. Por outro lado, nos Andes também ocorrem feijões com faseolina do tipo 'S', cuja proporção diminui no sentido norte-sul, da Colômbia ao Chile e Argentina, ao passo que, com a frequência do tipo 'T', ocorre o inverso. No Chile, cultivares com faseolina do tipo 'C' são as mais freqüentes. No sudeste dos Estados Unidos, área vizinha ao México, predominam as cultivares com faseolina 'S', mas, no nordeste dos Estados Unidos e no Canadá, os tipos 'T' e 'C' são mais freqüentes que o 'S'. A maioria das cultivares com faseolina 'S' deve ter sido introduzida nessa região por populações indígenas pré-colombianas, enquanto as cultivares com tipos 'T' e 'C' provavelmente foram levadas por imigrantes e companhias de sementes da Europa, onde cultivares com esses tipos de faseolina são prevalecentes (Singh, 1991).

O Brasil é um bom exemplo da mistura de feijões de raças diferentes. É mais comum, por exemplo, cultivares de sementes pequenas e faseolina do tipo 'S', como os feijões Carioca, Chumbinho, Enxofre, Preto Vagem Roxo, Rosinha e muitos outros. Contudo, também são encontrados feijões graúdos com faseolina do tipo 'T', como as cultivares Pintado, Manteigão Fosco, Jalo e outros. Como já comentado, o primeiro grupo é proveniente do México e América Central, seguindo, provavelmente, a rota do norte da América do Sul e Brasil, talvez passando pelas Antilhas, pois nessas áreas predominam os feijões com faseolina 'S'. Mais recentemente, as cultivares com sementes pequenas e faseolina 'S' têm sido trazidas diretamente da América Central, como os feijões pretos. Os feijões graúdos, com faseolina do tipo 'T', também, pelo menos parcialmente, foram trazidos ao Brasil pelos imigrantes europeus (Vieira, Borém e Ramalho, 1999).

Em função da diversidade da espécie *Phaseolus vulgaris*, Singh (1989) sugeriu o agrupamento do germoplasma em 12 conjuntos gênicos (pool gênicos) que, posteriormente, foram agrupados em seis raças (Singh, Gepts e Debouck, 1991) (Tabela 1).

TABELA 1. Principais características das raças de feijoeiro.

Centro de Domesticação	Raça	Conjuntos gênicos	Faseolina	Hábito de crescimento ^L	Características da semente
	Mesoamérica	1, 2, 3, 4	S, Sb, B	I, II, III e IV	pequena, oval, cilíndrica
Meso-América	Durango	5	S, Sd	III	média, romboédrica
	Jalisco	6	S	IV	média, redonda, cilíndrica oval
	Nova Granada	7, 8, 9	T	I, II, III	média e grande, cilíndrica
Sul dos Andes	Chile	10	C, H	III	média, redonda, oval
	Peru	11, 12	T, C, H	IV	média e grande, redonda

^L 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.

Fonte: Adaptado de Singh, Gepts e Debouck (1991).

Desses conjuntos gênicos, 1, 2, 3, 5 e 7 vêm recebendo maior atenção dos melhoristas, já os conjuntos 6 e 12 são praticamente inexplorados (Singh, 1991). Tanto é assim que, na América Latina, 64% das cultivares melhoradas são da raça Mesoamericana e 13% da raça Nova Granada (Voysesst, Valencia e Amezquita, 1994).

Como já foi mencionado, os dois centros de domesticação primária diferem no tipo de faseolina e no tamanho das sementes. Em 1964 foi relatado

pela primeira vez por Davis e Frazier, um mecanismo de incompatibilidade genética entre as cultivares desses dois centros. Diversos autores observaram essa anormalidade no resultado do cruzamento entre determinados genótipos, o que faz com que as plantas F_1 morram ou tenham fraco crescimento, exibindo diversas anormalidades que podem incluir esterilidade, crescimento radicular reduzido, folhas cloróticas, ausência de raízes, formação de raízes adventícias no hipocótilo. A incompatibilidade no desenvolvimento das plantas híbridas pode ocorrer quando são cruzadas cultivares de sementes grandes e faseolina do tipo 'T' ou 'C', com cultivares de sementes pequenas e faseolina 'S'. Portanto, ela pode acontecer quando no cruzamento entre cultivares originárias do México e América Central com cultivares dos Andes (Singh e Gutiérrez, 1984; Singh e Urrea, 1995 e Mumba e Galwey, 1999). Esse é um indicativo de que houve longo isolamento geográfico entre os germoplasmas das duas regiões (Gepts, 1988).

A incompatibilidade é governada por dois genes (Dl_1 e Dl_2) com ação complementar (Shii et al., 1980; Singh e Gutiérrez, 1984). O alelo dominante do gene Dl_1 é encontrado especialmente em cultivares de grãos pequenos; já o Dl_2 , pode ser encontrado em cultivares de grãos grandes ou médios (Singh e Gutiérrez, 1984; Vieira, Ramalho e Santos, 1989). Desse modo, normalmente o cruzamento de cultivares de grãos grandes com as de grãos pequenos produz uma geração F_1 , cujas plantas dificilmente apresentam desenvolvimento normal – devido à constituição genotípica $Dl_1_Dl_2_$. Para o cruzamento em que os pais são diferentes no tamanho de grãos, a incompatibilidade só não irá ocorrer se um deles possuir o genótipo $dl_1dl_1dl_2dl_2$. Uma relação de algumas cultivares utilizadas no Brasil, que apresentam o genótipo $dl_1dl_1dl_2dl_2$, foi apresentada por Vieira, Ramalho e Santos, 1989, entre elas a cultivar Milionário, Rio Vermelho e CNF10.

Procurando elucidar melhor a ação desses genes, foi realizada enxertia entre plantas de diferentes constituições genéticas. Assim, foi possível verificar que o alelo dominante do gene Dl_1 atua no desenvolvimento das raízes, enquanto que o Dl_2 atua na parte aérea (Shii et al., 1980; White, Montes e Mendonza, 1992). Contudo, os autores não explicam como os produtos desses dois genes interagem.

Embora esses mecanismos de isolamento sejam relativamente bem estudados, a única maneira de realizar cruzamentos entre cultivares do pool gênico 1, 2, 3 e 4 com 7, 8 e 9, que pertencem a raças diferentes, e, portanto, ampliar a variabilidade nos cruzamentos, é por meio da identificação de cultivares que sejam $dl_1dl_1dl_2dl_2$ nos referidos conjuntos gênicos ou, então, utilizar cultivares do conjunto gênico 5, que é compatível em ambas as direções para efetuar o que se denomina de cruzamento ponte.

Do exposto, fica evidente que há restrição na troca de alelos entre as cultivares da espécie *Phaseolus vulgaris*. Entretanto, com o decorrer dos anos, após o cultivo lado a lado de feijões de origem Andina e Mesoamericana, bem como as hibridações artificiais realizadas pelos melhoristas, foi possível observar incompatibilidade mesmo entre cultivares de um mesmo pool gênico (Mumba e Galwey, 1999). Dessa forma, espera-se que daqui a algum tempo o fenômeno de incompatibilidade deixe de ser associado a conjuntos gênicos ou entre as classes evolucionárias.

O feijoeiro foi domesticado em várias regiões bem distintas em condições climáticas e de solo e, depois da domesticação, foi e continua sendo utilizado em praticamente todo o mundo, sob as mais diversas condições ambientais. Assim, é esperada uma enorme variabilidade para inúmeros caracteres. Há variação na cor das flores, das folhas e no hábito de crescimento. Expressiva variação também é encontrada na cor dos grãos, desde o branco até completamente preto, passando por diferentes matizes de cores. Além do mais, é

encontrada variação na presença ou não de brilho e na capacidade de absorção de água. O tamanho das sementes também passa por enorme variação, sendo possível encontrar cultivares cujo peso de 100 grãos é próximo de 17g, até no extremo oposto com cerca de 100g. Todos esses caracteres têm importância na aceitação comercial de uma cultivar.

Essa variabilidade ainda pode ser encontrada entre os agricultores, mas grande parte dela já foi coletada e está sendo preservada nos bancos de germoplasma distribuídos em todo o mundo. Nesse aspecto, merece destaque o trabalho do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) na Colômbia, cuja coleção possui cerca de 30.000 acessos da espécie *Phaseolus*, com predominância de *Phaseolus vulgaris* (Hidalgo; Rubiano e Toro, 1992). Para maior segurança, réplicas do banco de germoplasma do CIAT foram enviadas para o CENARGEN (Centro Nacional de Recursos Genéticos e Biotecnologia) no Brasil. Ainda é preciso destacar as coleções menores existentes em praticamente todos os programas de melhoramento em andamento no Brasil (Vieira, 1982 e Freire et al., 1993).

Pode-se, então, inferir que praticamente não há limitações de variabilidade na cultura do feijoeiro, sendo assim, uma espécie fascinante para os melhoristas, pois possibilita a combinação dos mais variados fenótipos, para qualquer um dos caracteres da planta ou dos grãos.

2.2 Base genética de alguns caracteres do feijoeiro

Uma descrição do controle genético dos caracteres do feijoeiro é encontrada em algumas publicações (Yarnell, 1965; Vieira, 1967; Leakey, 1988; Singh, 1991). Um sumário dos principais genes já descritos é apresentado no Bean Improvement Cooperative (Basset, 1996). Aqui serão comentados alguns trabalhos sobre o controle genético de alguns caracteres.

2.2.1 Hábitos de crescimento

O feijoeiro possui dois tipos básicos de hábitos de crescimento: determinado e indeterminado. Quando determinado, a planta tem o caule principal e as ramas laterais sempre terminando numa inflorescência, sendo as flores produzidas de cima para baixo. Quando indeterminado, às vezes também chamado volúveis, pela capacidade que têm de enrolarem-se em suporte, o caule principal e as ramas laterais terminam em gemas vegetativas. Nesse caso, as inflorescências aparecem nas axilas das folhas, de baixo para cima, à medida que o caule se desenvolve (Debouck, 1991). O período de floração, quando indeterminado, normalmente é maior e a maturação dos frutos nem sempre é uniforme (EPAGRI, 1992).

Vale salientar que há enorme variação no padrão de desenvolvimento das plantas de hábito indeterminado. Para facilitar a comunicação entre os profissionais que trabalham com a espécie, foi proposta a classificação de acordo com o tipo de crescimento. Essa classificação envolve 8 tipos de crescimento: Ia, Ib, IIa, IIb, IIIa, IIIB, IVa e IVb.

O tipo I caracteriza-se pelo hábito determinado e arbustivo. As cultivares serão do tipo Ia quando possuírem menor número de nós e entrenós mais curtos. Já o tipo Ib apresenta maior número de nós e entrenós longos, assim tendendo a acamar. As cultivares do tipo I geralmente florescem e amadurecem durante um período menor do que as outras cultivares, além de serem mais precoces na maioria dos casos. Como exemplo neste grupo, destacam-se as cultivares Manteigão Fosco 11, Goiano Precoce e Eriparsa (Santos e Gavilanes, 1998).

O tipo II caracteriza-se pelo hábito indeterminado com ramificação ereta e fechada. As cultivares eretas e arbustivas enquadram-se no tipo IIa. Já no tipo IIb encontram-se as cultivares semiprostradas que são mais volúveis. O tipo IIb é muito influenciado pela luminosidade, umidade e fertilidade do solo. Como

exemplo, têm-se as cultivares Carioca MG, FT-Tarumã e Rio Tibagi (Santos e Gavilanes, 1998).

As cultivares do tipo III são de hábito também indeterminado, porém, com ramificação aberta e porte prostrado. As plantas do tipo IIIa são prostradas ou semitrepadoras, com tendência arbustiva em ambientes onde as plantas desenvolvem-se menos. Já no tipo IIIb estão as cultivares prostradas ou volúveis, as quais geralmente possuem menor número de hastes laterais do que o tipo IIIa. As hastes das plantas do tipo III são mais desenvolvidas do que as das plantas do tipo II porque possuem maior número de nós e o comprimento médio dos internódios é ligeiramente maior. Como exemplo, neste grupo estão as cultivares Carioca, Aporé e Jalo.

No hábito de crescimento IV encontram-se plantas com grande capacidade de se enrolarem sobre um suporte. A haste principal possui entre 20 a 30 nós e podem ultrapassar a 2m de comprimento, necessitando, portanto, de tutoramento. Nas cultivares desse tipo, o período de floração é o mais amplo, podendo-se observar em uma planta, desde flores abrindo até vagens já maduras. Com base no modo de distribuição das vagens na planta, as cultivares são classificadas em tipo IVa e IVb. Quando as vagens se distribuem por toda planta, tem-se o tipo IVa e, quando apresentam maior concentração de vagens na parte superior da planta, denomina-se tipo IVb. Como exemplo, têm-se as cultivares Flor de Mayo, Puebla 152, Apetito, Cargamanto, Overitos e Frijola (Santos e Gavilanes, 1998).

Alguns estudos são encontrados a respeito do controle do hábito de crescimento (Singh, 1991). Com relação ao crescimento determinado ou indeterminado, há consenso em que ele é controlado pelo gene Fin, com dominância do alelo que condiciona hábito indeterminado (Lamprecht, 1935; Vieira, 1967; Coyne e Steadman, 1977; Al-Mukhtar, 1981; Ram e Prasad,

1985). Inclusive, já foi constatada ligação entre o gene Fin e o relacionado com a época de florescimento, a 8,4 cM. É essa a principal razão pela qual as cultivares de hábito determinado são mais precoces (Singh, 1991).

No estudo do controle genético do tipo de hábito de crescimento, ereto ou volúvel, a principal dificuldade é identificar os caracteres que estejam associados à expressão do caráter (Kornegay, White e Cruz, 1992). Segundo Teixeira (1997), é difícil identificar um ou poucos caracteres que possam explicar a ocorrência de plantas completamente eretas. Além do mais, há acentuada influência das condições ambientais na obtenção de plantas eretas o que tornam ainda mais difíceis os estudos do controle (Collicchio, 1995).

Foi realizado, na Universidade Federal de Lavras, um trabalho visando elucidar o controle genético do porte do feijoeiro utilizando cultivares de hábito de crescimento tipo I, II e III. Os cruzamentos foram realizados entre genitores que diferiam acentuadamente com relação ao hábito. Além da nota de porte, foram avaliados os caracteres grau de ramificação, comprimento de entrenós, diâmetro de entrenós e altura de inserção da primeira vagem. Constatou-se que, entre os caracteres morfológicos associados ao porte do feijoeiro, o comprimento dos entrenós foi o que mostrou maior variação, havendo predominância do efeito aditivo no controle desse caráter (Teixeira, Ramalho e Abreu, 1999).

Tem sido verificado que, normalmente, as plantas eretas possuem folhas pequenas e grãos pequenos. Isto pode ser explicado pelo fato de as flores serem uma modificação das folhas (Santos e Gavilanes, 1998). Contudo, trabalhos foram realizados visando verificar a associação entre o porte da planta e tamanho dos grãos (Acquaah, Adams e Kelly, 1991; Kornegay, White e Cruz, 1992; Brothers e Kelly, 1993; Collicchio, 1995). Ficou evidente nesses trabalhos que não há ligação entre os genes dos dois caracteres. Segundo Collicchio,

Ramalho e Abreu (1997), não se observou associação entre o porte e o peso de sementes, indicando ser possível selecionar plantas eretas com qualquer tamanho de sementes.

Um caráter que está associado à planta ereta até o momento da colheita é a senescência tardia do caule - “stay green”. Estudando o controle genético desse caráter, Aguiar, Ramalho e Abreu (2000) constataram que houve predominância dos efeitos dominantes e que o controle deve ser monogênico ou oligogênico, havendo também influência do ambiente na sua manifestação.

2.2.2 Tamanho dos grãos - peso 100 grãos

Como já mencionado, o tamanho dos grãos tem uma ampla variação e é um caráter de grande importância, pois está diretamente associado à aceitação de uma cultivar pelos consumidores.

O controle genético do tamanho dos grãos do feijoeiro vem sendo estudado já há algum tempo. Um trabalho clássico a esse respeito foi o de Johanssen (1926), citado por Allard (1971), no qual comenta que parte da variação no peso das sementes é genética e parte ambiental, o que inclusive contribuiu para o conceito de linhas puras.

Em trabalho conduzido na Universidade Federal de Lavras, verificou-se que há efeito materno na expressão do caráter. Assim, se uma cultivar de grãos pequenos for polinizada por uma de grãos grandes, as sementes resultantes terão grãos pequenos, pois o tamanho dos grãos é função do tegumento da semente, que é de origem materna. O resultado do cruzamento para esse caráter só irá se manifestar na geração seguinte (Mesquita, Ramalho e Santos, 1990). De modo geral, os trabalhos evidenciam que há poucos genes envolvidos no controle do caráter (Reis, Ramalho e Pinto, 1981; Petemelli, 1992). Com relação à interação

alélica, os resultados são discordantes. Em alguns casos, a interação predominante foi aditiva (Motto, Soressi e Salamini, 1978; Reis, Ramalho e Pinto, 1981; Santos, 1984; Mesquita, Ramalho e Santos, 1990; Peternelli, 1992). Já em outros, há efeito pronunciado de dominância (Chung e Stevenson, 1973; Sarafi, 1978).

Dessa forma, é possível inferir que o caráter deve ser de fácil seleção, pois as estimativas da herdabilidade são, na maioria das vezes, altas, embora ocorra variação em magnitude (0,42 a 0,78) (Polignano, 1982; Radkov e Mitranov, 1983, Petrova, 1985a; Petrova, 1985b; Savova, 1985; Welsh et al., 1995).

2.2.3 Resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*

O fungo *C. lindemuthianum* (Sacc. et Magn.). Scrib é o agente causal da antracnose. No Brasil essa é uma das mais sérias doenças do feijoeiro. Ela não só diminui a quantidade como também desvaloriza a qualidade dos grãos. A antracnose é mais severa quando ocorre no início do ciclo da cultura (Pastor-Corrales e Tu, 1994). Os sintomas da doença aparecem em todos os órgãos aéreos da planta, mas raramente nas raízes. Os sintomas mais típicos ocorrem nas vagens, sendo as lesões arredondadas, deprimidas, de tamanho variável, apresentando o centro claro, delimitado por um anel negro levemente protuberante que geralmente se acha rodeado por um bordo de coloração café-avermelhado. Quando as condições de umidade e temperatura são favoráveis, forma-se uma massa de esporos de coloração rosada no centro das lesões (Chaves, 1980; Kimati, 1980).

