

DESCARTADO

F.V.A.

ASSINATURA

Data 08 / 11 / 17

BIBLIOTECA UNIVERSITÁRIA  
UFLA

IARA ALVARENGA MESQUITA

EFEITO MATERNO NA DETERMINAÇÃO DO TAMANHO  
DA SEMENTE DO FEIJOEIRO (*Phaseolus vulgaris* L.)

Dissertação apresentada à Escola Superior  
de Agricultura de Lavras, como parte das  
exigências do Curso de Pós-Graduação  
em Agronomia, área de concentração  
Genética e Melhoramento de Plantas,  
para obtenção do grau de MESTRE.

ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS  
LAVRAS - MINAS GERAIS

1989

FV 4

IAIR / ALVARENGA MESQUITA

EFEITO MATERNO NA DETERMINAÇÃO DO TAMANHO  
DA SEMENTE DO FEIJOEIRO

Esta é a primeira publicação da Escola Superior de Agricultura de Lavras, com o objetivo de divulgar os trabalhos realizados no Curso de Agronomia, bem como os resultados das pesquisas em andamento, das disciplinas de Genética e Melhoramento de Plantas, para o benefício da comunidade.

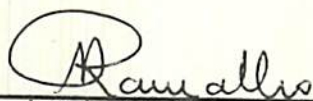
ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS

LAVRAS - MINAS GERAIS

1988

EFEITO MATERNO NA DETERMINAÇÃO DA TAMANHO DA SEMENTE DO  
FEIJOEIRO (Phaseolus vulgaris L.)

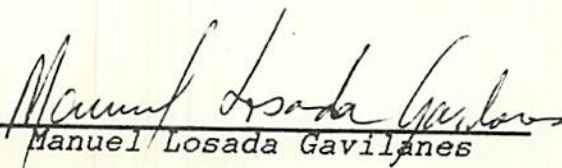
APROVADA



Magno Antônio Patto Ramalho



João Bosco dos Santos



Manuel Losada Gavilanes

Aos meus pais,  
 José e Maria que muito  
 contribuíram para  
 minha formação  
 intelectual.

DEDICO



## AGRADECIMENTOS

A Escola Superior de Agricultura de Lavras, pela oportunidade concedida para a realização deste curso.

Aos professores Magno Antônio Patto Ramalho, João Bosco dos Santos e Manuel Losada Gavilanes, pelos ensinamentos, eficiente orientação e dedicação durante a condução desta pesquisa.

Ao laboratorista Tales Márcio de Oliveira Giarola, pela eficiente ajuda na realização dos trabalhos de campo e laboratório.

Ao aluno André Luiz Vieira, pela contribuição na coleta dos dados.

Ao cinegrafista Antônio de Pádua Oliveira, pelos trabalhos em fotografia.

Ao colega Cláudio Takeda, pela ajuda nos trabalhos de computação dos dados.

## ÍNDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1. Efeito da Domesticação na Variabilidade do Tam- nho de Semente do Feijoeiro.....	3
2.2. Anatomia e Desenvolvimento da semente do Feijo- eiro.....	6
2.3. Controle Genético do Tamanho da Semente do Fei- joeiro.....	10
2.4. Efeito Materno.....	15
3. MATERIAL E METODOS.....	18
3.1. Procedimentos Experimentais.....	18
3.2. Procedimentos das Análises Estatísticas e Gené- ticas.....	19
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	28
5. CONCLUSÕES.....	45
6. RESUMO.....	47
7. SUMMARY.....	49
8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS.....	
9. APENDICE.....	68

## LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Esquema da análise de variância, em blocos casualizados, ao nível de médias, e as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios - $E(QM)$ e os componentes da variância fenotípica, ao nível de plantas, das populações $P_1$ , $P_2$ , $F_1$ , $F_2$ , $RC_1$ , $RC_2$ . . . . .	26
2	Resumo da análise de variância do peso, volume e densidade das sementes de feijão, provenientes do cruzamento 'Jalo x Small White' e seus recíprocos. . . . .	32
3	Resumo da análise de variância do número de células no tegumento das sementes, provenientes de cortes transversais e paradérmicos, das cultivares Jalo e Small White, bem como seus	



	híbridos. ....	35
4	Resultados médios do número de células das sementes, provenientes de cortes transversais e paradérmicos, das cultivares Jalo e Small White, bem como seus híbridos, em uma área de $1,67 \mu\text{m}^2$ , no tegumento das sementes. ....	35
5	Resumo da análise de variância do peso, volume e densidade das sementes de feijão, provenientes do cruzamento 'Jalo x Small White'. ....	39
6	Teste de escala conjunto do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para o caráter peso médio das sementes. ....	39
7	Teste de escala conjunto do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para o caráter volume médio das sementes. ....	40
8	Teste de escala conjunto do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para o	

	caráter densidade média das sementes. ....	40
9	Resultados dos componentes de média obtidos do cruzamento 'Jalo x Small White' e dos er- ros das estimativas. ....	43
10	Resultados dos componentes de variância obti- dos do cruzamento 'Jalo x Small White'.....	43



## LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	a . Esquema de um óvulo campilótrofo	
	b . Composição interna da semente .....	8
2	Esquema das regiões e dos tipos de cortes realizados nas sementes do feijoeiro. a-Corte transversal; b-Corte paradérmico.....	22
3	Variabilidade fenotípica para os híbridos recíprocos $F_1$ , do cruzamento 'Jalo x Small White' . .....	31
4	Fotomicrografia do tegumento do feijão.	
	A - 1. Corte transversal - cv. Jalo.	
	A - 2. Corte transversal - cv. Small White.	
	B - 1. Corte paradérmico - cv. Jalo.	
	B - 2. Corte paradérmico - cv. Small White. ...	36

## 1. INTRODUÇÃO

Um dos fatores que limita a aceitação de uma cultivar de feijão (Phaseolus vulgaris L.) no mercado é o tamanho de sua semente. Existe para esta característica, uma ampla variação de peso, que vai de 12 a 58 g/100 sementes. No entanto, a preferência do mercado consumidor brasileiro situa-se em uma média de 22g/100 sementes (VIEIRA, 87), embora alguns tipos de feijão com sementes grandes, como o 'Jalo', sejam preferidas por uma determinada faixa de consumidores.

Diante da exigência do mercado, o tamanho da semente é um dos caracteres mais importantes que devem ser considerados nos programas de melhoramento, visando a obtenção de novas cultivares. No entanto, para que o melhoramento seja eficiente, são imprescindíveis as informações sobre o controle genético do tamanho da semente e também de outros caracteres relacionados.

Procurando elucidar o controle genético desta característica, alguns trabalhos já foram realizados, os quais

evidenciaram que ele é controlado por poucos genes (MOTTO et alii, 55; REIS et alii, 66), que apresenta uma herdabilidade alta (4, 55, 59, 66, 70) e que também está correlacionado positiva-mente com a produtividade de sementes (34, 45, 55, 58, 59, 66, 69), embora esteja correlacionado negativamente com outros componentes da produção, como número de vagens/planta e número de sementes/vagens. (4, 64, 68).

Além do conhecimento da sua base genética, é necessário obter informações sobre os aspectos anatômicos que estão envolvidos na expressão desse caráter. Sabe-se que as sementes maiores apresentam maior quantidade de tecido cotiledonar, que é determinada pela constituição genética do embrião, porém não se tem informação sobre a interferência do tegumento, que é um tecido materno, na expressão do tamanho da semente. (DAVIES, 20)

Considerando que essa informação, associada ao conhecimento da base genética, é fundamental para se conduzir com sucesso o programa de melhoramento, foi conduzido o presente trabalho, envolvendo o cruzamento de uma cultivar de sementes grandes com outra, de sementes pequenas e seu recíproco, para elucidação da influência do tegumento, no desenvolvimento da semente.



## 2.REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1.Efeito da Domesticação na Variabilidade do Tamanho da Semente do Feijoeiro

É consenso que o feijão, Phaseolus vulgaris L. (Fabaceae), juntamente com as demais espécies do gênero, originou-se nas Américas (14,15, 16, 17, 22, 26, 29, 31, 32, 33, 40, 41, 47, 48, 49, 80). Ao que tudo indica também, a sua domesticação ocorreu em 3 centros: o primeiro corresponde à América Central, domesticou as cultivares de sementes pequenas (< 25g/100 sementes); o segundo ao sul dos Andes (Peru e Argentina, onde predominam sementes maiores (>40g/100 sementes) e o terceiro, de menor importância, no norte dos Andes, envolvendo a Colômbia, também domesticou de sementes pequenas (DEBOUCK 22; SINGH, 80).

Estudos realizados nas duas últimas décadas, utilizando-se especialmente a técnica da eletroforese em gel de poliacrilamida, tem permitido associar o tamanho da semente do

feijoeiro, e seu centro de domesticação com o resultado da eletroforese (GEPTS et al 33 e 34).