A variação patogênica do *C. lindemuthianum* foi relatada pela primeira vez em 1918, após a constatação de que as cultivares de feijão, quando inoculadas com isolados de diferentes procedências, tinham comportamentos

diferenciados, indicando a existência de duas raças distintas do patógeno. Podem ser encontrados, na literatura, relatos da ocorrência de várias raças (Kimati e Galli, 1970; Oliveira, Antunes e Costa, 1973; Oliari, Vieira e Wilkison, 1973; Menezes, Mohan e Bianchini, 1982 e Pastor-Corrales, 1992). Devido a essa ampla variabilidade patogênica, tanto entre, quanto dentro de uma localidade, os pesquisadores que trabalham nesta área viram a necessidade de se criar um sistema mais consistente para identificação das raças. Em 1988, em uma reunião realizada no Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT - decidiu-se pela adoção universal de um conjunto de cultivares diferenciadoras e por uma nova metodologia para a nomenclatura de raças do patógeno da antracnose. Essa nova nomenclatura é baseada num “Sistema Binário” (Habgood, 1970). No Brasil, utilizando-se essa nova nomenclatura, já foram identificadas pelo menos 25 diferentes raças do patógeno (Rava, Purchio e Sartorato, 1994)

Devido à capacidade do surgimento de novas raças do patógeno que vençam a resistência das cultivares, inúmeros trabalhos têm sido realizados para caracterizar fontes de resistência ao *C. lindemuthianum* e estudar a herança do caráter (Burkholder, 1918; Schreiber, 1932; Vieira, 1983; Young e Kelly, 1996; Alzate-Marín, 1996; Mendonça, 1996; Young e Kelly, 1997; Alzate-Marín et al., 1997a; Alzate-Marín et al., 1997b; Balardin e Kelly, 1997; Young et al., 1998; Castanheira et al., 1999)

Em decorrência da multiplicidade de símbolos utilizados para identificar os alelos de resistência (A, Are, Mexique1, Mexique2, Mexique 3 e outros), Basset (1996) propôs uma nova nomenclatura, utilizando o símbolo ‘Co’ (de *Colletotrichum*) seguido pelo número (indicando a ordem de aparecimento do gene na literatura). Foram denominados, até o momento, os seguintes alelos de resistência: Co-1 (A); Co-2 (Are); Co-3 (Mexique 1); Co-3² um alelo alternativo para o loco Co-3; Co-4 (Mexique 2); Co-4² um alelo alternativo para o loco

encontrado na cultivar G2333 e identificado por Young et al. (1998); Co-5 (Mexique 3); Co-6; Co-7 e co-8 identificado por Alzate-Marín et al.(1996).

O controle da doença, por meio de cultivares resistentes, é dificultado devido a existência de várias raças fisiológicas do patógeno. Como já mencionado, já foram identificadas fontes de resistência para todas as raças do patógeno conhecidas (Rava, Purchio e Sartorato, 1994), as quais vêm sendo utilizadas com sucesso nos principais programas de melhoramento, visando à resistência ao patógeno no Brasil (Pompeu, Dudienas e Ito, 1992; Gonçalves, 1995).

2.2.4 Produtividade de grãos

A produtividade de grãos é um caracter quantitativo e para o estudo do seu controle genético têm sido utilizadas diferentes metodologias, tanto com componentes de médias como de variância (Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993).

Inúmeros trabalhos foram realizados visando o conhecimento do tipo de ação gênica predominante no controle do caráter (Dickson, 1967; Paniagua e Pinchinat, 1976; Voysest, 1972; Santos, Vencovsky e Ramalho, 1985; Nienhuis e Singh, 1988; Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993; Oliveira, 1995; Chung e Stevenson, 1973, Santos, 1984 Foolad e Bassiri, 1983). Os resultados mostram que, na maioria dos casos, houve predominância do efeito aditivo (Dickson, 1967; Paniagua e Pinchinat, 1976; Voysest, 1972; Santos, Vencovsky e Ramalho, 1985; Nienhuis e Singh, 1988; Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993; Oliveira, 1995), embora em certas situações, especialmente na ausência de competição, o efeito da dominância seja pronunciado (Santos, 1984).

Na avaliação do sucesso da seleção de um caráter, a herdabilidade (h^2) é uma importante estimativa. No caso do feijoeiro, as estimativas de h^2 já foram obtidas em inúmeras oportunidades, utilizando avaliação de linhas puras, cruzamentos dialélicos, famílias e populações segregantes. Um resumo das estimativas obtidas é apresentado na Tabela 2. Verifica-se que, embora ocorra ampla variação nas estimativas, de modo geral é possível ter sucesso com a seleção para esse caráter.

Tabela 2. Estimativas da herdabilidade no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2) da produção de grãos de feijão obtidas por diferentes métodos em diferentes populações, locais e anos.

Locais	Método	h_a^2	h_r^2	Autor(es)
Colômbia	Linhagens F_5	17 e 56	—	Camacho, Cardona e Orozco, 1964
Estados Unidos	Regressão (F_2, F_3)	11	—	Coyne, 1968
Índia	Linhagens puras	60	—	Aggarwal e Singh, 1973
Nova Zelândia	Dialelo	—	1	Chung e Stevenson, 1973
Costa Rica	$P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1, RC_2$	—	25 e 30	Paniagua e Pinchinat, 1976
Inglaterra	Linhagens F_4	34	—	Davis e Evans, 1977
Lavras-MG	Linhagens puras	4 a 46	—	Ramalho et al., 1979
Lavras-MG	Linhagens puras	28 a 45	—	Ramalho, Andrade e Teixeira, 1979
Lavras-MG	Dialelo	46	24	Santos, Vencovsky e Ramalho, 1985
Patos de Minas-MG	Dialelo	71	52	Santos, Vencovsky e Ramalho, 1985
Viçosa-MG	$P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1, RC_2$	—	60	Santos et al., 1986
Estados Unidos	$P_1, P_2, F_1, F_2, RC_1, RC_2$	21	—	Zimmermann et al., 1984
Lavras-MG	Progênies $F_{5,7}$ e $F_{5,8}$	—	11	Abreu, 1989
Colômbia	Famílias $F_{2,6}$	19 a 50	—	Weish et al., 1995
Lavras-MG	Família $F_{5,7}$	9 a 52	—	Abreu, 1997
Lavras-MG	Progênies S_2	27 a 61	—	Souza, 1997
Lambari-MG	Progênies S_2	0 a 70	—	Souza, 1997
Patos de Minas-MG	Progênies S_2	0 a 62	—	Souza, 1997
Lavras-MG	Famílias $F_{2,3}, F_{2,4}, F_{2,5}$ e $F_{2,6}$	41	—	Rosal, 1999

2.3 Estrutura das populações segregantes do feijoeiro

O feijoeiro comum é considerado uma espécie tipicamente autógama, devido a ocorrência da cleistogamia – polinização ocorre no momento ou pouco antes da antese - tornando a autofecundação o sistema reprodutivo predominante (Marques Júnior e Ramalho, 1995). Contudo, ainda ocorre uma certa taxa de fecundação cruzada natural, devido principalmente à ação de insetos polinizadores (Vieira, Borém e Ramalho, 1999).

Estudos realizados têm encontrado taxa de polinização cruzada inferior a 5% (Pereira Filho e Cavariani, 1984; Brunner e Beaver, 1988; Wells, Isom e Waines, 1988; Marques Júnior e Ramalho, 1995), embora em determinadas condições de ambiente, ocorram taxas mais elevadas (Pompeu, 1963; Antunes, Costa e Oliveira, 1973; Costa e Antunes, 1975). Assim, é possível inferir que a taxa de fecundação cruzada varia em função das condições ambientais que, por sua vez, afetam a população e a atividade dos insetos. Essa taxa depende também das cultivares semeadas, ou seja, do tipo de suas flores e da maior ou menor coincidência dos seus períodos de floração (Vieira, Borém e Ramalho, 1999).

No melhoramento de plantas autógamas existem várias opções de métodos de melhoramento (Fehr, 1987; Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993; Borém, 1997). Atualmente, o mais amplamente utilizado é a hibridação, que visa a combinação em um mesmo indivíduo de dois ou mais fenótipos desejáveis que estão em indivíduos diferentes. Na condução de um programa de melhoramento por hibridação há algumas decisões a serem tomadas, tais como a escolha dos pais (Baenziger e Peterson, 1991; Abreu, 1997), como combinar esses pais e como conduzir as populações segregantes (Fehr, 1987; Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993; Borém, 1997; Vieira, Borém e Ramalho, 1999).

No momento, interessa verificar o que ocorre com uma população segregante com as sucessivas autofecundações. Considerando, por exemplo, apenas um loco (B), na geração F_1 , todas as plantas serão heterozigóticas para o referido loco. Assim, na geração F_2 , tem-se 50% Bb, 25% BB e 25% bb. Na F_3 a freqüência de heterozigotos passa a ser de 25% e dos homozigotos, BB + bb, será de 75% e, assim, sucessivamente.

Na ausência de seleção, na geração F_∞ , a população será constituída apenas por dois genótipos BB e bb na freqüência de 50% de cada. Considerando n locos e utilizando esse mesmo raciocínio, pode-se prever a probabilidade de ocorrência de locos em homozigose e heterozigose em uma geração x, por meio da expansão do binômio $(a + b)^n$, em que a é a freqüência de homozigotos $1 - (1/2)^{x-1}$ e b a freqüência de heterozigotos $(1/2)^{x-1}$. Desenvolvendo o binômio, tem-se a expressão apresentada por Allard (1971) - $[(2^{x-1}-1)+1]^n$, que fornece a proporção de indivíduos com variáveis números de locos em homozigose e heterozigose.

Se por exemplo, for considerados $n = 11$ genes segregando na geração F_2 ($x = 2$), tem-se:

$$[(2^1-1)+1]^{11} = [1+1]^{11} = 1^{11} + 11 \times 1^{10} \times 1^1 + 55 \times 1^9 \times 1^2 + 165 \times 1^8 \times 1^3 + 330 \times 1^7 \times 1^4 + 462 \times 1^6 \times 1^5 + 462 \times 1^5 \times 1^6 + 330 \times 1^4 \times 1^7 + 165 \times 1^3 \times 1^8 + 55 \times 1^2 \times 1^9 + 11 \times 1^1 \times 1^{10} + 1^{11},$$

o que resulta em 2.048 combinações possíveis, as quais estão apresentadas na Tabela 3.

Observa-se que a probabilidade de obter-se um indivíduo com todos os locos em homozigose na F_2 será de 1 em 2.048, não importando o tipo de alelo. Desse modo, são possíveis dois homozigotos diferentes, BB e bb. Como são 11 locos, o número de combinações homozigóticas possíveis passa a ser de 2^{11} , ou seja, 2.048 tipos. Depreende-se, então, que a probabilidade de se ter um indivíduo

homozigótico, com todos os alelos favoráveis será a probabilidade de se ter uma linhagem na referida geração vezes a probabilidade que essa linhagem seja a desejável. Na geração F_2 , isto corresponde a $1/2048 \times 1/2048 = 1/4194304$, o que equivale a $(1/4)^{11}$.

Tabela 3. Proporção de indivíduos com locos em homozigose e locos em heterozigose nas gerações F_2 e F_5 .

Número de locos		Proporção de indivíduos com m locos em homozigose e k locos em heterozigose	
Homozigose (m)	Heterozigose (k)	Geração F_2	Geração F_5
11	0	1	8649755859375
10	1	11	6343154296875
9	2	55	2114384765625
8	3	165	422876953125
7	4	330	56383593750
6	5	462	5262468750
5	6	462	350831250
4	7	330	16706250
3	8	165	556875
2	9	55	12375
1	10	11	165
0	11	1	1
Total		2.048	17592186044416

Vê-se, como era esperado, que na geração F_2 a maior freqüência é de indivíduos com a maioria dos locos em heterozigose. Considerando pelo menos 1 loco

em heterozigose, tem-se 99,95% das combinações possíveis, não sendo, portanto, uma condição favorável para a seleção, principalmente se o caráter tem dominância.

Na Tabela 3 também são apresentados os valores considerando a geração F_2 . Veja que a frequência de locos em homozigose é muito superior, mas, mesmo assim ainda há 50,8% de combinações genóticas possíveis com, pelo menos, um dos 11 locos segregando. Observa-se contudo, que a probabilidade de se identificar a linhagem com todos os alelos favoráveis em homozigose é superior à da geração F_2 , isto é, $(8649755859000/17592186044416) \times (1/2048) = 1/4165,30$. Essa proporção, embora ainda pequena, é 1007 vezes superior a da geração F_2 .

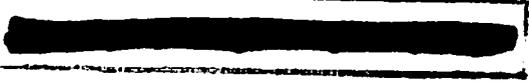
Depreende-se, então, que a chance de se manter os alelos favoráveis de todos os locos em homozigose é muito pequena, especialmente nas gerações iniciais. Contudo, o melhorista pode postergar a seleção e assim irá interessar todas as combinações que possuam os alelos favoráveis, independente se em homozigose ou heterozigose. Nesse caso, para um loco na geração F_2 , tem-se $BB(1/4) + Bb(2/4) = 3/4$. Com 11 locos a probabilidade de se ter pelo menos uma combinação com todos os alelos favoráveis é de $(3/4)^{11} = 1/23,68 \cong 1/24$. Ou seja, com 24 indivíduos em F_2 espera-se que pelo menos um tenha todos os alelos favoráveis. Assim, com uma população bem pequena, é possível em F_2 manter todos os alelos desejáveis. Os valores estimados para o tamanho da população com as sucessivas gerações são apresentados na Tabela 4. Veja que com a endogamia, o tamanho da população necessária para se manter pelo menos uma combinação com todos os alelos favoráveis aumenta. Isso indica que, embora a frequência de homozigotos cresça com a endogamia a probabilidade de se ter um indivíduo com todos os alelos favoráveis diminui. Desconsiderando a seleção precoce, as populações a serem utilizadas pelos melhoristas nas sucessivas gerações deve ser crescente.

TABELA 4. Número de plantas necessário nas diferentes gerações segregantes para se ter 11 alelos favoráveis.

Geração	Homozigose com alelos favoráveis		Homozigose e/ou heterozigose com alelos favoráveis	
	Frequência do evento	Número de plantas	Frequência do evento	Número de plantas
F ₂	(1/4) ¹¹	12565041	(3/4) ¹¹	69
F ₃	(3/8) ¹¹	145263	(5/8) ¹¹	525
F ₄	(7/16) ¹¹	26651	(9/16) ¹¹	1678
F ₅	(15/32) ¹¹	12477	(17/32) ¹¹	3148
F ₆	(31/64) ¹¹	8698	(33/64) ¹¹	4372
F ₇	(63/128) ¹¹	7294	(65/128) ¹¹	5172
⋮	⋮	⋮	⋮	⋮
F _∞	(1/2) ¹¹	6134	(1/2) ¹¹	6134

2.4 Uso do método da população no melhoramento genético do feijoeiro

Existem vários métodos de condução das populações segregantes de plantas autógamas (Ramalho, Santos e Zimmermann, 1993; Borém, 1997). Entre essas opções, uma das mais antigas e mais utilizadas é o método da população (bulk), que foi proposto por Nilson-Ehle em 1908, na Suécia, para a cultura do trigo, e no qual após a geração F₂, as sementes são colhidas todas misturadas e uma amostra é utilizada para a obtenção da geração seguinte. O processo se repete até que a maioria dos locos esteja em homozigose, normalmente após F₅.


ou F_6 , quando então são obtidas famílias das melhores plantas para uma avaliação mais extensiva, normalmente utilizando experimentos com repetições.

O método do bulk possui algumas vantagens, das quais a mais evidente é a facilidade de condução, pois não são necessárias anotações, nem colheita individual de plantas, a não ser na última geração de condução da população, economizando, assim, mão-de-obra. Uma outra vantagem é a flexibilidade, isto é, se numa dada safra o melhorista tem um grande número de famílias a serem avaliadas, ele pode postergar a abertura do "bulk" por uma ou mais gerações, sem alterar suas propriedades genéticas.

A terceira vantagem é a ação da seleção natural, e a que merece mais atenção neste trabalho. A seleção natural pode atuar contribuindo para a manutenção dos indivíduos mais adaptados, isto é, com maior produção de sementes. Por algum tempo, questionou-se a ação da seleção natural se dava no sentido que os melhoristas desejavam. Para responder a esse questionamento, vários trabalhos foram realizados, a partir da década de 30.

Um dos primeiros trabalhos para evidenciar a ação da seleção natural na mistura de plantas foi conduzido por Harlan e Martini (1938) com cevada. Eles misturaram 11 cultivares, diferindo em características dos grãos, de modo a permitir a sua separação após a colheita. Essa mistura inicial foi feita em igual proporção e uma amostra foi plantada em dez localidades dos Estados Unidos. A cada ano, as sementes eram colhidas e misturadas, e uma parte era guardada para a semeadura do ano seguinte. Verificou-se uma grande variação na adaptação, em função da proporção de sementes colhidas de cada cultivar, na mistura nos diferentes locais. Os autores ressaltam a rapidez com que uma ou mais cultivares se tornaram dominantes em certas localidades com a conseqüente eliminação das demais. Depreende-se que a seleção natural foi muito efetiva no avanço da mistura de linhas de cevada.

A partir de 1942, também com cevada, Suneson e Wiebe (1942) utilizaram quatro cultivares, 'Hero', 'Vaughn', 'Atlas' e 'Club', que foram misturadas em iguais proporções, e uma amostra da mistura avaliada por nove anos sucessivos. Um dos resultados mais expressivos foi a rápida eliminação da cultivar Vaughn. Em experimentos de competição de linhas puras, essa cultivar se destacava como mais produtiva, entretanto, ela não suportava a competição. Embora a 'Vaughn' fosse produtiva no monocultivo, ela nunca chegou a ser popular entre os agricultores. A mais cultivada foi a 'Atlas' que na mistura se destacou.

Esses dois trabalhos anteriores ressaltam a eficiência da seleção natural em uma mistura de linhas puras. O que interessa, entretanto, é o efeito da seleção natural em uma população segregante, que é o que ocorre no método da população. O trabalho de maior duração nesse aspecto também foi realizado com cevada e vem sendo conduzido desde 1929 (Allard, 1988; Soliman e Allard, 1991). Ele iniciou com um composto denominado CCII, proveniente de um dialeto de 28 cultivares, resultando em 387 híbridos F_1 , que foram misturados. Cerca de 15.000 sementes eram semeadas a cada geração em bloco isolado. Em torno de 400.000 sementes eram colhidas por geração, sendo uma parte armazenada e a outra parte misturada para ser utilizada na semeadura do ciclo seguinte. O processo se repete até os dias de hoje.

Visando verificar as trocas que ocorreram com a seleção natural, após alguns anos de condução da população, foi avaliado o desempenho de todas as gerações até então obtidas nos anos de 1960/66, 1965/69 e 1976/82. Os resultados referentes às avaliações realizadas por mais de cinquenta gerações foram apresentados por Allard (1988), que relata o efeito das sucessivas gerações em vários caracteres, comparando-os com uma cultivar testemunha. Entre os caracteres quantitativos, a maior ênfase foi dada à produtividade de grãos, peso de 1000 sementes e número de dias para o florescimento.

As produções de grãos das populações avaliadas por mais de cinquenta gerações apresentaram um ganho de aproximadamente 1% por geração. No caso do peso de 1000 sementes, os resultados acompanharam o da produtividade de grãos, especialmente até a vigésima geração, quando então se estabilizaram. A partir daí, o aumento no número de sementes por planta foi o que explicou os incrementos na produtividade de grãos. No que se refere ao ciclo, o efeito não foi muito pronunciado. Detectou-se um aumento de apenas três dias no número de dias para o início do florescimento nas sucessivas gerações. Allard (1988) salientou que a seleção natural atuou preferencialmente sobre indivíduos com maior estabilidade de produção, isto é, aqueles indivíduos que mantiveram produtividade tanto em condições favoráveis quanto em condições menos favoráveis.

Outros caracteres foram avaliados, entre eles o peso de espiguetas, comprimento da espiguetas, densidade da espiguetas, comprimento da arista, número de grãos por espiguetas, tamanho do grão, altura de planta, largura e área da penúltima folha e diâmetro do colmo. Para isso, eram utilizadas 300 plantas ao acaso por geração. Nas avaliações constatou-se que os caracteres peso da espiguetas e número de sementes por espiguetas foram os que mais sofreram a ação da seleção natural, especialmente até a geração F_{20} . Pequenos acréscimos foram observados nas características comprimento da arista, largura e área da penúltima folha e diâmetro do colmo, decréscimo no comprimento da espiguetas e aumento na densidade de espiguetas ocorreram lentamente. As espiguetas foram quase 10% menores e mais compactas na média das últimas gerações do que nas gerações iniciais. Mudanças na altura média das plantas foram pequenas até quase a geração F_{25} , quando então começou a aumentar, ocorrendo aí um acréscimo de 5% até a geração F_{55} .

Foram realizados também estudos com marcadores moleculares, isoenzimas, para acompanhar as trocas nesses marcadores com a ação da seleção

natural (Allard, 1988). Em síntese, os estudos das mudanças nas frequências alélicas mostraram que a maioria dos locos estiveram sob a ação da seleção natural.

Com a cultura do feijoeiro, alguns trabalhos também foram realizados para verificar o efeito da seleção natural. Alguns desses trabalhos envolveram a mistura artificial de linhas puras. Em um deles, Cardoso e Vieira (1976) avaliaram o comportamento de dois compostos de seis cultivares de feijão diferindo nas cores e tamanho de grãos. No primeiro composto reuniram as cultivares 'Rico 23', 'Small White 59', '37-R', 'Ricopardo 896', 'Vi 983', 'Carioca 1030' e, no segundo, as cultivares 'Manteigão Fosco 11', 'Manteigão Brilhante 13', 'Rico 23', '37-R', 'Manteigão 977', 'Vi 983'. Inicialmente foram misturadas as sementes, em igual proporção, de cada cultivar. Era contada a proporção de grãos colhidos de cada cultivar e uma amostra era utilizada para a semeadura da safra seguinte. No segundo composto as cultivares 37R e Rico-23 praticamente dominaram as demais. No outro composto até a terceira semeadura, essas mesmas cultivares predominaram. Contudo, a partir daí, a cultivar Ricopardo 896 substituiu a '37R'. As cultivares mais produtivas e com sementes pequenas tiveram melhor capacidade de competição em mistura. No entanto, os autores salientaram que devem existir outros fatores, imperceptíveis, que também influenciaram a capacidade de competição.

Para avaliar o efeito da seleção natural, Hamblin (1977) utilizou quatro populações segregantes conduzidas em Bulk, de F_2 a F_6 , na Holanda, e constatou que ocorreu aumento expressivo na produtividade de grãos apenas no caso das populações segregantes com menor média. Ele argumentou que isso ocorreu porque nas populações menos produtivas ocorrem certamente indivíduos menos adaptados e a seleção natural pode atuar com maior intensidade, mesmo considerando o curto período, apenas quatro gerações. O autor observou que o efeito da seleção natural não conduz necessariamente à obtenção de sementes

menores, como havia sido relatado por Hamblin (1975). Nas cinco populações, a alteração no peso das sementes, quando ocorreu, foi lenta.

Seis populações segregantes de feijão e as respectivas linhagens genitoras foram avaliadas em sucessivas gerações em algumas localidades do estado de Minas Gerais (Corte, 1999). As populações foram provenientes do cruzamento de duas linhagens precoces, ESAL 686 e Manteigão Fosco 11, com três de ciclo normal, Carioca MG, Milionário e Ouro. As seis populações segregantes com as cinco linhagens genitoras foram avaliadas em experimentos conduzidos da geração F_2 até a F_{18} , pelo método da população, no delineamento de blocos ao acaso, em três locais (Lavras, Lambari e Patos Minas) e em três épocas de semeadura durante o ano. Na colheita, as sementes de cada população eram misturadas, retirando-se uma amostra ao acaso para dar origem à geração seguinte. Utilizando os dados médios de produtividade de grãos, foram estimados os coeficientes de regressão linear (b) entre as gerações (variável independente - x) e a diferença entre o desempenho médio das populações e das duas linhagens genitoras (y). Como pode ser visto na Tabela 5, todas as estimativas de b ao longo das gerações foram positivas e diferentes de zero, evidenciando que a seleção natural atuou em todas as seis populações segregantes nos três locais, contribuindo para um aumento na produtividade de grãos, em média, de 2,4% por geração, em relação à média da população inicial avaliada.

É questionável se a ação da seleção natural preserva indivíduos específicos para um determinado ambiente. Trabalhando com trigo, Gregan e Busch (1978) conduziram populações provenientes de cinco cruzamentos entre cultivares adaptadas em bulk por quatro gerações. Essas populações foram cultivadas durante três anos, em dois ambientes contrastantes, supondo que os bulks e as linhagens derivadas deles teriam performance relativamente melhor

TABELA 5. Ganhos de produtividade obtidos com o avanço de populações segregantes de feijão das gerações de F₂ a F₁₈, em Lavras, e de F₃ a F₁₈ em Lambari e Patos de Minas.

Lavras			
Populações segregantes	<i>b</i> ¹	Ganho (%)	
		Média de F ₂	Média dos pais
Manteigão Fosco x Ouro	57,22 a	4,13	3,66
Manteigão Fosco x Carioca MG	28,08 b	1,87	1,74
Manteigão Fosco x Milionário	41,74 ab	2,85	2,51
ESAL 686 x Ouro	47,39 ab	3,16	2,62
ESAL 686 x Carioca MG	38,06 ab	2,13	2,04
ESAL 686 x Milionário	31,89 b	2,13	1,67
Média	40,73	2,70	2,37
Lambari			
Populações segregantes	<i>b</i>	Ganho (%)	
		Média de F ₃	Média dos pais
Manteigão Fosco x Ouro	66,93 a	4,35	7,11
Manteigão Fosco x Carioca MG	17,37 b	1,49	1,70
Manteigão Fosco x Milionário	10,19 b	0,73	1,00
ESAL 686 x Ouro	46,32 a	3,43	4,95
ESAL 686 x Carioca MG	8,76 b	0,54	0,86
ESAL 686 x Milionário	21,82 b	1,36	2,16
Média	28,57	1,98	2,96
Patos Minas			
Populações segregantes	<i>b</i>	Ganho (%)	
		Média de F ₃	Média dos pais
Manteigão Fosco x Ouro	30,48 a	2,74	2,92
Manteigão Fosco x Carioca MG	40,58 a	4,42	3,70
Manteigão Fosco x Milionário	19,44 ab	2,01	1,73
ESAL 686 x Ouro	20,13 ab	2,03	1,68
ESAL 686 x Carioca MG	33,74 a	3,08	2,70
ESAL 686 x Milionário	5,04 b	0,58	0,39
Média	24,90	2,47	2,18

¹ *b*: em kg/ha/geração.

Na coluna, valores seguidos pela mesma letra não diferem pelo teste t.

Fonte: Adaptado de Corte (1999).

no respectivo ambiente no qual eles estiveram sob a ação seleção natural. Cinco bulks derivados do ambiente leste, cinco derivados do ambiente oeste e vinte e cinco linhagens F_5 , derivadas de cada bulk (leste e oeste) foram avaliadas para a produção de grãos e outras características por dois anos, nos locais leste e oeste, para detectar possíveis diferenças do efeito da seleção natural. A produção média dos bulks do oeste foi significativamente superior à produção dos bulks do leste no local oeste, enquanto os bulks do leste e oeste produziram igualmente no local leste. Entretanto, nenhuma diferença foi detectada entre as produções médias das linhagens do leste e oeste em ambos os locais. Nesse caso, a seleção natural, a curto prazo, não foi eficiente em auxiliar na extração de linhagens adaptadas.

Duas populações de *Phaseolus lunatus* L. foram conduzidas por Tucker e Harding (1974) em bulk por nove gerações. Cada população foi cultivada em locais diferentes na Califórnia. Posteriormente, realizaram um teste de produção em um único ambiente, em que observaram que a população que foi conduzida no mesmo local do teste teve melhor desempenho na produção do que a outra conduzida no outro ambiente. Somente houve diferença significativa na produção após a geração F_9 a F_{11} , porém iguais em seus locais de origem, e as produções dos bulks foram intermediárias às médias dos genitores envolvidos. Esses resultados ilustram a importância do ambiente no melhoramento utilizando o método da população.

Em trabalho recente conduzido com *Phaseolus vulgaris*, Pirola (2000) utilizou famílias retiradas ao acaso da população do Carioca MG x ESAL 686, avançadas pelo método da população até F_{14} , em três locais do estado de Minas Gerais, Lavras, Lambari e Patos de Minas. Da população de cada local retiraram-se 47 famílias $F_{14:15}$ que foram posteriormente multiplicadas, obtendo-se famílias $F_{14:16}$. Essas famílias, juntamente com três testemunhas (Carioca MG, ESAL 686 e Pérola), foram avaliadas simultaneamente nos mesmos três locais

onde ocorreu o avanço das gerações, na safra das águas de 1998/1999, utilizando o delineamento de látice triplo 12 x 12. Constatou-se que a variância da interação famílias x origem foi de grande magnitude e inclusive bem superior a variância genética entre as famílias. Ficou evidenciado que durante a condução das populações segregantes pelo método da população, a seleção natural atuou preservando os indivíduos mais adaptados para o ambiente em que ocorreu o avanço das populações, assim, a necessidade dos melhoristas avançarem as populações segregantes em ambientes diferentes, visando a obtenção de linhagens que associem bom desempenho e maior adaptação aos ambientes de cultivo em que se destacaram.

A principal desvantagem aventada a respeito do método da população é decorrente de problemas de amostragens, isto é, perda de combinações genotípicas devido à deficiência na amostra utilizada nos subseqüentes avanços das gerações. Utilizando os dados da Tabela 4 é fácil inferir que para manter todas as combinações genotípicas, especialmente com o avanço das gerações, o número de indivíduos na população deve ser enorme, mesmo não considerando um grande número de locos segregando. É preciso salientar que esse problema de amostragem é mais expressivo no método do bulk, mas ocorre em todos os outros métodos de avanço das gerações (Muehlbauer et al., 1981; Fouilloux e Bannerot, 1988).

Trabalhos de simulação foram conduzidos por Kervelha e Fouilloux (1992) para mostrar o efeito de amostragem no método massal. Os autores evidenciaram que a perda por amostragem é grande, especialmente nas gerações mais avançadas, e o problema é mais sério quando há grande variação no número de descendentes produzidos por planta.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Foram conduzidos experimentos em que avaliaram-se diversas gerações de populações segregantes oriundas do cruzamento de cultivares de feijão, conforme detalhado a seguir.

3.1 Local

Os experimentos foram conduzidos na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), em solo classificado como latossolo vermelho escuro distrófico, textura argilosa e relevo suavemente ondulado. Lavras está situada na região sul do estado de Minas Gerais, a 910 metros de altitude, 21° 45'S de latitude e 45° 00'W de longitude.

3.2 Material utilizado

As cultivares utilizadas como genitoras para obtenção das populações segregantes, com suas principais características, estão descritas a seguir.

CARIOCA MG: é uma cultivar proveniente da Universidade Federal de Lavras que possui hábito de crescimento indeterminado tipo II, com grãos pequenos, tegumento creme com estrias marrom que possui o alelo Co-2 que confere resistência a algumas raças de *Colletotrichum* e de ciclo normal (90 dias).

EMGOPA 201-OURO: é uma cultivar proveniente do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) com hábito de crescimento indeterminado tipo II, com grãos pequenos, tegumento amarelo que possui o

alelo Co-5 que confere resistência a algumas raças de *Colletotrichum* e de ciclo normal (90 dias). Neste trabalho será identificada como cultivar Ouro.

MILIONÁRIO: é uma cultivar proveniente do CIAT que possui hábito de crescimento indeterminado tipo II, com grãos pequenos, tegumento preto, resistente a algumas raças de *Colletotrichum* e de ciclo normal (90 dias).

MANTEIGÃO FOSCO 11: é uma cultivar proveniente da Universidade Federal de Viçosa que possui hábito de crescimento determinado tipo I, com grãos grandes, tegumento mulatinho fosco, suscetível ao *Colletotrichum* e de ciclo precoce (80 dias). Neste trabalho, será identificada como cultivar Manteigão Fosco.

ESAL686: é uma linhagem proveniente da Universidade Federal de Lavras com hábito de crescimento indeterminado tipo I, com grãos grandes, tegumento amarelo e de ciclo precoce (80 dias).

3.3 Obtenção das populações segregantes

As populações segregantes foram obtidas por meio de um dialelo parcial, tendo no primeiro grupo as cultivares precoces, que foram utilizadas com fêmeas e no segundo grupo as cultivares de ciclo normal, obtendo-se assim, os seguintes híbridos: ESAL686 x Carioca MG; ESAL686 x Ouro; ESAL686 x Milionário; Manteigão Fosco x Carioca MG; Manteigão Fosco x Ouro e Manteigão Fosco x Milionário.

As gerações das seis populações segregantes foram avançadas pelo método do "bulk", conforme exemplificado na Figura 1 para o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG. De cada geração de cada população, foi armazenada em câmara fria uma amostra de sementes para a posterior condução dos experimentos envolvendo todas as gerações.

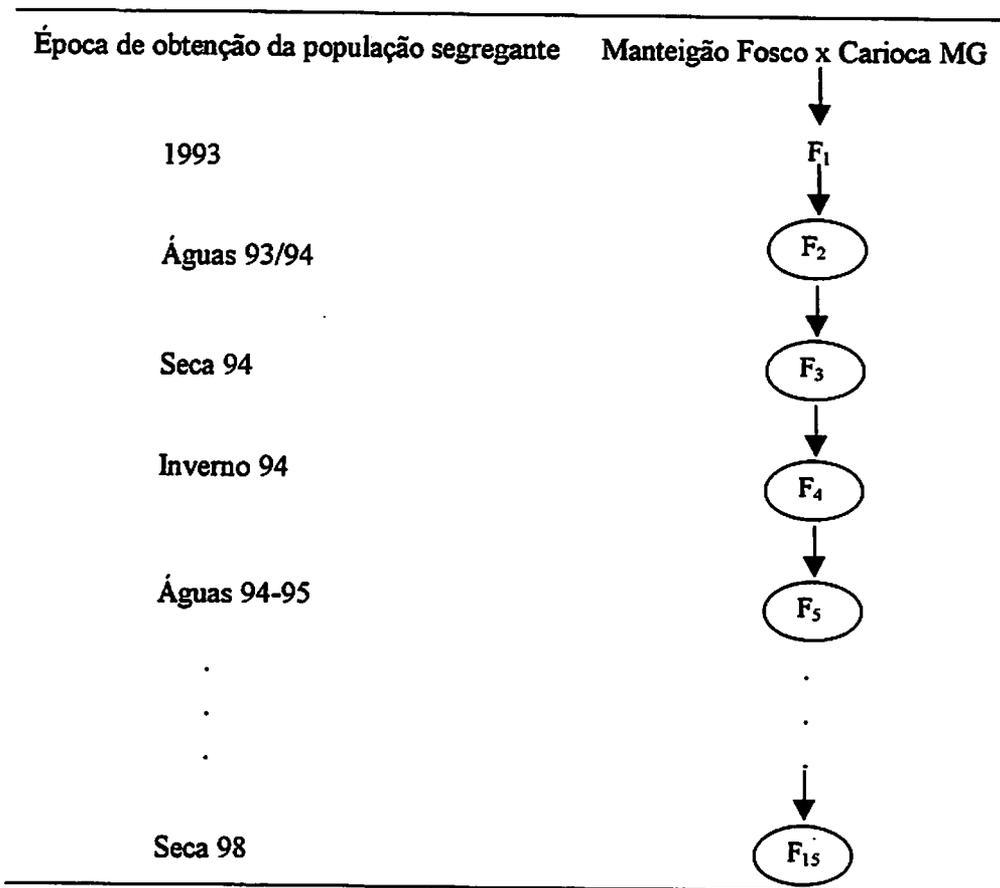


Figura 1. Épocas de obtenção das diferentes gerações para o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG.

3.4 Condução dos experimentos

Nas diferentes épocas de semeadura do feijoeiro na região, para cada população segregante foi conduzido um experimento em que as diversas gerações e os respectivos genitores constituíram os tratamentos. As gerações avaliadas de cada cruzamento, bem como as épocas de semeadura dos experimentos, são apresentadas na Tabela 6.

Tabela 6. Gerações utilizadas nos experimentos e a época de semeadura.

Cruzamento	Geração	Época de semeadura ¹
ESAL686 x Carioca MG	F ₂ a F ₇	Julho 95
ESAL686 x Ouro	F ₂ a F ₇	Julho 95
ESAL686 x Milionário	F ₂ a F ₇	Julho 95
ESAL686 x Carioca MG	F ₂ a F ₈	Novembro 95
ESAL686 x Ouro	F ₂ a F ₈	Novembro 95
ESAL686 x Milionário	F ₂ a F ₈	Novembro 95
ESAL686 x Carioca MG	F ₂ a F ₉	Fevereiro 96
ESAL686 x Ouro	F ₂ a F ₉	Fevereiro 96
ESAL686 x Milionário	F ₂ a F ₉	Fevereiro 96
Manteigão Fosco x Carioca MG	F ₂ a F ₁₃	Novembro 97
Manteigão Fosco x Ouro	F ₂ a F ₁₃	Novembro 97
Manteigão Fosco x Milionário	F ₂ a F ₁₃	Novembro 97
Manteigão Fosco x Carioca MG	F ₂ a F ₁₄	Fevereiro 98
Manteigão Fosco x Ouro	F ₂ a F ₁₄	Fevereiro 98
Manteigão Fosco x Milionário	F ₂ a F ₁₄	Fevereiro 98
Manteigão Fosco x Carioca MG	F ₂ a F ₁₅	Julho 98
Manteigão Fosco x Ouro	F ₂ a F ₁₅	Julho 98
Manteigão Fosco x Milionário	F ₂ a F ₁₅	Julho 98

¹ Julho: safra de inverno; novembro: safra das águas e fevereiro: safra da seca.

3.5 Delineamento experimental

O delineamento utilizado para a condução dos experimentos foi o de blocos casualizados com quatro repetições. Em todos os experimentos, cada parcela constituiu-se de quatro linhas, com 5 metros de comprimento, com espaçamento de 0,5 m entre linhas e 0,2 m entre plantas na linha.

3.6 Manejo da cultura

Os experimentos foram conduzidos com densidade de semeadura de 15 sementes por metro. Foi aplicada uma adubação equivalente a 400 kg/ha de fertilizante 4-14-8 de N, P₂O₅, K₂O na semeadura e 150 kg/ha de sulfato de amônio em cobertura, 20 dias após a emergência. Quando houve deficiência hídrica, a cultura recebeu irrigação suplementar por aspersão.

3.7 Características avaliadas

Hábito de crescimento: os dados do hábito de crescimento foram coletados após o florescimento. Amostraram-se cinquenta plantas por parcela, em duas repetições.

Produtividade de grãos: obteve-se a produtividade de grãos em gramas/parcela e, para efeito de análise, os dados foram transformados em kg/ha.