No feijão, o grupo de proteínas de reserva encontrado em maior quantidade, de 40 - 60%, é o das globulinas e dentre elas, especialmente a phaseolina (BLISS, 7; MA & BLISS, 52). Existem alguns tipos de phaseolina que podem ser separados por técnica da eletroforese tais como: tipo 'T', encontrado na cultivar *Tendergreen*; o tipo 'S', na cultivar *Sanilac* e o tipo 'C', na cultivar *Contender*. Relacionados aos tipos 'T', 'S' e 'C', foram também identificados os tipos 'A', 'B', 'H' e 'M' (8, 33, 34, 66).

As cultivares de sementes grandes tem revelado a ocorrência de phaseolina tipo 'T' e 'C', que caracterizam o material domesticado nos Andes e a phaseolina, tipo 'S', presente nas cultivares de sementes pequenas, caracterizando o material domesticado na América Central (33, 34, 67). Os outros tipos de phaseolina têm sido encontrados nos três diferentes grupos.

No Brasil são aventadas algumas hipóteses para a introdução dos diferentes tipos de feijão (13, 38, 74, 87, 90, 91). Segundo os autores, pelo fato de no Brasil, ocorrerem tanto feijões de sementes pequenas como grandes é provável que a introdução tenha ocorrido em pelo menos duas rotas distintas. A primeira, envolvendo a introdução de materiais da América



Central, deve ter começado no México, daí seguiu para as Ilhas do Caribe, indo à Colômbia e à Venezuela e posteriormente ao Brasil. Através desta rota foram introduzidos feijões pequenos, preto, marrom claro e mulatinho.

A segunda rota, a partir dos Andes, é a que possibilitou a entrada no Brasil de feijões grandes, contendo phaseolina 'T', tipo Jalo, Pintado e outros. Há também a possibilidade desses feijões terem sido levados à Europa e daí trazidos por imigrantes. Pelo menos, para alguns tipos de feijões, tal como o feijão Carnaval, preferido por imigrantes Italianos e muito usado no Rio Grande do Sul, essa deve ter sido a rota mais provável (GEPTS et alii 38).

Dado ao modelo e domesticação do feijoeiro é de se esperar uma ampla variabilidade para o tamanho da semente. Tal fato é comprovado quando se avalia o tamanho das sementes das cultivares disponíveis nos bancos de germoplasma. Assim é que o banco de germoplasma do CIAT, onde estão catalogadas mais de 30.000 entradas, fornece uma variação no peso das sementes que vai de 15 a 60g/100 sementes (13, 80, 87).

Em função das hipóteses sobre a introdução do feijoeiro no Brasil, é também esperado uma enorme diversidade para esta característica, o que pode ser facilmente constatado entre os materiais que são recomendados aos agricultores e principalmente entre as coletas realizadas no material em uso

pelo agricultor (73, 74, 90, 91).

A variabilidade para tamanho da semente e outras características do feijoeiro não está distribuída aleatoriamente (78, 79, 80). A partir dessa observação, os autores propõem o agrupamento do germoplasma do feijão em 12 conjuntos gênicos ('gene pool'), onde se observa que o tamanho da semente é uma característica marcante nesta separação (78, 79, 88).

## 2.2. Anatomia e Desenvolvimento da Semente do Feijoeiro

Comentando a respeito da semente do feijoeiro, DEBOUCK & HIDALGO (23) salientam que: "A semente é exalbuminosa ou seja, não possui albumen, portanto as reservas nutritivas se concentram nos cotilédones. Esta semente se origina de um óvulo campilótropo, podendo ter várias formas: cilíndrica, riniforme, esférica e outras. (Figura 1).

As partes externas mais importantes são:

- Testa ou tegumento, proveniente da primeira do óvulo.
- Hilo ou cicatriz deixada pelo funículo, que interliga a semente à placenta.
- Micrópila que é uma abertura no tegumento, próxima do hilo. Através desta abertura se realiza principalmente a absorção de água.
- Rafe, proveniente da soldadura do funículo com o

integumento externo do óvulo.

A semente, dentro da vagem, posiciona-se com a micropila voltada para o ápice e a rafe em direção ao pedicelo.