Peso de 100 grãos: para avaliação do peso de 100 grãos, foi realizada a pesagem, em gramas, de uma amostra de 100 grãos.

Resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*: para avaliar a reação das populações segregantes do cruzamento Manteigão Fosco x Ouro ao referido patógeno, foram utilizadas as gerações de F₂ a F₁₃. Esse cruzamento foi utilizado por serem os genitores contrastantes em relação a suscetibilidade à raça 89 de *C. lindemuthianum*. Foi retirada uma amostra de cinquenta sementes de cada geração, as quais foram semeadas em bandejas plásticas com solo esterilizado. Os genitores foram semeados em todas as bandejas como testemunhas. Sete dias após a emergência, as plantas foram inoculadas pulverizando-se uma suspensão do fungo com 1,2 x 10⁶ conídios/ml. Após a inoculação, as bandejas foram

cobertas com sacos plásticos para formar um câmara úmida e colocadas em uma câmara refrigerada com temperatura em torno de 20°C, com 12 horas de luz e 12 horas de escuro, por 72 horas. Após sete dias da inoculação, anotou-se a reação de cada planta individual, sendo consideradas aquelas sem sintoma como resistentes e as que apresentaram sintoma, como suscetível.

3.8 Análise estatística dos dados

3.8.1 Produtividade de grãos

Os dados de produtividade de grãos de cada experimento foram submetidos a análise de variância por época de semeadura, segundo o modelo estatístico, considerando como fixo todos os efeitos, exceto o erro experimental:

$$Y_{ij} = m + g_i + b_j + e_{ij}$$

em que:

Y_{ij} : valor observado na geração i na repetição j ;

m : média geral;

g_i : efeito da geração i , sendo $i = 1, 2, \dots, T$;

b_j : efeito do bloco j , sendo $j = 1, 2, 3$ e 4 ;

e_{ij} : é o erro experimental

Posteriormente, utilizando as gerações comuns foi efetuada a análise conjunta dos três cruzamentos envolvendo cada genitor precoce, considerando-se as três épocas e utilizando procedimento apresentado por Ramalho, Ferreira e Oliveira (2000).

Foi estimado o coeficiente de regressão linear (b) envolvendo o número da geração, variável independente (x) e a produtividade média de grãos, variável dependente (y). Estimou-se o ganho genético em porcentagem (G%) por geração pela expressão:

$$G\% = \frac{b_i}{\bar{F}_{2i}} \times 100,$$

em que:

b_i é o coeficiente de regressão linear obtido para a população i;

\bar{F}_{2i} é a média estimada da geração F_2 , pela equação de regressão obtida.

3.8.2 Peso de 100 grãos

No caso do peso de 100 grãos, estimou-se também o coeficiente de regressão linear de modo análogo ao da produtividade de grãos. Para comparar as estimativas do b das populações, utilizou-se o teste de t, segundo a expressão apresentada por Gomez e Gomez (1984):

$$t = \frac{\hat{b}_i - \hat{b}_j}{\sqrt{S_p^2 \left(\frac{1}{SQX_i} + \frac{1}{SQX_j} \right)}}; \text{ sendo}$$

$$S_p^2 = \frac{SQDR_i + SQDR_j}{GLDR_i + GLDR_j};$$

\hat{b}_i : estimativa do coeficiente de regressão da população i;

\hat{b}_j : estimativa do coeficiente de regressão da população j;

SQX_i : soma de quadrado das gerações da população i;

SQX_j : soma de quadrado das gerações da população j;

SQDR_i : soma de quadrado dos desvios da regressão da população i;

SQDR_j : soma de quadrado dos desvios da regressão da população j;

GLDR_i : graus de liberdade dos desvios da regressão da população i;

GLDR_j : graus de liberdade dos desvios da regressão da população j;

Teste t com (GLDR_i + GLDR_j) graus de liberdade.

3.8.3 Hábito de crescimento e reação ao *Colletotrichum lindemuthianum*

Para os caracteres hábito de crescimento e reação ao *Colletotrichum lindemuthianum*, que são qualitativos, efetuou-se um estudo da segregação utilizando-se o teste de qui-quadrado (χ^2) para se comparar as frequências observadas com as esperadas, nas diferentes gerações de endogamia (Ramalho, Santos e Pinto, 1989).

4 RESULTADOS

4.1 Cruzamentos envolvendo, como genitor feminino, a cultivar precoce ESAL686

4.1.1 Produtividade de grãos

As análises de variância por cruzamento nas safras do inverno, águas e seca estão apresentadas na Tabela 1A e as análises conjuntas dos três cruzamentos por safra na Tabela 2A. Verifica-se que, em todos os casos, a precisão experimental avaliada pelo coeficiente de variação (CV) foi boa, variando de 10,6% para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG na safra da seca, a 16,8% no cruzamento ESAL686 x Ouro, na safra do inverno. Somente no cruzamento ESAL686 x Carioca MG na safra de inverno não se constatou diferença significativa entre os tratamentos avaliados (Tabela 1A).

Na análise conjunta por safra, também não foi detectada diferença entre os tratamentos em todos os cruzamentos na safra de inverno e na seca para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG (Tabela 2A). A fonte de variação entre tratamentos foi decomposta no efeito de pais e entre gerações. O efeito de pais somente foi significativo na seca para os cruzamentos ESAL686 x Ouro e ESAL686 x Milionário e, na safra das águas, no cruzamento ESAL686 x Milionário. Já para fonte de variação gerações, na safra das águas nos três cruzamentos e na seca nos cruzamentos ESAL686 x Carioca MG e ESAL686 x Milionário foi detectada diferença significativa. O contraste pais versus gerações das populações segregantes foi significativo no inverno para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG, nas águas para todos os cruzamentos e na seca para os cruzamentos ESAL686 x Ouro e ESAL686 x Milionário (Tabela 2A).

O efeito de gerações foi decomposto em efeito linear e desvio da regressão para verificar o comportamento das populações segregantes com o decorrer das gerações. Constatou-se que a resposta às gerações foi linear apenas para o cruzamento ESAL686 x Milionário nas safras das águas e da seca e o desvio da regressão somente foi significativo na safra das águas para os três cruzamentos e na seca para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG (Tabela 2A). Observou-se também que ocorreu diferença significativa ($P \leq 0,01$) entre cruzamentos somente para a safra das águas.

Na Tabela 7 está apresentada a análise conjunta de safras e cruzamentos envolvendo as seis gerações comuns de condução das populações segregantes. Nota-se que a estimativa do CV (14,8%) foi boa, reforçando o que já foi mencionado, ou seja, que a característica foi avaliada com boa precisão experimental.

Para o efeito de safras observou-se diferença significativa ($P \leq 0,01$) (Tabela 7). A maior produtividade média foi obtida na safra da seca (2154 kg/ha) e a menor nas águas (1176 kg/ha) (Tabela 2A). Não se constatou diferença significativa entre os cruzamentos.

Constatou-se efeito significativo ($P \leq 0,01$) no desempenho dos pais (Tabela 7). Com exceção da safra das águas para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG, em todos os outros casos a cultivar precoce ESAL686, utilizada em todos os cruzamentos, apresentou menor produtividade que os demais genitores (Tabelas 8, 9 e 10). A produtividade média da 'ESAL686' na média de todos os experimentos foi de 1942 kg/ha (Tabela 11) e o desempenho médio dos pais 'Carioca MG', 'Ouro' e 'Milionário' foi de 2188 kg/ha, ou seja, a cultivar ESAL686 apresentou produtividade inferior à média dos outros genitores de 11%. O contraste entre pais versus populações segregantes foi significativo ($P \leq 0,01$), indicando que, na média dos nove experimentos, a produtividade dos pais foi diferente das populações segregantes (Tabela 11).

TABELA 7. Resumo da análise de variância conjunta, da produtividade de grãos (kg/ha) obtida na avaliação das populações segregantes de feijão e dos respectivos pais.

FV	GL	QM
Safras	2	30564913,96**
Tratamentos	23	519267,16**
Entre cruzamentos	2	162125,56
Entre pais versus populações segregantes	1	5979607,36**
Entre gerações das populações segregantes	5	590741,52**
Efeito linear	1	66179,52
Desvio da regressão	4	721881,40**
Cruzamentos x gerações das pop. segregantes	10	73452,16
Entre pais	5	390211,64**
Safras x tratamentos	46	94595,80
Safras x cruzamentos	4	203474,72*
Safras x pais versus populações segregantes	2	130280,56
Safras x gerações das populações segregantes	10	28860,96
Safras x gerações x cruzamentos	20	71979,08
Safras x pais	10	158875,40*
Erro	216	71700,42
Média		1815,36
CV (%)		14,75

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 8. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento ESAL 686 x Carioca MG.

Gerações	Inverno	Águas	Seca	Média geral
F ₂	2245,00	1364,59	2486,25	2031,95
F ₃	2005,00	987,54	2139,25	1710,60
F ₄	1977,50	994,29	2001,00	1657,60
F ₅	2022,50	920,90	1963,75	1635,72
F ₆	2015,00	1289,22	1997,50	1767,24
F ₇	2097,50	1060,73	2397,75	1851,99
F ₈	--	1068,23	2128,25	1598,24
F ₉	--	--	2127,25	2127,25
ESAL 686	2242,50	1420,71	2076,25	1913,15
Carioca MG	2622,50	1204,55	2177,75	2001,60

TABELA 9. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento ESAL 686 x Ouro.

Gerações	Inverno	Águas	Seca	Média geral
F ₂	2125,00	1139,09	2196,00	1820,03
F ₃	1850,00	987,09	1938,00	1591,70
F ₄	2137,50	962,76	2132,25	1744,18
F ₅	1952,50	771,76	1964,00	1562,75
F ₆	1927,50	843,45	1850,00	1540,32
F ₇	2257,50	1020,06	2215,75	1831,10
F ₈	--	1292,27	2131,25	1711,76
F ₉	--	--	2231,25	2231,25
ESAL 686	2190,00	1517,50	2380,50	2029,33
Ouro	2265,00	1623,30	2773,25	2220,52

TABELA 10. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento ESAL 686 x Milionário.

Gerações	Inverno	Águas	Seca	Média geral
F ₂	2545,00	1035,12	1944,75	1841,62
F ₃	2177,50	1103,76	1927,00	1736,09
F ₄	1995,00	1247,58	2054,50	1765,69
F ₅	1847,50	977,15	1618,50	1481,05
F ₆	2052,50	1054,31	1978,75	1695,19
F ₇	2197,50	1391,97	2153,25	1914,24
F ₈	--	1449,81	2196,00	1822,91
F ₉	--	--	2366,00	2366,00
ESAL 686	2095,00	1277,86	2275,50	1882,79
Milionário	2482,50	1736,41	2807,75	2342,22

Embora a interação safras x tratamentos não tenha sido significativa, no seu desdobramento, constatou-se que as interações safras x cruzamentos e safras x pais foram significativas ($P \leq 0,05$) (Tabela 7). Pode-se observar na Tabela 11 que a produtividade média do cruzamento ESAL686 x Milionário foi superior nas safras de inverno e das águas, e, na safra da seca, o cruzamento ESAL686 x Carioca MG foi o que apresentou maior produtividade, o que pode ser, provavelmente, a explicação para ter sido detectada diferença significativa para a interação safras x cruzamentos. O mesmo pode ser constatado para a interação safras x pais. A produtividade média do genitor ESAL686 foi menor na safra de inverno; nas águas e na seca quem apresentou menor produtividade foi o genitor Carioca MG (Tabela 11).

TABELA 11. Produtividade de grãos, em kg/ha, dos genitores e dos diferentes cruzamentos, nas três safras, dados médios das seis gerações (F₂ a F₇).

Cruzamentos	Inverno	Águas	Seca	Média
ESAL686 x Carioca MG	2060,42	1102,88	2164,25	1775,85
ESAL686 x Ouro	2041,67	954,04	2049,33	1681,68
ESAL686 x Milionário	2135,83	1134,98	1946,13	1738,98
Média	2079,31	1063,97	2053,24	1732,17
Pais				
ESAL686	2175,83	1405,36	2244,08	1941,76
Carioca MG	2622,50	1204,55	2177,75	2001,60
Ouro	2265,00	1623,30	2773,25	2220,52
Milionário	2482,50	1736,41	2807,75	2342,22
Média	2386,45	1492,41	2500,71	2126,52

A fonte de variação gerações foi significativa ($P \leq 0,01$), isto é, houve diferença na média das populações com o decorrer das autofecundações (Tabela 7). A geração F₂ foi a mais produtiva (1898 kg/ha) na média dos três cruzamentos e das três safras e a F₅ a de menor produtividade (1560 kg/ha) (Tabela 12). Contudo, a resposta não foi linear, ou seja, não se constatou tendência linear para explicar a resposta ao avanço das gerações. Isto pode ser confirmando pela significância do desvio da regressão, pois não ocorreu o ajustamento das médias ao modelo linear. O efeito linear explicou apenas 2% da soma de quadrado do efeito de gerações.

TABELA 12. Produtividade de grãos, em kg/ha, obtida nas diferentes gerações de endogamia, na média dos três cruzamentos e das três safras.

Gerações	Médias
F ₂	1897,87
F ₃	1679,46
F ₄	1722,49
F ₅	1559,84
F ₆	1667,58
F ₇	1805,78

4.1.2 Hábito de crescimento

O número de plantas com crescimento determinado e indeterminado nas populações segregantes F₂ a F₉ é apresentado na Tabela 13 para o cruzamento ESAL686 x Carioca MG, na Tabela 14 para o cruzamento ESAL686 x Ouro e Tabela 15 para ESAL686 x Milionário.

Considerando que este caráter é controlado por um gene, denominado Fin, com dominância do alelo que condiciona fenótipo indeterminado (Fin₋), a frequência esperada na geração F₂ seria de 3/4 indeterminado (Fin₋) para 1/4 determinado (finfin). Visando testar a hipótese de ajuste a essa proporção na geração F₂, verificou-se que em todos os cruzamentos o teste de qui-quadrado (χ^2) foi não significativo, possibilitando aceitar a hipótese formulada, concordando com o que foi encontrado na literatura.

TABELA 13. Freqüências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Carioca MG x ESAL 686 nas oito gerações avaliadas.

Gerações	Freqüências				χ^2_c	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	27,00	92,00	29,75	89,25	0,3389	0,8441
F ₃	28,00	89,00	43,87	73,13	9,1849	0,0101
F ₄	32,00	85,00	51,19	65,81	12,7897	0,0017
F ₅	17,00	97,00	53,44	60,56	46,7745	0,0000
F ₆	7,00	107,00	55,22	58,78	81,6645	0,0000
F ₇	9,00	106,00	56,60	58,40	78,8284	0,0000
F ₈	4,00	113,00	58,04	58,96	99,8462	0,0000
F ₉	5,00	115,00	59,77	60,23	99,9932	0,0000

Na geração F₃, na ausência de efeito da seleção natural, e considerando o controle genético mencionado, é esperado que 5/8 das plantas sejam indeterminadas (Fin_) e 3/8 determinadas (finfin). Testando essa hipótese, verificou-se que nos três casos o teste do ajustamento às proporções esperadas foi significativo. Utilizando o mesmo raciocínio para as demais gerações, observa-se que em todos os casos o teste foi significativo, isto é, não ocorreu a freqüência esperada.

TABELA 14. Frequências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Ouro x ESAL 686 nas oito gerações avaliadas.

Gerações	Frequências				χ^2	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	26,00	93,00	29,75	89,25	0,6303	0,7297
F ₃	33,00	86,00	44,63	74,37	4,8493	0,0850
F ₄	24,00	93,00	51,19	65,81	25,6760	0,0000
F ₅	22,00	98,00	56,25	63,75	39,2554	0,0000
F ₆	26,00	93,00	57,64	61,36	33,6830	0,0000
F ₇	18,00	101,00	58,57	60,43	55,3387	0,0000
F ₈	8,00	111,00	59,04	59,96	87,5710	0,0000
F ₉	10,00	110,00	59,77	60,23	82,5697	0,0000

Na geração F₉, por exemplo, das 120 plantas avaliadas, eram esperadas 60,23 de hábito indeterminado e 59,77 de hábito determinado. Verifica-se, contudo, que isto não ocorreu, pois apenas cinco plantas no caso do cruzamento ESAL686 x Carioca MG, dez plantas no cruzamento ESAL686 x Ouro e doze no ESAL686 x Milionário apresentaram hábito determinado. Esse resultado mostra que, com o avanço das gerações, as proporções observadas não se ajustaram às esperadas, indicando efeito da seleção natural.

TABELA 15. Frequências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Milionário x ESAL 686 nas oito gerações avaliadas.

Gerações	Frequências				χ_c^2	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	21,00	96,00	29,25	87,75	3,1026	0,2119
F ₃	28,00	91,00	44,63	74,37	9,9153	0,0070
F ₄	20,00	97,00	51,19	65,81	33,7862	0,0000
F ₅	16,00	101,00	54,84	62,16	51,7769	0,0000
F ₆	18,00	98,00	56,19	59,81	50,3413	0,0000
F ₇	19,00	97,00	57,09	58,91	50,0416	0,0000
F ₈	7,00	113,00	59,53	60,47	91,9857	0,0000
F ₉	12,00	108,00	59,77	60,23	76,0669	0,0000

4.1.3 Peso de 100 grãos

Embora não fosse realizada análise de variância para essa característica, pois os dados foram obtidos sem repetições, o peso médio de 100 grãos variou de 23,4 g para o cruzamento ESAL686 x Ouro a 21,6 g para o cruzamento ESAL686 x Milionário (Tabela 16). Observou-se que houve nítida tendência de redução do peso com o avanço das gerações nos três cruzamentos. Veja, por exemplo, que na geração F₂ do cruzamento ESAL686 x Ouro, o peso de 100 grãos era de 31,1 g e já na geração F₉ passou para 19,4 g. A equação de regressão linear obtida comprovou esse fato. A estimativa do coeficiente de regressão (b) foi negativo e diferente de zero em todos os casos (Tabela 16).

TABELA 16. Peso de 100 grãos (g) dos três cruzamentos nas gerações 9 avaliadas.

Gerações	ESAL 686 x Carioca MG	ESAL 686 x Ouro	ESAL 686 x Milionário
F ₂	25,50	31,05	22,89
F ₃	24,37	23,62	22,73
F ₄	25,06	24,45	23,21
F ₅	21,94	22,42	20,65
F ₆	21,48	21,17	21,27
F ₇	20,87	20,53	20,14
F ₈	20,04	24,44	21,44
F ₉	21,27	19,35	20,70
Média	22,57	23,38	21,63
b	-0,77a*	-1,08a	-0,36b
R ² (%)	80	54	58

* Na linha, os valores de b seguidos pela mesma letra, não diferem entre si a 5% pelo teste de t.

A estimativa de b do cruzamento ESAL686 x Milionário ($b = -0,36$) foi estatisticamente inferior à obtida nos dois outros cruzamentos. Isso indica que, para essa população, o efeito do avanço das gerações, no peso dos grãos foi menos pronunciado. No caso do cruzamento ESAL686 x Ouro, a estimativa de b foi de $-1,08$, ou seja, um valor três vezes superior ao obtido para o cruzamento mencionado anteriormente. Na média dos três cruzamentos, $b = -0,74g$. Tomando como referência o peso médio de 100 grãos na geração F₂ (26,5g), o decréscimo no tamanho dos grãos foi de 2,8% por geração.

4.2 Cruzamentos envolvendo como genitor feminino a cultivar precoce Manteigão Fosco.

4.2.1 Produtividade de grãos (kg/ha)

Na Tabela 3A estão apresentadas as análises de variância por cruzamento nas safras das águas, seca e inverno. Na Tabela 4A estão as análises conjuntas dos três cruzamentos por safra. Observe que, em todos os casos, a precisão experimental avaliada pelo coeficiente de variação (CV) foi boa. A estimativa do CV variou de 9,3% para o cruzamento Manteigão Fosco x Milionário na safra da seca a 19,4% no cruzamento Manteigão Fosco x Ouro, na safra do inverno.

Em todos os casos, constatou-se diferença significativa ($P \leq 0,01$) entre os tratamentos avaliados (Tabela 3A). Na análise conjunta por safra, também foi detectada diferença significativa entre tratamentos em todos os cruzamentos (Tabela 4A). Nesse caso, a fonte de variação tratamentos foi decomposta no efeito de pais e entre gerações. Somente o efeito de pais para o cruzamento Manteigão Fosco x Ouro no inverno foi não significativo. O contraste pais versus gerações só foi significativo no inverno para o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG e nas águas para o cruzamento Manteigão Fosco x Milionário (Tabela 4A).

Para verificar a resposta ao efeito de gerações ela foi desdobrada em efeito linear e desvio da regressão. Observou-se que a resposta às gerações foi linear em todos os casos e o desvio da regressão só foi significativo no cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG na safra do inverno, no cruzamento Manteigão Fosco x Ouro na seca e no inverno e no Manteigão Fosco x Milionário nas águas (Tabela 4A). Constatou-se também que ocorreu diferença significativa entre cruzamentos ($P \leq 0,01$).

A análise conjunta de safras e cruzamentos envolvendo as 12 gerações comuns de condução das populações segregantes está apresentada na Tabela 17. Chama a atenção inicialmente a estimativa do CV (14,6%) indicando, como já mencionado, boa precisão experimental na avaliação dessa característica.

Constatou-se diferença significativa ($P \leq 0,01$) para o efeito de safras (Tabela 17). A maior produtividade média foi obtida na safra da seca (2052 kg/ha) e a menor nas águas (1506 kg/ha) (Tabela 4A). De modo análogo, também foi constatada diferença ($P \leq 0,01$) entre os cruzamentos. A maior produtividade média foi obtida no cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG (1875 kg/ha) e a menor no cruzamento Manteigão Fosco x Ouro (1661 kg/ha).

Observou-se diferença ($P \leq 0,01$) no desempenho médio dos pais (Tabela 17). Em todos os casos, a cultivar precoce Manteigão Fosco, utilizada em todos os cruzamentos, apresentou menor produtividade que os demais genitores (Tabelas 18, 19, 20). A produtividade média da 'Manteigão Fosco' na média de todos os experimentos foi de 1261 kg/ha (Tabela 21), ao passo que o desempenho médio dos pais Carioca MG, Ouro e Milionário foi de 2087 kg/ha, isto é, a cultivar precoce apresentou produtividade 39,6% inferior à média dos outros genitores. O contraste pais versus populações segregantes foi significativo ($P \leq 0,01$), indicando que na média dos nove experimentos a produtividade média dos pais foi diferente das populações segregantes (Tabela 21).

Chama a atenção a significância ($P \leq 0,01$) da fonte de variação gerações. Isso indica que a produtividade média das populações segregantes nas diferentes gerações foi diferente. O melhor desempenho médio ocorreu na geração F_{12} (2184 kg/ha) e o pior na F_3 (1385 kg/ha) (Tabela 22). No desdobramento dessa fonte de variação, o efeito linear foi significativo ($P \leq 0,01$), indicando que a resposta ao avanço das gerações pode ser explicada por uma equação linear (Tabela 17). Contudo, o desvio do modelo também foi significativo, porém, ele explicou apenas 10% da soma de quadrados do efeito de gerações.

TABELA 17. Resumo da análise de variância conjunta, da produtividade de grãos (kg/ha), obtida na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais.

FV	GL	QM
Safras	2	11593629,80**
Tratamentos	41	1202579,48**
Entre cruzamentos	2	1801472,08**
Entre pais versus populações segregantes	1	591572,40**
Entre gerações das populações segregantes	11	2695516,24**
Efeito linear	1	26680949,28**
Desvio da regressão	10	296971,20**
Cruzamentos x gerações das populações segregantes	22	80384,92
Entre pais	5	2686440,72**
Safras x tratamentos	82	302686,44**
Safras x cruzamentos	4	3952777,36**
Safras x pais versus populações segregantes	2	49647,32
Safras x gerações das populações segregantes	22	122788,48**
Safras x gerações das pop. segreg. x cruzamentos	44	119727,28**
Safras x pais	10	167720,04**
Erro	378	66616,09
Media		1762,43
CV(%)		14,64

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 18. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento Carioca MG x Manteigão Fosco.

Gerações	Águas	Seca	Inverno	Média geral
F ₂	1180,00	1557,00	2245,00	1660,67
F ₃	1402,50	1690,50	1735,00	1609,33
F ₄	1355,00	1708,50	1740,00	1601,17
F ₅	1207,50	1671,00	2205,00	1694,50
F ₆	1490,00	2174,00	1850,00	1838,00
F ₇	1650,00	1871,50	2650,00	2057,17
F ₈	1567,50	1788,00	2137,50	1830,83
F ₉	1747,50	2002,50	1950,00	1900,00
F ₁₀	1907,50	1819,50	2237,50	1988,17
F ₁₁	1905,00	1992,00	2737,50	2211,50
F ₁₂	1832,50	2249,50	2630,00	2237,33
F ₁₃	1757,50	2158,00	2502,50	2139,33
F ₁₄	--	2095,00	2317,50	2206,33
F ₁₅	--	--	2865,00	2865,00
Manteigão Fosco	1022,50	1481,50	1550,00	1351,33
Carioca MG	1940,00	2066,00	2367,50	2124,50

Embora a interação cruzamentos x gerações não fosse significativa, indicando que o efeito de gerações foi consistente para os diferentes cruzamentos, foram obtidas as equações de regressão linear por cruzamento (Figura 2). Em todos os casos, as estimativas dos coeficientes de determinação (R^2) foram altas, superiores a 82%, indicando que ocorreu um bom ajustamento dos dados à reta de regressão. Depreende-se que, em todos os casos, a resposta, em produtividade de grãos, nas doze gerações pode ser explicada pela equação linear, o que concorda com o resultado do teste de F para a interação mencionada

anteriormente. Os coeficientes de regressão linear (b) foram positivos e diferentes de zero, porém, não diferentes entre si, e que eles variaram de 58,1 kg/ha, cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG a 82,2 kg/ha, Manteigão Fosco x Milionário. Considerando a estimativa do b dos três cruzamentos (b = 72,0 kg/ha) em relação à produtividade média estimada da geração F₂ (1381 kg/ha), pela equação de regressão, apresentando assim, um acréscimo médio de 5,2% na produtividade de grãos por geração.

TABELA 19. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento Ouro x Manteigão Fosco.

Gerações	Águas	Seca	Inverno	Média geral
F ₂	1040,00	1881,50	1287,50	1403,00
F ₃	1065,00	1624,00	905,00	1198,00
F ₄	887,50	1799,50	1470,00	1385,67
F ₅	1052,50	1779,50	1222,50	1351,50
F ₆	1232,50	1758,00	1217,50	1402,67
F ₇	1520,00	2237,00	1772,50	1843,17
F ₈	1502,50	2141,00	1642,50	1762,00
F ₉	1285,00	2323,00	1850,00	1819,33
F ₁₀	1640,00	2325,50	1842,50	1936,00
F ₁₁	1665,00	2211,00	1657,50	1844,50
F ₁₂	1792,50	2706,50	1912,50	2137,17
F ₁₃	1697,50	2662,50	1452,50	1937,50
F ₁₄	--	2342,00	1670,00	2006,00
F ₁₅	--	--	1777,50	1777,50
Manteigão Fosco	1017,50	1678,00	1295,00	1330,17
Ouro	1560,00	2488,50	1657,50	1902,00

TABELA 20. Produtividade média de grãos, em kg/ha, obtida nas gerações de endogamia do cruzamento Milionário x Manteigão Fosco.

Gerações	Águas	Seca	Inverno	Média geral
F ₂	1085,00	1766,00	1387,50	1412,83
F ₃	1182,50	1498,50	1360,00	1347,00
F ₄	1175,00	1893,50	1294,25	1454,25
F ₅	1272,50	1606,50	1405,00	1428,00
F ₆	1402,50	1928,50	1392,50	1574,50
F ₇	1927,50	2044,00	1627,50	1866,33
F ₈	1800,00	2212,50	1527,50	1846,67
F ₉	1855,00	2312,00	1547,50	1904,83
F ₁₀	1912,50	2563,00	1587,50	2021,00
F ₁₁	1820,00	2442,50	1640,00	1967,50
F ₁₂	2122,50	2532,50	1880,00	2178,33
F ₁₃	2080,00	2650,50	1827,50	2186,00
F ₁₄	--	2601,00	2025,00	2313,00
F ₁₅	--	--	1812,50	1812,50
Manteigão Fosco	737,50	1457,50	1112,50	1102,50
Milionário	1952,50	2544,50	2210,00	2235,67

Chama a atenção também, na Figura 2, o desempenho médio das populações segregantes em relação aos dois genitores. Na geração F₂, a média das populações segregantes foi semelhante à do pai precoce, de menor produtividade, como já mencionado. Com o avanço das gerações, as populações aumentaram a sua produtividade e, já a partir de F₁₀, as médias foram muito semelhantes aos genitores de ciclo normal.

Das interações envolvendo as safras, apenas safras x pais versus populações segregantes foi não significativa (Tabela 17). A interação safras x

cruzamentos significativa indica que o desempenho médio dos cruzamentos não foram consistentes nas diferentes safras. Os cruzamentos Manteigão Fosco x Milionário e Manteigão Fosco x Ouro apresentaram maior produtividade média nas safras da seca e no inverno o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG foi superior em produtividade (Tabela 21).

TABELA 21. Produtividade de grãos, em kg/ha, dos genitores e dos diferentes cruzamentos, nas três safras, dados médios das seis gerações (F₂ a F₁₃).

Cruzamentos	Águas	Seca	Inverno	Média
Manteigão Fosco x Carioca MG	1583,54	1890,17	2218,29	1897,33
Manteigão Fosco x Ouro	1365,00	2120,75	1519,38	1668,38
Manteigão Fosco x Milionário	1636,25	2120,83	1539,73	1765,60
Média	1528,26	2043,92	1759,13	1777,10
Pais				
Manteigão Fosco	925,83	1539,00	1319,17	1261,33
Carioca MG	1940,00	2066,00	2367,50	2124,50
Ouro	1560,00	2488,50	1657,50	1902,00
Milionário	1952,50	2544,50	2210,00	2235,67
Média	1594,58	2159,50	1888,54	1880,88

A fonte de variação safras x gerações foi significativa, indicando que a resposta das gerações nas diferentes safras não foi consistente (Tabela 17). Para melhor explicar essa interação, obteve-se uma equação de regressão linear da resposta da produtividade de grãos (y) nas diferentes gerações (x), para cada uma das safras (Figura 3). Nota-se que o coeficiente de regressão (b) foi positivo diferente de zero em todos os casos. Contudo, a resposta às gerações variou

entre as safras. A estimativa do b da regressão linear foi de 80,3 kg/ha na safra das águas e de apenas 56,1 kg/ha no inverno, indicando que a resposta ao efeito das gerações foi mais pronunciado quando os experimentos foram conduzidos na safra das águas.

TABELA 22. Produtividade de grãos, em kg/ha, obtida nas diferentes gerações de endogamia, na média dos três cruzamentos e das três safras.

Gerações	Médias
F ₂	1492,17
F ₃	1384,78
F ₄	1480,36
F ₅	1491,33
F ₆	1605,06
F ₇	1922,22
F ₈	1813,17
F ₉	1874,72
F ₁₀	1981,72
F ₁₁	2007,83
F ₁₂	2184,28
F ₁₃	2087,61

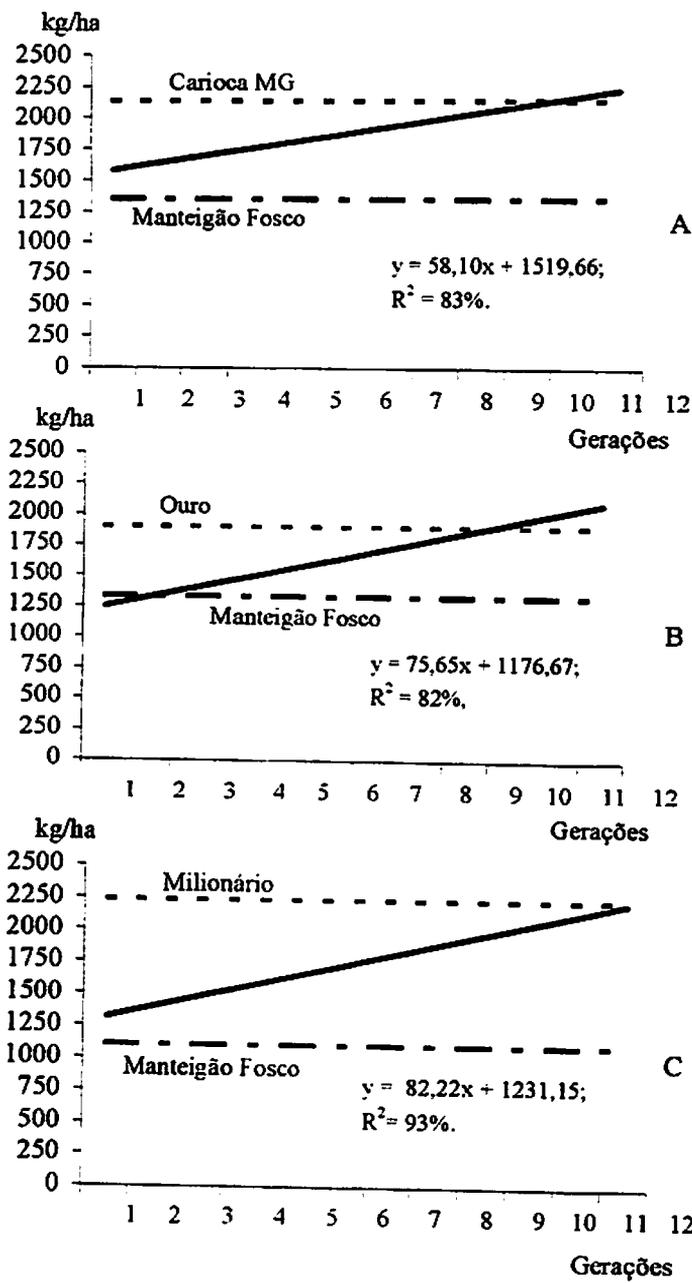


FIGURA 2. Equações de regressão linear entre o número de gerações de autofecundação ($F_2=1$ a $F_{13}=12$) e a produtividade de grãos (kg/ha) para os três cruzamentos (A: Manteigão Fosco x Carioca MG; B: Manteigão Fosco x Ouro e C: Manteigão Fosco x Milionário).

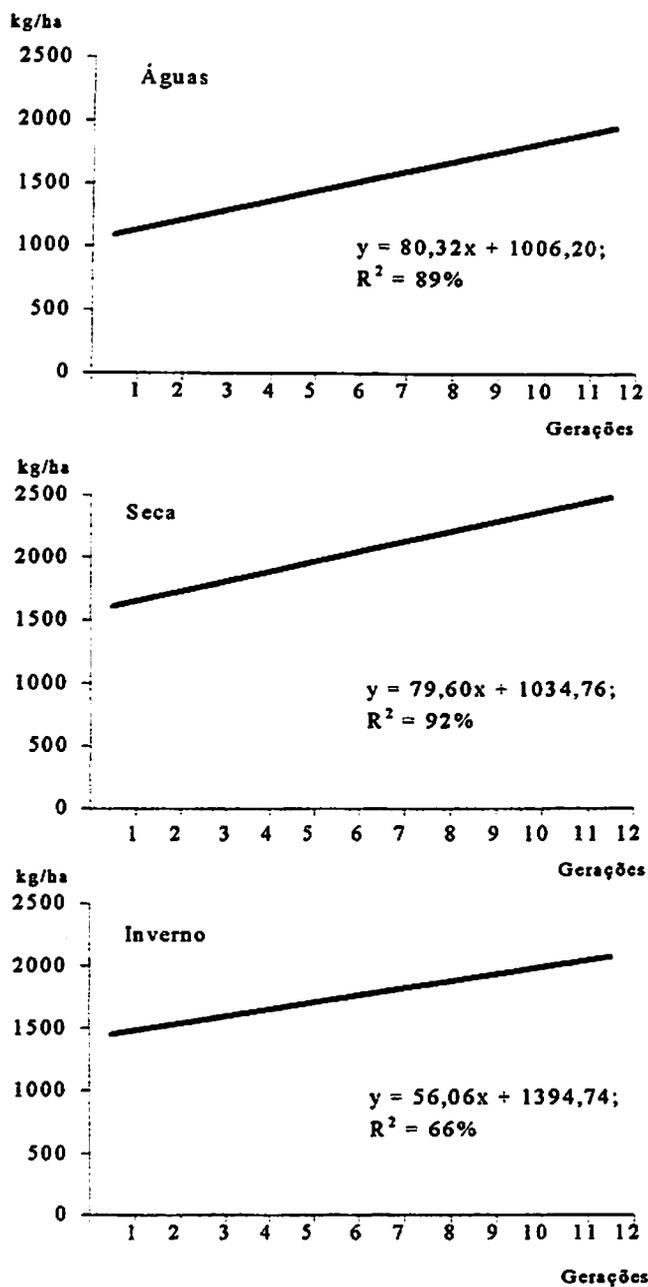


FIGURA 3. Equações de regressão linear entre o número de gerações de autofecundação ($F_2=1$ a $F_{13}=12$) e a produtividade de grãos (kg/ha) para as três safras.

4.2.2 Hábito de crescimento

O número de plantas com crescimento determinado e indeterminado nas populações segregantes F₂ a F₁₃ é apresentado na Tabela 23 para o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG, na Tabela 24 para Manteigão Fosco x Ouro e na Tabela 25 para Manteigão Fosco x Milionário.

TABELA 23. Frequências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG nas 13 gerações avaliadas.

Gerações	Frequências				χ^2_c	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	29	71	25,00	75,00	0,2933	0,8636
F ₃	20	80	37,50	62,50	13,0667	0,0015
F ₄	27	73	43,75	56,25	11,4006	0,0033
F ₅	13	87	46,88	53,12	46,0937	0,0000
F ₆	19	81	48,44	51,56	34,7023	0,0000
F ₇	9	91	49,22	50,78	64,7207	0,0000
F ₈	7	93	49,61	50,39	72,6279	0,0000
F ₉	6	94	49,80	50,19	76,7563	0,0000
F ₁₀	5	95	49,90	50,10	80,6459	0,0000
F ₁₁	4	96	49,95	50,05	84,4589	0,0000
F ₁₂	3	97	49,98	50,02	88,2848	0,0000
F ₁₃	1	99	49,99	50,01	96,0008	0,0000

Como já foi mencionado para os outros experimentos, o caráter é controlado por um gene (Fin), com dominância do alelo que condiciona fenótipo indeterminado (Fin). Testando também a hipótese de ajuste, a proporção de 3/4 (Fin_) e 1/4(finfin) na geração F₂, verificou-se que em todos os cruzamentos o teste de qui-quadrado (χ^2) foi não significativo, possibilitando aceitar a hipótese formulada e concordando com os resultados anteriormente citados.

TABELA 24. Frequências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Manteigão Fosco x Ouro nas 13 gerações avaliadas.

Gerações	Frequências				χ^2	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	25	75	25,00	75,00	0,0000	1,0000
F ₃	19	81	37,50	62,50	14,6027	0,0007
F ₄	9	91	43,75	56,25	49,0692	0,0000
F ₅	22	78	46,88	53,12	39,7731	0,0000
F ₆	10	90	48,44	51,56	59,1629	0,0000
F ₇	6	94	49,22	50,78	74,7369	0,0000
F ₈	5	95	49,61	50,39	79,6069	0,0000
F ₉	6	94	49,80	50,19	76,7639	0,0000
F ₁₀	1	99	49,90	50,10	95,6488	0,0000
F ₁₁	5	95	49,95	50,05	80,8202	0,0000
F ₁₂	2	98	49,98	50,02	92,0832	0,0000
F ₁₃	1	99	49,99	50,01	96,0000	0,0000

Na ausência de seleção natural, na geração F₃, como já foi comentado, é esperado 5/8 das plantas com hábito indeterminando e 3/8 determinado. Neste caso também, testando a hipótese de ajuste à proporção referida, observou-se que, nos três casos, o teste do ajustamento foi significativo. Isso também ocorreu para as outras gerações, constatando, assim, que não ocorreu a segregação esperada.

TABELA 25. Frequências observadas e esperadas de plantas de hábito de crescimento determinado (D) e indeterminado (I) do cruzamento Manteigão Fosco x Milionário nas 13 gerações avaliadas.

Gerações	Frequências				χ_c^2	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	D	I	D	I		
F ₂	23	77	25,00	75,00	0,2133	0,8988
F ₃	22	78	37,50	62,50	10,2507	0,0059
F ₄	19	81	43,75	56,25	24,8914	0,0000
F ₅	10	90	46,88	53,12	54,6180	0,0000
F ₆	5	95	48,44	51,56	75,5549	0,0000
F ₇	1	99	49,22	50,78	93,0284	0,0000
F ₈	3	97	49,61	50,39	86,9040	0,0000
F ₉	2	98	49,80	50,19	91,4141	0,0000
F ₁₀	1	99	49,90	50,10	95,6546	0,0000
F ₁₁	0	100	49,95	50,05	99,8032	0,0000
F ₁₂	2	98	49,98	50,02	92,0832	0,0000
F ₁₃	3	97	49,99	50,01	88,3224	0,0000

Na geração F_{13} , por exemplo, das 100 plantas avaliadas, eram esperadas 50,01 de hábito indeterminado e 49,99 de hábito determinado. No entanto, isso não ocorreu, pois apenas uma planta no caso dos cruzamentos Manteigão Fosco x Ouro e Manteigão Fosco x Carioca MG apresentou hábito determinado e três plantas no caso do Manteigão Fosco x Milionário. Esse resultado mostra que, com o avanço das gerações as proporções observadas não se ajustaram à esperada, indicando efeito da seleção natural.

4.2.3 Peso de 100 grãos

Do mesmo modo como para os cruzamentos nos quais o genitor feminino era a cultivar ESAL686, o peso de 100 grãos teve uma nítida tendência de redução com o avanço das gerações nos três cruzamentos (Tabela 26). O peso médio de 100 grãos variou de 25,0 g para o cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG a 21,8 g para o cruzamento Manteigão Fosco x Milionário. Observe que, na geração F_2 do cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG, por exemplo, o peso de 100 grãos era de 32,7 g e passou para 21,0 g na geração F_{13} .

A estimativa da equação de regressão linear também comprova esse fato. Em todos os casos, o coeficiente de regressão linear (b) foi negativo e diferente de zero (Tabela 26). A menor estimativa de resposta do peso de 100 grãos ocorreu no cruzamento Manteigão Fosco x Ouro ($b = -0,60$). Nota-se que o b neste cruzamento diferiu estatisticamente pelo teste de t a nível de 5%, das estimativas de b dos outros cruzamentos (Tabela 26). Em média, o coeficiente de regressão linear foi de $-0,79$ g, ou seja, em relação ao peso médio de 100 grãos da geração F_2 (29,8 g), o decréscimo no tamanho dos grãos com o avanço das gerações de autofecundação foi de 2,7% por geração, ou seja, valor bem semelhante ao que ocorreu nos cruzamentos, nos quais o genitor feminino era a 'ESAL686'.

TABELA 26. Peso de 100 grãos (g) dos três cruzamentos nas 13 gerações avaliadas.

Gerações	Manteigão Fosco x Carioca MG	Manteigão Fosco x Ouro	Manteigão Fosco x Milionário
F ₂	32,67	28,97	27,83
F ₃	29,01	26,53	25,06
F ₄	28,74	25,49	25,81
F ₅	26,17	23,69	24,46
F ₆	25,32	23,86	21,90
F ₇	24,40	23,47	20,16
F ₈	23,36	23,39	20,10
F ₉	22,95	23,31	20,06
F ₁₀	22,57	21,77	19,92
F ₁₁	22,43	21,54	18,93
F ₁₂	21,68	21,27	18,79
F ₁₃	21,01	21,17	18,35
Média	25,03	23,71	21,78
b	-0,93a*	-0,60b	-0,83a
R ² (%)	89	86	88

* Na linha, os valores b seguidos pela mesma letra, não diferem entre si a 5% pelo teste de t.

4.4 Resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*

O controle genético da resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* a raça 89 é monogênico com dominância do alelo que condiciona a resistência. Portanto, são válidas as mesmas observações feitas com relação ao hábito de

crescimento, no que se refere às proporções fenotípicas esperadas. Veja que, considerando o cruzamento Manteigão Fosco x Ouro em que foi efetuada a inoculação artificial do patógeno, ao contrário do ocorrido para o hábito de crescimento, em todas as gerações o teste de χ^2 foi não significativo, exceto na geração F₅ (Tabela 27). Isso indica que, na quase totalidade dos casos, as freqüências observadas se ajustaram às freqüências esperadas baseada na segregação monogênica com sucessivas gerações de autofecundação.

TABELA 27. Freqüências observadas e esperadas de plantas resistentes (R) e suscetíveis (S) ao patógeno *Colletotrichum lindemuthianum* para o cruzamento Manteigão Fosco x Ouro nas 13 gerações avaliadas.

Gerações	Freqüências				χ^2_c	Probabilidade
	Observadas		Esperadas			
	R	S	R	S		
F ₂	70	24	70,50	23,50	0,0005	0,9973
F ₃	60	24	52,50	31,50	2,8571	0,2396
F ₄	49	21	39,38	30,62	5,3778	0,0679
F ₅	69	28	51,53	45,47	12,6330	0,0018
F ₆	43	30	37,64	35,36	1,5750	0,4549
F ₇	52	48	50,78	49,22	0,0594	0,9707
F ₈	47	52	49,89	49,11	0,3370	0,8449
F ₉	54	42	48,19	47,81	1,4080	0,4946
F ₁₀	47	47	47,09	46,91	0,0004	0,9998
F ₁₁	41	49	45,04	44,91	0,7355	0,6923
F ₁₂	44	51	47,52	47,49	0,5206	0,7708
F ₁₃	40	58	49,02	49,14	3,3110	0,1909

5 DISCUSSÃO

O sucesso de qualquer avaliação depende da precisão experimental, pois experimentos precisos proporcionam segurança nas inferências que serão realizadas. Nesses experimentos, houve diferenças na precisão experimental avaliada pelo coeficiente de variação. Contudo, a média dos CV% dos 18 experimentos realizados ficou em torno de 14%, comparável ao que tem sido relatado para a cultura do feijoeiro (Abreu et al., 1994 e Marques Júnior, 1997).

Nas regiões sul do estado de Minas Gerais, a cultura do feijoeiro pode ser cultivada três vezes no ano, ou seja, três safras: águas, seca e inverno. Contudo, há uma enorme variação nas condições ambientais em cada uma delas. Naquela que é denominada safra das águas, semeadura em outubro-novembro, que coincide com temperaturas mais elevadas, o fator limitante é normalmente o excesso de precipitação no momento da colheita, causando, em muitos casos, consideráveis perdas na produção de grãos e depreciando o produto colhido. Já para a safra da seca, semeadura em fevereiro-março, as temperaturas são normalmente altas por ocasião da semeadura e no início do desenvolvimento, reduzindo a partir do florescimento. Nesse caso, a água é um fator limitante, pois o ciclo da cultura coincide com o final do período chuvoso na região. E, por último, tem-se a safra de inverno, com semeadura em julho-agosto. Ao contrário do que ocorre na safra da seca, as temperaturas são normalmente baixas no início do cultivo, inclusive atrasando o desenvolvimento, porém, crescentes com o decorrer do ciclo. Nesse período, praticamente não chove, havendo necessidade de que a cultura seja irrigada.

Diferença significativa entre as safras foi detectada tanto nos cruzamentos envolvendo como genitor feminino a cultivar ESAL686, quanto com a Manteigão Fosco (Tabelas 7 e 17). Notou-se que as menores produtividades ocorreram nos experimentos conduzidos no período das águas

(Tabelas 2A e 4A), em função das temperaturas mais elevadas e excesso de chuva no momento da colheita.

Como há variação ambiental acentuada entre safras, como já mencionado, essa é uma condição para que ocorra interação de safras x tratamentos. Contudo, somente no caso em que o genitor precoce foi o Manteigão Fosco, essa interação foi detectada (Tabelas 17 e 21). A ocorrência de interação genótipos x safras é comum na cultura do feijoeiro na região (Ramalho, Abreu e Santos, 1998; Takeda, Santos e Ramalho, 1991; Abteu et al., 1990).

As gerações foram avançadas em épocas diferentes. Assim, a geração F_2 para os seis cruzamentos foi obtida na safra das águas no ano agrícola de 1993/1994, a F_3 na seca, a F_4 no outono/inverno e assim sucessivamente, tendo a última geração - F_{15} - sido obtida na seca em 1998. No caso dos cruzamentos envolvendo a linhagem ESAL686, cujas avaliações ocorreram a partir de julho de 1995, o tempo decorrido entre o momento de obter a geração F_2 e a sua avaliação foi de apenas dois anos. As sementes foram armazenadas em câmara fria e com umidade de aproximadamente 40%. Nessas condições e em apenas dois anos, não é esperada diferença expressiva no vigor das sementes em função do tempo de armazenamento. Nas populações segregantes envolvendo Manteigão Fosco, a geração F_2 , por exemplo, foi avaliada quatro anos após, podendo-se imaginar que o tempo de armazenamento poderia afetar a germinação e o vigor das sementes, o que poderia dificultar as inferências a serem feitas. Contudo, o vigor e o poder germinativo das sementes nas diferentes gerações foram avaliados e não foi encontrada diferença significativa (Siqueira et al., 2000). Assim, pôde-se inferir que a idade das sementes provavelmente não exerceu nenhuma influência no desempenho da cultura.

Quando se avança as populações pelo método do 'bulk', a principal desvantagem é atribuída à perda de alelos favoráveis, devido à amostragem

deficiente (Fehr, 1987; Kervella e Fouilloux, 1992). Considerando, por exemplo, onze genes segregando, um por cromossomo do feijoeiro e conseqüentemente com distribuição independentemente, a probabilidade de ocorrência de um indivíduo com todos os alelos favoráveis em homozigose em F_2 seria de $(1/4)^{11}$, ou seja, um indivíduo em 4.194.304. No entanto, o importante não são apenas os homozigotos, pois a seleção não será efetuada nessa geração. Assim, interessam tanto os homozigotos como os heterozigotos. Nesse caso, a probabilidade de ocorrência do indivíduo desejado passa a ser $(3/4)^{11}$, isto é, um em 23,7 indivíduos. Assim, com uma população bem pequena, em F_2 é possível manter todos os alelos desejáveis.

Com o decorrer das autofecundações, a freqüência de homozigotos aumenta e a de heterozigotos diminui. Em função desse fato, o número de plantas necessário para manter todos os alelos em homozigose ou heterozigose aumenta. Em F_3 seria de $(5/8)^{11}$, ou seja, um em 175,92 indivíduos e assim por diante. Na F_∞ , esse número se iguala, pois não mais ocorrerão heterozigotos e a freqüência de indivíduos com todos os alelos favoráveis será fornecida por $(1/2)^{11}$, isto é, um indivíduo em 2.048.

Na literatura não há muita informação a respeito do número de indivíduos a serem utilizados no avanço das gerações pelo método do 'bulk'. Nos diferentes programas de melhoramento do feijoeiro é recomendado o emprego de 1.000 a 2.000 indivíduos. Para se avaliar as populações em condições semelhantes à utilizada na prática, nesse trabalho cada geração das populações segregantes continha 1.280 plantas, ou seja, um número bem superior ao necessário para manter os alelos favoráveis nas gerações iniciais, considerando a segregação de 11 genes. Entretanto, como o número de genes envolvidos provavelmente é maior que esse, há certamente perda de alelos durante o avanço das gerações. Vale salientar, entretanto, que essa perda é esperada em qualquer método de condução das populações segregantes.

Como originalmente proposto, no método do 'bulk' a população segregante é conduzida sem seleção até a geração F_6 ou F_7 , quando então são obtidas famílias das melhores plantas para posterior avaliação, normalmente utilizando experimentos com repetições (Allard, 1971; Fehr, 1987; Borém, 1997). No presente trabalho, a avaliação dos cruzamentos envolvendo a linhagem precoce ESAL686 foi realizada utilizando as populações de F_2 a F_7 , comuns a todos os experimentos. Portanto, o mesmo número de gerações preconizado pelo método. No caso dos cruzamentos envolvendo o Manteigão Fosco, para permitir maior tempo de ação da seleção natural, o avanço das gerações foi postergado até a F_{15} .

Nas populações segregantes envolvendo a 'ESAL686', não ocorreu diferença significativa para os cruzamentos e para a interação cruzamentos x gerações (Tabela 7). Contudo, houve diferença entre o desempenho médio das gerações segregantes (Tabela 7). Infere-se, então, que a média das populações segregantes variou com as gerações, sendo o comportamento consistente nos diferentes cruzamentos. Observou-se também que as alterações na produtividade de grãos com o avanço das gerações não foi explicada por meio de uma equação linear (Tabela 7).

A maior produtividade ocorreu na geração F_2 (Tabela 12). Como a ocorrência de interação alélica de dominância para a produção de grãos na cultura do feijoeiro já foi relatada em alguns trabalhos (Santos, 1984; Souza e Ramalho, 1995), a redução na produtividade seria esperada com o aumento da endogamia. Contudo, como já comentado, não houve uma tendência de queda linear com o avanço das gerações, o que restringe um possível efeito da perda de vigor quando ele ocorre. Desse modo, as possíveis alternativas para explicar as pequenas diferenças em produtividade até a geração F_7 podem ser atribuídas a problemas de amostragem e a pouca variabilidade dos genitores, haja vista, que

a produtividade da linhagem precoce ESAL 686 foi semelhante a dos outros três genitores utilizados nos cruzamentos (Tabela 11).

Considerando os experimentos envolvendo a Manteigão Fosco, os resultados são diferentes. Nesse caso, além dos efeitos de gerações, também ocorreu diferença significativa entre cruzamentos (Tabela 17). O coeficiente de regressão linear (b) para os diferentes cruzamentos foi positivo e diferente de zero (Figura 2), podendo-se inferir que a produtividade média cresceu linearmente com o avanço das gerações. Em termos percentuais, em relação à média estimada da geração F_2 , pela equação da regressão, o acréscimo na produtividade só pode ser explicado pela ação da seleção natural, ocorrendo, portanto, um incremento médio de 5,2% por geração.

O efeito da seleção natural nas populações conduzidas pelo método do 'bulk' tem sido relatado em algumas oportunidades (Hamblin, 1977; Hamblin e Morton, 1977). No caso específico do feijoeiro, Hamblin (1977), utilizando o método do "bulk" por quatro gerações, constatou resposta apenas nas populações segregantes de menor média. Vários trabalhos envolvendo mistura de cultivares também evidenciaram a ação da seleção natural, pois, em poucas gerações, uma ou duas cultivares predominaram (Cardoso e Vieira, 1976).

Ao que tudo indica, para que a ação mais pronunciada da seleção natural possa ser detectada experimentalmente é necessário que a população segregante seja conduzida por um maior número de gerações. Infelizmente, não foi encontrado nenhum relato na cultura do feijoeiro em que a população segregante fosse avançada por mais de cinco gerações. Em cevada, contudo, utilizando uma população segregante, constatou-se, para a produtividade de grãos, ganho próximo a 1% por geração, após 50 gerações sucessivas de endogamia.

Os resultados desse trabalho também confirmam os obtidos por Corte (1999) utilizando as mesmas populações segregantes, as quais foram avaliadas

anualmente. O autor constatou que, em relação à média dos genitores utilizados em cada avaliação, o progresso genético foi expressivo.

Considerando-se que os avanços das gerações foram realizados durante três safras por ano, sob condições ambientais distintas como já mencionado, era questionável se a seleção natural atuaria, devido à não ocorrência de constância nas condições ambientais. Os resultados obtidos para a produção de grãos confirmam que isso ocorreu e, portanto, essa é uma vantagem adicional para o emprego do método do 'bulk' na cultura do feijoeiro. Ficou evidente, contudo, como já salientado, que essa vantagem seria mais evidente se as populações fossem avançadas em "bulk" por mais algumas gerações.

Utilizando as populações do cruzamento ESAL686 x Carioca MG, cujos "bulks" foram avançados em três locais distintos por 14 gerações, foi constatado que famílias derivadas das populações de cada local, quando avaliadas nos mesmos três locais, apresentavam melhor desempenho no local de origem (Pirola, 2000). O autor salientou que a seleção natural atuou identificando indivíduos específicos para uma determinada condição ambiental. Resultados semelhantes, inclusive em populações segregantes conduzidas por menor tempo, foram relatados em *Phaseolus lunatus* L (Tucker e Harding, 1974).

A seleção natural não atuou semelhantemente para todos os caracteres: no caso do hábito de crescimento e peso de 100 grãos, o efeito foi pronunciado (Tabelas 13, 14, 15, 22, 23, 24, 25 e 26), contudo, para resistência à antracnose, isso não ocorreu (Tabela 26).

Os genitores foram escolhidos por apresentarem distintos tipos de crescimento: as linhagens ESAL686 e Manteigão Fosco, com crescimento determinado e os outros três com hábito indeterminado, porém, do tipo II, isto é, uma haste com ramificações eretas e fechadas. O tipo de crescimento é um caráter controlado por um gene, com dominância do alelo que condiciona crescimento indeterminado. Desse modo, foi possível acompanhar o efeito da

seleção natural no gene Fin. Considerando-se as leis mendelianas, era esperado que a proporção dos dois tipos de plantas se igualasse com o avanço das gerações. Entretanto, isso não ocorreu, havendo uma rápida eliminação das plantas de crescimento determinado. Assim, pode-se inferir que as plantas de crescimento determinado apresentam menor capacidade de competição quando em mistura.

Dessa forma, se o objetivo for obter plantas de crescimento determinado a partir da geração F_2 , esse tipo de planta deve ser visualmente separado e, na condução da população segregante pelo método do 'bulk', apenas elas devem ser avançadas.

Um outro caráter observado na escolha dos pais foi o tamanho do grãos, sendo que os pais ESAL686 e Manteigão Fosco possuem sementes maiores do que os outros três. Segundo Darwin (1842), é mais adaptado o indivíduo que deixa maior número de descendentes, ou seja, maior número de sementes. Normalmente, há correlação negativa entre o tamanho e o número de sementes. Assim, se a seleção natural favorece os indivíduos com mais descendentes, o peso das sementes deve reduzir com o avanço das gerações. Esse fato foi comprovado, pois o peso de 100 grãos reduziu com o avanço das gerações (Tabelas 16 e 26), ocorrendo, portanto, uma redução média de 2,8% por geração. Vale salientar que alguns estudos a respeito do controle genético do peso de 100 grãos em feijão já foram realizados (Mesquita, Ramalho e Santos, 1990; Santos, 1984; Souza e Ramalho, 1995). Nesses trabalhos, embora não houvesse concordância a respeito do tipo de ação gênica predominante, ficou evidenciado que o controle genético é devido a mais de um gene, com herdabilidade normalmente alta. Assim, pode-se inferir também que, mesmo em um caráter poligênico, a ação da seleção natural foi tão expressiva como no caso do caráter tipo de crescimento que é monogênico.

A ocorrência de patógeno não é constante na cultura do feijoeiro. Mesmo o *Colletotrichum lindemuthianum*, agente causador da antracnose, que é um dos principais patógenos do feijoeiro, tem a sua ocorrência em função das condições ambientais prevalentes. Os genitores também foram escolhidos visando verificar como seria a ação da seleção natural em um caráter cujos alelos nem sempre se expressam. Assim, a cultivar Manteigão Fosco é suscetível ao *C. lindemuthianum*, raça 89 e a Ouro é resistente, sendo também, nesse caso, o controle genético monogênico. A cultivar Ouro possui o alelo Co-5, que confere resistência ao patógeno (Castanheira et al., 1999), evidenciando que a Manteigão Fosco tem o genótipo co-5co-5.

Durante o avanço das gerações, como já se previa, nem sempre houve incidência do patógeno no campo. Inclusive, nas três avaliações realizadas, em todas as populações segregantes a incidência não ocorreu ou foi muito pequena. Por esta razão, optou-se por realizar infestações artificiais com o referido patógeno em casa de vegetação. Observou-se que as proporções obtidas nas diferentes gerações foram as esperadas para um caráter monogênico (Tabela 26). Depreende-se, então, que para esse caráter não houve ação da seleção natural.

Em função desses resultados, uma alternativa durante o avanço das gerações utilizando o método do 'bulk' seria proceder inoculações artificiais em todas as gerações, visando auxiliar a seleção natural na preservação de plantas resistentes aos patógenos. Esse tipo de estratégia poderia, inclusive, auxiliar na acumulação de alelos de resistência horizontal que é mais duradoura e não depende das raças.

6 CONCLUSÃO

Constatou-se efeito da seleção natural para a produtividade de grãos quando as populações segregantes foram avançadas pelo método do "bulk" por mais de sete gerações, nos cruzamentos envolvendo a linhagem Manteigão Fosco 11.

No caso dos cruzamentos envolvendo a linhagem ESAL 686, em que, a variabilidade das populações segregantes provavelmente foi menor e avaliação ocorreu por um menor número de gerações, não se constatou efeito da seleção natural.

Com relação aos caracteres hábito de crescimento e peso de 100 grãos, constatou-se efeito da seleção natural em todos os cruzamentos. Foram mantidos predominantemente indivíduos com hábito de crescimento indeterminado e com sementes menores.

A reação ao *C. lindemuthianum* mostrou-se neutra à ação da seleção natural.

7 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- ABREU, A. de F. B. Avaliação de progênies de feijoeiro do cruzamento "Carioca 80" x "Rio Tibagi" em diferentes densidades de plantio. Lavras: ESAL, 1989. 63 p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- ABREU, A. de F.B. Predição do potencial genético de populações segregantes do feijoeiro utilizando genitores inter-raciais. Lavras: UFLA, 1997. 79p. (Tese - Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- ABREU, A. de F.B.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; PEREIRA FILHO, I.A. Effects genotype x enviroment interaction on estimations of genetic and phenotypic parameters of common beans. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.13, n.1, p.75-82, mar.1990.
- ABREU, A. de F.B.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; MARTINS, L.A. Progresso do melhoramento genético do feijoeiro nas décadas de setenta e oitenta nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.29, n.1, p.105-112, jan.1994.
- ACQUAAH, G.; ADAMS, M.W.; KELLY, J.D. Identification of effective indication of erect plant arquitecture in dry bean ideotype. **Crop Science**, Madison, v.31, n.2, p.261-264, Mar./Apr.1991.
- AGGARWAL, V.D.; SINGH, T.P. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in kidney-bean (*Phaseolus vulgaris* L.) **Indian Journal Agricultural Science**, New Delhi, v.43, n.9, p.845-848, Sept.1973.

- AGUIAR, A.M. RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A. de F.B. Controle genético do 'stay green' no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Ceres: Viçosa*, v.47, n.270, p.155-167, jan./fev.2000.
- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético de plantas.** São Paulo: E. Blücher, 1971. 381p.
- ALLARD, R.W. Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *Journal of Heredity*, Baltimore, v.79, n.4, p.225-238, July/Aug. 1988.
- AL-MUKHTAR, F. Genetics of ovule number per pod, flowering, and association of several traits in *Phaseolus vulgaris* L. crosses. *Diss. Abstract*, v.41, n.6, p.3306-3307, Dec.1981.
- ALZATE-MARÍN, A.L. **Resistência à antracnose do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.): diversidade genética de raças de *Colletotrichum lindemuthianum*, herança da resistência e identificação de marcadores moleculares.** Viçosa: UFV, 65p. 1996. (Tese – Doutorado).
- ALZATE-MARÍN, A.L.; BAÍA, G.S.; MARTINS FILHO, S.; PAULA JÚNIOR, T.J. de; SEDYAMA, C.S.; BARROS, E.G. de; MOREIRA, M.A. Use of RAPD-PCR to identify true hybrid plants from crosses between closely related progenitors. *Brazilian Journal of Genetics*, Ribeirão Preto, v.19, n.4, p.621-623, dec.1996.
- ALZATE-MARÍN, A.L.; BAÍA, G.S.; PAULA JÚNIOR, T.J. de; CARVALHO, G.A. de; BARROS, E.G. de; MOREIRA, M.A. Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar AB136. *Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, Cali*, v.40, p.134-135, Jan.1997a.

- ALZATE-MARÍN, A.L.; PAULA JÚNIOR, T.J. de; MENARIM, H.; De QUEIROZ, T.F.N.; BARROS, E.G. de; MOREIRA, M.A. Use of RAPD markers to understand the dominant nature of anthracnose resistance genes present in common bean cultivar AB136. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, Cali**, v.40, p.132-133, Jan.1997b.
- ANTUNES, I.F.; COSTA, J.G.C.; OLIVEIRA, E.A. Natural hybridization in *Phaseolus vulgaris* in Pelotas, RS, Brasil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, Cali**, v.16, p.61-62, Jan.1973.
- BAENZIGER, P. S.; PETERSON, C. J. Genetic variation: its origin and use for breeding self-pollinated species. In: STALKER, H. T.; MURPHY, J. P. **Plant breeding in the 1990' s**. Raleigh: North Carolina State Universty, 1991. p.69-100.
- BALARDIN, R.S.; KELLY. J.D. Re-characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* races. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, Cali**, v.40, p.126-127, Jan.1997.
- BASSET, M.J. List of genes. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative, Cali**, v.39, p.1-9, Jan.1996.
- BERGLUND-BRÜCHER, O.; BRÜCHER, H. The South American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk.) as ancestor of the common bean. **Economic Botany**, New York, v.30, n.3 p.257-272, Apr./June 1976.
- BOREM, A. **Melhoramento de plantas**. Viçosa: UFV, 1997. 547p.

- BROTHERS, M.E.; KELLY, J.D. Interrelationship of plant architecture and yield components in the pinto bean ideotype. **Crop Science**, Madison, v.33, n.6, p.1234-1238, Nov./Dec.1993.
- BRUNNER, B.R.; BEAVER, J.S. Estimation of out crossing of dry beans in Puerto Rico. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, Cali, v.31, p.42-43, Jan.1988.
- BURKHOLDER, W.H. The production of an anthracnose resistant White Marrow bean. **Phytopathology**, St. Paul, v.8, n.3, p.353-359, Aug.1918.
- CAMACHO, L.H.; CARDONA, C.; OROZOCO, SH. Genotypic and phenotypic correlation of components of yield in kidney beans. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, Cali, v.7, p.8-9, Jan.1964.
- CARDOSO, A. A. ; VIEIRA, C. Comportamento de duas misturas de seis variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Revista Ceres**, Viçosa, v.23, n.126, p.142-149, mar./abr. 1976
- CASTANHEIRA, A.L.M.; SANTOS, J.B. dos; FERREIRA, D.F.; MELO, L.C. Identification of common bean alleles resistant to anthracnose using RAPD. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.22, n.4, p.565-569, July 1999.
- CHAVES, G. La antracnosis. In: SCHWARTZ, H.F.; GÁLVEZ, G.E. (eds.). **Problemas de producción del frijol: enfermedades, insectos, limitaciones edáficas y climáticas de *Phaseolus vulgaris***. Cali: CIAT, 1980. p.37-53.

- CHUNG, J.H.; STEVENSON, E. Diallel analyses of the genetic variation in some quantitative characters in dry beans. *New Zealand Journal of Agricultural, Whashington*, v.16, n.3, p.223-231, May 1973.
- COLLICCHIO, E. Associação entre o porte da planta do feijoeiro e o tamanho de grãos. Lavras: UFLA. 1995. 98p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- COLLICCHIO, E.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A. de F.B. Associação entre o porte da planta do feijoeiro e o tamanho de grãos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília*, v.32, n.3, p.297-304, mar. 1997.
- CORTE, H.R. Comportamento de populações segregantes de feijão, avançadas pelo método do "Bulk", por dezessete gerações. Lavras: UFLA, 1999. 95 p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas)
- COSTA, J.G.C. da; ANTUNES, I.F. Determinação da porcentagem de cruzamentos naturais em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) no município de Pelotas, RS. *Ciência e Prática, São Paulo*, v.27, n.7, 102p. 1975. (Resumo).
- COYNE, D. P. Correlation, heritability, and selection of yield components in field beans, *Phaseolus vulgaris*. *Pro. American Society Horticultural Science. Mount*, v.93, n.5, p.388-396, May 1968.
- COYNE, D.P.; STEADMAN, J.R. Inheritance and association of some traits in a *Phaseolus vulgaris* L. cross. *The Journal of Heredity, Baltimore*, v.68, n.1, p.60-62, Jan.1977.

- DARWIN, C. *The origin of species*. Esboço de 1842. Tradução de Mario Fondelli, 1996. 100p.
- DAVIS, J.H.C.; EVANS, A.M. Selection indices using type characteristics in navy beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *The Journal of Agricultural Science*, Cambridge, v.89, n.2, p.341-348, Aug./Dec. 1977.
- DEBOUCK, D. Systematics and morphology. In: SCHOONHOVEN, A.V.; VOYSEST, O. (eds.). *Common beans: research for crop improvement*. Cali: CIAT, 1991. p.55-118.
- DICKSON, M.H. Diallel analyses of seven economic characters in snap beans. *Crop Science*, Madison, v.7, n.2, p.121-124, Mar./Apr. 1967.
- EMPRESA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA DE SANTA CATARINA. *A cultura do feijão em Santa Catarina*. Florianópolis, 1992. 285p.
- FEHR, W. R. *Principles of cultivar development*. New York: Macmillan, 1987. 525p.
- FREIRE, M.S.; SILVA, H.T.; FREIRE, A.B.; VIEIRA, E.H.N. Preservando germoplasma de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 4, Londrina, 1993. *Resumos...* Londrina: IAPAR, 1993. 96p.
- FOOLAD, M.R.; BASSIRI. 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.

- FOUILLOUX, G.; BANNEROT, H. Selection methods in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: GEPTS, P. **Genetics resources of *Phaseolus vulgaris* beans**. Dordrecht: Kluwer Academic, 1988. p.503-541.
- GEPTS, P. Phaseolin as an evolutionary marker. In: GEPTS, P. (ed.). **Genetic resources of *Phaseolus* beans**. Dordrecht: Klumer Academic, 1988. p.215-241.
- GEPTS, P. ; BLISS, F. A. Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris*) from Colômbia. **Economic Botany**, New York, v.40, n.4, p.469-478, Oct./Dec.1986.
- GEPTS, P. ; BLISS, F. A. Dissemination paths of common bean (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*) deduced from phaseolin electrophoretic variability. II. Europe and Africa. **Economic Botany**, New York, v.42, n.1, p.86-104, Jan./Fev.1988.
- GEPTS, P.; DEBOUCK, D. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: SCHOONHOVEN, A. V.; YOYSEST, O.(eds.). **Common beans: research for crop improvement**. Cali: CIAT, 1991. p.7-53.
- GEPTS, P.; KMIĘCIK, K.; PEREIRA, P.; BLISS, F.A. Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*) deduced from phaseolin electrophoretic variability. I. The Americas. **Economic Botany**, New York, v.42, n.1, p.73-85, Jan./Feb.1988.

- GEPTS, P.; OSBORN, T.C.; RASHKA, K.; BLISS, F.A. Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, New York, v.40, n.4, p.451-468, Oct./Dec. 1986.
- GOMEZ, K.A; GOMEZ, A.A **Statistical procedures for agricultural research**. 2. ed. New York: J. Wiley, 1984. 680p.
- GONÇALVES, P.R. **Obtenção de linhagens de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) com grão tipo carioca e resistentes a antracnose e mancha angular**. Lavras: UFLA, 1995. 85p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- GREGAN, P.B.; BUSCH, R.H. Effects of natural selection and the relationship of leaf traits with yield in hard red spring wheat crosses. **Crop Science**, Madison, v.18, n.6, p.1021-1025, Nov./Dec. 1978.
- HABGOOD, H. Designation of physiological races of plant pathogens. **Nature**, New York, v.227, n.5264, p.1267-1269, Sept. 1970.
- HAMBLIN, J. Effect of environment, seed size and competitive ability on yield and survival of *Phaseolus vulgaris* L. genotypes in mixtures. **Euphytica**, Wageningen, v.24, n.3, p.435-445, June 1975.
- HAMBLIN, J. Plant breeding interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v.26, n.1, p.157-168, Feb. 1977.

- HAMBLIN, J.; MORTON, J.R. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica*, Wageningen, v.26, n.1, p.75-83, Feb. 1977.
- HARLAN, H.V.; MARTINI, M.L. The effect of natural selection in a mixture of barley varieties. *Journal of Agricultural Research*, Washington, v.57, n.3, p.189-199, Aug. 1938.
- HARLAN, J.R. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science*, Washington, v.174, n.4008, p.468-474, Oct. 1971.
- HARLAN, J.R. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. *Journal of Heredity*, Baltimore, v.66, n.3, p.184-191, May/June 1975.
- HIDALGO, R.; RUBIANO, H.; TORO, O. Catálogo de germoplasma de frijol comum *Phaseolus vulgaris* L. Cali: CIAT, 1992. 450p.
- KAPLAN, L.; LYNCH, T. F.; SMITH, C. E. Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from an Intermontane Peruvian Valley. *Science*, Washington, v.179, n.4018, p.76-77, Jan.1973.
- KERVELLA, J.; FOUILLOUX, G. A theoretical study of the bulk breeding method. I. Importance and consequences of losses due to sampling. *Euphytica*, Wageningen, v.60, n.3, p.185-195, Apr. 1992.
- KIMATI, H. Doença do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). In: GALLI, F. (coord.). *Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas*. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980., Cap.19, v.2, p.297-318.

- KIMATI, H.; GALLI, F. *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. et V. Scherenk f. sp. fase ascógena do agente causal da antracnose do feijoeiro. In: ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA LUIS DE QUEIROZ, 1970, Piracicaba. *Anais...* Piracicaba: ESALQ, 1970. v.27, p.411-437.
- KORNEGAY, J.; WHITE, J.W.; CRUZ, O.O. de la. Growth habit and gene pool effects on inheritance of yield in common bean. *Euphytica*, Wageningen, v.62, n.3, p.171-180, Dec. 1992.
- LAMPRECHT, H. Zur genetik von *Phaseolus vulgaris* x uber infloreszenztypen und ihre verebung. *Hereditas*, v.20, n.1, p.71-93, Jan. 1935.
- LEAKEY, C.L.A. Genotypic na phenotypic markes in common bean. In: GEPTS, P. (ed.). *Genetic resources in Phaseolus beans*. Boston:Klumer Academic, 1988, p.245-327.
- MARQUES JÚNIOR, O.G. Eficiência de experimentos com a cultura do feijão. Lavras: UFLA, 1997. 80p. (Tese - Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- MARQUES JÚNIOR, O.G.; RAMALHO, M.A.P. Determinação da taxa de fecundação cruzada do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) nas diferentes épocas de semeadura em Lavras-MG. *Ciência e Prática*, Lavras, v.19, n.3, p.339-341, jul./set. 1995.
- MENDONÇA, H.A. de. Controle genético da reação ao fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. e da cor de halo em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). Lavras: UFLA, 1996. 60p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).

- MENEZES, J.R. de; MOHAN, S.K.; BIANCHINI, A. Identificação de raças fisiológicas e *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib., no Estado do Paraná. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 1, Goiânia, 1982. Anais . . . Goiânia: EMBRAPA-CNPAP, 1982. p.297-299.
- MESQUITA, I.A.; RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos. Efeito materno na determinação do tamanho da semente do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ciência Prática*, Lavras, v.13, n.3, p.283-290, set./dez. 1990.
- MIRANDA COLIN, S. Origin de *Phaseolus vulgaris* L. (Frijol comun). *Agrociencia*, Chapingo, v.1, n.1, p.99-109, Jan.1976.
- MOTO, M.; SORESSI, G.P.; SALAMINI, F. Seed size inheritance in a cross between wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Genetica*, The Hague, v.49, n.1, p.31-36, Jan.1978.
- MUEHLBAUER, F.J.; BURNELL, D.G.; BOGYO, T.P.; BOGYO, M.T. Simulated comparisons of single seed descent and bulk population breeding methods. *Crop Science*, v.21, n.2, p.572-577, Mar./Apr.1981.
- MUMBA, L.E.; GALWEY, N.W. Compatibility between wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes of the Mesoamerican and Andean gene pools: Evidence from the inheritance of quantitative characters. *Euphytica*, Wageningen, v.108, n.1, p.105-119, Mar. 1999.
- NIENHUIS, J.; SINGH, S. P. Genetic of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle- American origins. I. General combining ability. *Plant Breeding*, Cambridge, v.101, n.2, p. 143-154, June 1988.

- OLIARI, L.; VIEIRA, C.; WILKINSON, R.E. Physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum* in the state of Minas Gerais, Brazil. **Plant Disease Report**, Beltsville, v.57, n.10, p.870-872, Oct. 1973.
- OLIVEIRA, E.A.; ANTUNES, J.F.; COSTA, J.G.C. Bean anthracnose race survey in south Brasil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Cali, v.16, p.42-43, Jan.1973.
- OLIVEIRA, L.B. Alternativas na escolha dos parentais em um programa de melhoramento do feijoeiro. Lavras: UFLA, 1995. 67p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- PANIAGUA, C.V.; PINCHINAT, A.M. Criterios de selección para mejorar el rendimiento de grano en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). **Turrialba**, Costa Rica, v.26, n.2, p.126-131, Abr./Jun. 1976.
- PASTOR-CORRALES, M.A. Recomendaciones y acuerdos del primer taller de antracnosis del frijol en America Latina. In: PASTOR-CORRALES, M.A. (ed.). **La antracnosis del frijol común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**. Cali-Colômbia: CIAT, 1992. p.241-251 (Documento de Trabajo, 113).
- PASTOR-CORRALES, M.A.; TU, J.C. Antracnosis. In: PASTOR-CORRALES, M.A.; SCHWARTZ, H.F. (eds.). **Problemas de producción del frijol en los trópicos**. 2.ed. Cali-Colômbia: CIAT, 1994. p.87-119.
- PEREIRA FILHO, T. A.; CAVARIANI, C. Taxa de hibridação natural do feijoeiro comum em Patos de Minas, Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.19, n.9, p.1181-1183, jul.1984.

- PETERNELLI, L.A. Herdabilidades, ganhos devido à seleção e correlações de rendimento de feijão com seus componentes primários, no monocultivo e no consórcio com o milho. Viçosa: UFV, 1992. 63p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- PETROVA, T. Inheritance of productivity elements in crosses between Bulgarian and Mexican kidney bean cultivars. *Plant Science*, Sofia, v.22, n.6, p.56-62, Feb. 1985a.
- PETROVA, T. The inheritance of some characters in crosses between Bulgarian and Mexican bean cultivars. *Plant Science*, Sofia, v.22, n.7, p.25-31, Jan.1985b.
- PIROLA, L.H. Seleção natural e a interação famílias x locais na cultura do feijoeiro. Lavras: UFLA. 2000. 52p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- POLIGNANO, G.B. Breeding for protein percentage and seed weight in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal Agricultural Science*, Cambridge, v.99, n.1, p.191-197, Jan.1982.
- POMPEU, A. S. Polinização cruzada natural no feijoeiro. *Bragantia*, v.22, n.1, p.53-57, jan.1963.
- POMPEU, A.S.; DUDIENAS, C.; ITO, M.F. Linhagens de feijoeiro resistentes ao fungo da antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) obtidas pelo uso dos genes Mex2 e Mex3. *Summa Phytopathologica*, Piracicaba, v.18, n.3/4, p.220-226, jul./dez. 1992.

- RADKOV, P.; MITRANOV, L. The inheritance of crude protein in intercultivar hybrids of kidney beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetics Plant Breeding**, Sofia, v.16, n.2, p.119-125, Feb.1983.
- RAM, H.H.; PRASAD, N.B. Linkage among genes for growth habitat, plant height, pod size and shape in *Phaseolus vulgaris* L. **Crop Improvement**, v.12, n.1, p.14-17, Feb.1985.
- RAMALHO, M.A.P., ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J.B. dos. Interações genótipos x épocas de semeadura, anos e locais na avaliação de cultivares de feijão nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.22, n.2, p.176-181, abr./jun.1998.
- RAMALHO, M.A.P.; ANDRADE, L.A. de B.; TEIXEIRA, N.C.S. Correlações genéticas e fenotípicas entre caracteres do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Prática**, Lavras, v.3, n.1, p.63-70, jan./mar. 1979.
- RAMALHO, M.A.P.; FERREIRA, D.F.; OLIVEIRA, A.C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: UFLA, 2000. 326p.
- RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos; CECÍLIA; F. C. S.; ANDRADE, M.A. Seleção de progênies no feijão 'Pintado' e estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos. **Ciência e Prática**, Lavras, v.3, n.1, p.51-57, jul./set.1979.
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos; PINTO, C.A.B.P. **Genética na Agropecuária**. São Paulo: Globo, 1989. 359p.

- RAMALHO, M.A.P., SANTOS, J.B. dos, ZIMMERMANN, M.J. de O. **Genética quantitativa em plantas autógamas; aplicações ao melhoramento do feijoeiro.** Goiânia: UFG, 1993. 271p.
- RAVA, C.A.; PURCHIO, A.F.; SARTORATO, A. Caracterização de patótipos de *Colletotrichum lindemuthianum* que ocorrem em algumas regiões produtoras de feijoeiro comum. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.19, n.2, p.167-172, jun. 1994.
- REIS, W.P.; RAMALHO, M.A.P.; PINTO, C.A.B.P. Herança do tamanho da semente do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Prática**, Lavras, v.5, n.1, p.66-71, jan./mar. 1981.
- ROSAL, C.J. de S. **Seleção precoce para produtividade no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.).** Lavras: UFLA, 1999. 51p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- SANTOS, J.B. dos. **Controle genético de caracteres agronômicos e potencialidades de cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) para o melhoramento genético.** Piracicaba: ESALQ, 1984. 223p. (Tese – Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- SANTOS, J.B. dos; GAVILANES, M.L. Botânica. In: VIEIRA, C.; PAULA Jr., T.J. de, BORÉM, A. (eds.). **A cultura do feijoeiro em Minas Gerais.** Viçosa: UFV, 1998. p.55-81.
- 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, jul. 1985.

- SANTOS, P.C. dos; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C.; SILVA, J.C. Herdabilidade e correlações do rendimento com seus componentes dos cruzamentos de feijão. *Revista Ceres, Viçosa*, v.33, n.189, p.404-412, maio/jun. 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.1978.
- SAVOVA, N. Genetic investigations of F₁ and F₂ hybrids of *Phaseolus vulgaris* (L) Savi with stabilized *P. vulgaris* x *P. coccineus* L. lines. *Genetics Plant Breeding, Sofia*, v.18, n.5, p.383-392, Apr. 1985.
- SCHREIBER, F. Resistenzzuchtung bei *Phaseolus vulgaris*. *Phytopathology, St. Paul*, v.4, n.3, p.415-454, Aug.1932.
- SHIH, C.T.; MOK, M.C.; TEMPLE, S.R.; MOK, D.W.S. Expression of development abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L.: interaction between temperature and allelic dosage. *The Journal of Heredity, New York*, v.71, n.4, p.219-222, July/Aug. 1980.
- SINGH, S.P. Patterns of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany, New York*, v.43, n.1, p.39-57, Jan./Mar. 1989. 2
- SINGH, S.P. Bean genetics. In: SCHOONHOVEN, A.V.; VOYSEST, O. (eds.). *Common beans: research for crop improvement*. Cali: CIAT, 1991. p.55-118.

- SINGH, S.P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D.G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany*, New York, v.45, n.3, p.379-396, July/Sept. 1991.
- SINGH, S.P.; GUTIÉRREZ, J.A. Geographical distribution of the DL₁ and DL₂ genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. *Euphytica*, Wageningen, v.33, n.2, p.337-345, June 1984.
- SINGH, S. P.; URREA, A.C. Inter- and intraracial hybridization and selection for seed yield in early generations of common bean, *Phaseolus vulgaris* L. *Euphytica*, Wageningen, v.81, n.2, p.131-137, June 1995.
- SIQUEIRA, J.L. de; KIKUTI, H.; GARCIA, J.C.; MARINHO, J.T. de S. Emergência e vigor de sementes de feijoeiro em função de safras e períodos de armazenamento. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, 2000. (no prelo).
- SOLIMAN, K. M.; ALLARD, R. W. Grain yield of composite cross populations of barley: effects of natural selection. *Crop Science*, Madison v.31, n.3, p.705-708, May/June 1991.
- SOUZA, E.A. Alternativas experimentais na avaliação de progênes em programas de melhoramento genético vegetal. Piracicaba: ESALQ, 1997. 122p. (Tese - Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- 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.87-89, jan. 1995.

- SUNESON, C.A.; WIEBE, G.A. Survival of barley and wheat varieties in mixtures. **Journal American Society Agronomy**, v.34, n.5, p.1052-1056, Sept.1942.
- TAKEDA, C., SANTOS, J.B. dos; RAMALHO, M.A.P. Choice of parental lines for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) breeding II. Reaction of cultivars and of their segregant populations to variations in different environments. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.14, n.2, p.455-465, jun. 1991.
- TEIXEIRA, F.F. Controle genético do porte do feijoeiro. Lavras: UFLA, 1997. 86p. (Dissertação - Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas).
- TEIXEIRA, F.F.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A. de 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, July/Aug.1999.
- TUCKER, C.L.; HARDING, J. Effect of the environment on seed yield in bulk populations of lima beans. **Euphytica**, Wageningen v.23, n.2, p.135-139, Mar./Apr. 1974.
- VIEIRA, C. O feijoeiro-comum, cultura, doenças e melhoramento. Viçosa: UFV, 1967. 320p.
- VIEIRA, C. Germoplasma de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). Brasília: EMBRAPA/CENARGEN, 1982. 10p. (Folheto, 3)
- VIEIRA, C. Doenças e pragas do feijoeiro. Viçosa: UFV, 1983. 231p.

- VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M.A.P. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. (ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV, 1999. p.273-349.
- VIEIRA, A.L.; RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos. Crossing incompatibility in some bean cultivars utilized in Brazil. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v.12, n.1, p.169-171, Mar. 1989.
- VOYSEST, O.V. Efecto de heterosis en rendimiento y sus componentes primários en frijol, *Phaseolus vulgaris* L. **Investigaciones Agropecuárias**, Lima, v.3, n.1, p.10-16, ene/jun. 1972.
- VOYSEST, O.V.; VALENCIA, M.C.; AMEZQUITA, M.C. Genetic diversity among Latin American Andean and Mesoamerican common bean cultivars. **Crop Science**, v.34, n.4, p.1100-1110, July/Aug. 1994.
- WELLS, W.C.; ISOM, W.H.; WAINES, J.G. Outcrossing rates of six common bean lines. **Crop Science**, v.28, n.1, p.177-178, Jan./Feb.1988.
- WELSH, W.; BUSHUK, W.; ROCA, W.; SINGH, S.P. Characterization of agronomic traits and markers of recombinant inbred lines from intra- and interracial populations of *Phaseolus vulgaris* L. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.91, n.1, p.91-169, Jan.1995.
- WHITE, J.W.; MONTES, C.; MENDONZA, L.Y. Use of grafting to characterize and alleviate hybrid dwarfness in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v.59, n.2-3, p.19-25, Feb. 1992.
- YARNELL, S.H. Cytogenetics of the vegetable crops, IV: legumes. **Botanic Review**, New York, v.31, n.3, p.247-330, July/Sept. 1965.

- YOUNG, R.A.; KELLY. J.D. Characterization of the genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean differential cultivars. **Plant Disease**, v. 80, n.4, p.650-654, Aug.1996.
- YOUNG, R.A.; KELLY. J.D. RAPD markers linked to three major anthracnose resistance genes in common bean. **Crop Science**, v. 37, n.5, p.940-946, Sept./Oct. 1997.
- YOUNG, R.A.; MELOTTO, M.; NODARI, R.O.; KELLY. J.D. Marker-assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, 'G2333'. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.96, n.1, p.87-94, Jan.1998.
- ZIMMERMANN, M.J.O.; ROSIELLE, A.A.; WAINES, J.G.; FOSTER, K.W. A heritability and correlation study and harvest index of common bean in soil crop and intercrop. **Field Crops Research**, Netherlands, v.9,n.1, p.109-118, Jan.1984.

8 APÊNDICE

TABELA 1A. Resumo das análises individuais, da produtividade de grãos (kg/ha), dos três cruzamento, nas três safras, obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais.

TABELA 2A Resumo das análises de variância, da produtividade de grãos (kg/ha), obtida na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais em três safras.

TABELA 3A. Resumo das análises individuais, da produtividade de grãos (kg/ha), dos três cruzamento, nas três safras, obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais.

TABELA 4A. Resumo das análises de variância conjunta, da produtividade grãos (kg/ha), obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais em três safras.

TABELA 1A. Resumo das análises individuais, da produtividade de grãos (kg/ha), dos três cruzamentos, nas três safras, obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais.

Inverno				
QM				
FV	GL	Cruzamento	Cruzamento	Cruzamento
		ESAL686 x Carioca MG	ESAL 686 x Ouro	ESAL 686 x Milionário
Repetições	3	187863,84	100026,79	224585,27
Tratamentos	7	342053,38	475579,17*	376369,79*
Erro	21	126234,08	122645,83	121474,55
Média		2153,44	2088,13	2174,06
CV(%)		16,50	16,77	16,03
Águas				
Repetições	3	111537,50	32170,80	40662,99
Tratamentos	8	129650,89**	345410,93**	238848,05**
Erro	24	35650,47	22069,30	42018,59
Média		1145,64	1128,59	1252,67
CV(%)		16,48	13,16	16,36
Seca				
Repetições	3	97789,16	277528,43	97555,47
Tratamentos	9	116396,53*	273363,58**	403020,04**
Erro	27	51865,25	73936,80	71091,54
Média		2149,53	2181,23	2132,20
CV(%)		10,59	12,47	12,50

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 2A Resumo das análises de variância, da produtividade de grãos (kg/ha), obtida na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais em três safras.

FV	Inverno/95		Águas 95/96		Seca/96	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Tratamentos	23	161571,56	26	232190,90**	29	247740,28**
Entre Cruzamentos	2	64407,17	2	464938,20**	2	24723,31
Entre Tratamentos do Cruzamento ESAL686 x Cartoca MG	7	187863,84	8	129650,89**	9	116396,53
Entre Pais	1	288800,00	1	93453,53	1	20604,50
Pais vs Populações Segregantes	1	830676,04*	1	286830,99**	1	5073,78
Entre Gerçóes das Pop. Segregantes	5	39114,17	6	109487,01**	7	145984,35*
Efeito Linear	1	25080,35	1	28643,72	1	42896,04
Desvio da Regressão	4	42622,62	5	125655,47**	6	163165,73*
Entre Tratamentos do Cruzamento ESAL 686 x Ouro	7	100026,79	8	345410,93**	9	273363,58**
Entre Pais	1	11250,00	1	22390,04	1	308505,13*
Pais vs Populações Segregantes	1	207204,17	1	2007753,30**	1	156535389,21**
Entre Gerçóes das Pop. Segregantes	5	96346,67	6	122190,45**	7	83768,27
Efeito Linear	1	28805,69	1	23567,96	1	43360,72
Desvio da Regressão	4	113231,91	5	141914,73**	5	90502,86
Entre Tratamentos do Cruzamento ESAL 686 x Millionário	7	224585,27	8	238848,05**	6	403020,04**
Entre Pais	1	300312,50	1	420545,75**	1	566580,13**
Pais vs Populações Segregantes	1	140301,04	1	666059,70**	1	1676288,30**
Entre Gerçóes das Pop. Segregantes	5	226296,67	6	137363,15**	7	197758,85**
Efeito Linear	1	291862,85	1	378269,60**	1	583451,76**
Desvio da Regressão	4	209905,12	5	89181,74*	6	133476,70
Erro	63	123451,49	72	33246,12	81	65631,20
Média	2138,54	1175,63	2154,32	11,89		
CV (%)	16,43	15,51				

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 3A. Resumo das análises individuais, da produtividade de grãos (kg/ha), dos três cruzamento, nas três safras, obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais.

Águas				
QM				
FV	GL	Cruzamento Manteigão Fosco x Carioca MG	Cruzamento Manteigão Fosco x Ouro	Cruzamento Manteigão Fosco x Milionário
Repetições	3	36997,62	29316,07	146921,43
Tratamentos	13	359671,98**	370533,10**	767976,37**
Erro	39	35600,18	29950,69	53767,58
Média		1569	1354	1595
CV(%)		12,03	12,78	14,54
Seca				
Repetições	3	44512,24	11901,93	100700,53
Tratamentos	14	226262,69**	507293,71**	717849,50
Erro	42	56109,53	62922,93	39042,11
Média		1888	2131	2137
CV(%)		12,54	11,77	9,25
Inverno				
Repetições	3	65650,00	115405,73	372883,47
Tratamentos	15	607383,33**	329657,40**	334254,64**
Erro	45	133580,00	89151,29	85898,25
Média		2233	1540	1602
CV(%)		16,37	19,39	18,29

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 4A. Resumo das análises de variância conjunta, da produtividade em grãos (kg/ha), obtidas na avaliação das populações segregantes e dos respectivos pais em três safras.

	Águas			Seca			Inverno		
	GL	QM	GL	QM	GL	QM	GL	QM	
Tratamentos	41	522686,37**	44	516577,68**	47	805755,80**			
Entre Cruzamentos	2	976891,07**	2	1204867,62**	2	9400546,04**			
Entre Tratamentos do Cruzamento Mantiqueira Fosco x Carioca MG	13	359671,98**	14	226262,69**	15	607383,33**			
Entre Pais	1	1683612,50**	1	683280,50**	1	1336612,50**			
Pais vs Populações Segregantes	1	71750,29	1	121123,42	1	685157,14**			
Entre Gerções das Pop. Segregantes	11	265488,45**	12	196939,47**	13	545306,18**			
Efeito Linear	1	2332300,04**	1	1447145,24**	1	3280189,32**			
Desvio da Regressão	10	58807,29	11	83284,40	12	317398,25**			
Entre Tratamentos do Cruzamento Mantiqueira Fosco x Ouro	13	370533,10**	14	507293,71**	15	329657,40**			
Entre Pais	1	588612,50**	1	1313820,50**	1	262812,50			
Pais vs Populações Segregantes	1	39867,86	1	20608,26	1	36612,72			
Entre Gerções das Pop. Segregantes	11	380768,18**	12	480640,27**	13	357341,21**			
Efeito Linear	1	3477552,44**	1	4368830,80**	1	2142002,76**			
Desvio da Regressão	10	71089,76	11	127168,40**	12	208619,41*			
Entre Tratamentos do Cruzamento Mantiqueira Fosco x Millionário	13	767976,37**	14	717849,50**	15	334254,64**			
Entre Pais	1	2952450,00**	1	2363138,00**	1	2409012,50**			
Pais vs Populações Segregantes	1	581667,84**	1	170397,69	1	31775,74			
Entre Gerções das Pop. Segregantes	11	586325,00**	12	626363,10**	13	197925,49*			
Efeito Linear	1	5620437,04**	1	6631904,20**	1	2147197,24**			
Desvio da Regressão	10	82913,79*	11	80404,82	12	35486,19			
Erro	117	39772,82	126	52691,52	135	102876,51			
Média		1505,89		2051,89		1791,44			
CV(%)		13,24		11,19		17,90			

* e ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.