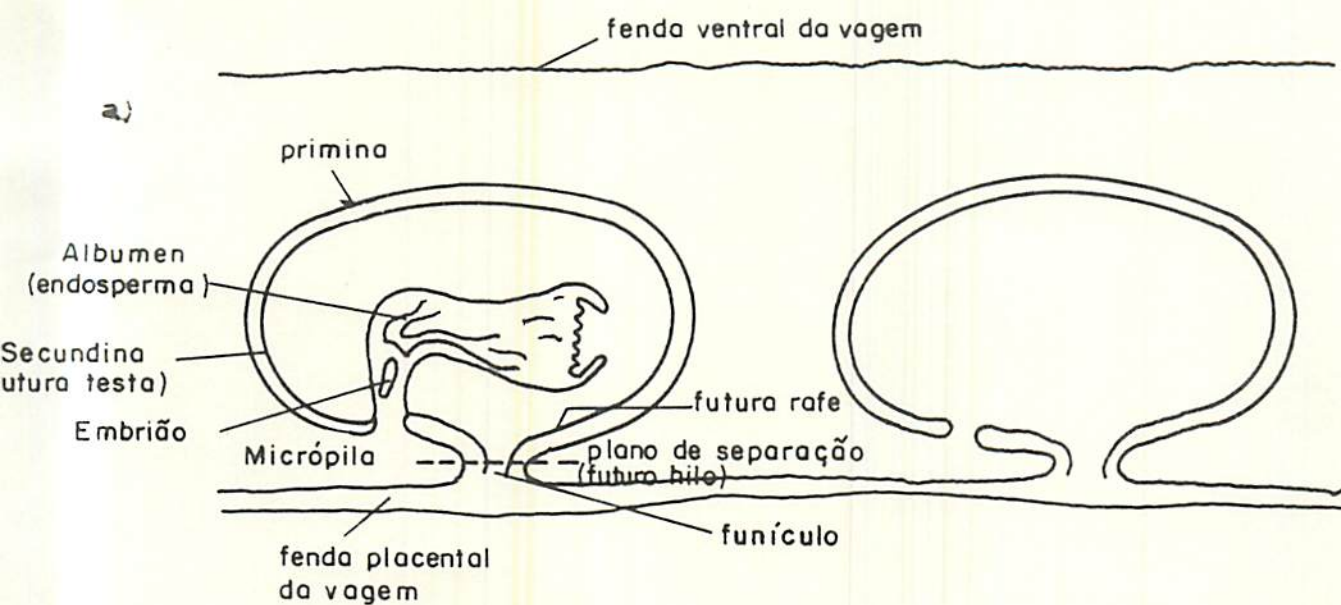
Internamente, a semente é constituída somente pelo embrião, que por sua vez é formado pela plúmula, as folhas primárias, os dois cotilédones, o hipocótilo e a radícula.

O complexo plúmula - radícula está situado entre os cotilédones, no lado ventral da semente, de tal maneira que a radícula fica em contato com a micrópila. No grão seco, o complexo plúmula - radícula, ocupa uma parte bem reduzida do espaço livre entre os cotilédones.

Com base na matéria seca da semente, a testa representa cerca de 9%, os cotilédones 90% e o embrião 1%.

No caso específico do feijão, existe pouca informação de como se dá o enchimento do grão. Contudo entre as leguminosas a ervilha (Pisum sativum L.) tem sido uma cultura bastante estudada no que diz respeito ao tamanho de suas sementes; principalmente quanto ao processo de enchimento da mesma. Foi constatado nesta espécie que o que caracteriza o tamanho da semente são os cotilédones, que surgem mais ou menos aos 6 dias após a polinização, crescendo como resultado do aumento em número e tamanho das células. A sua função é de nutrição da plântula, no início de seu desenvolvimento (HAYWARD, 43).





b)

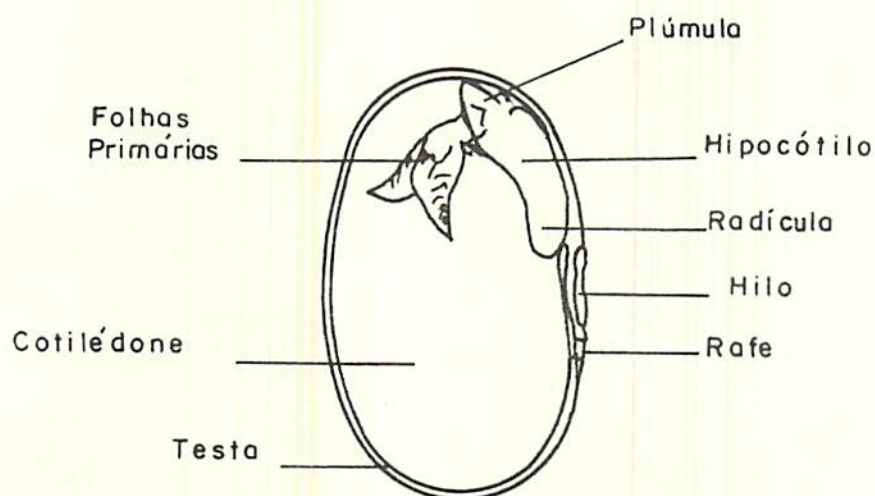


FIGURA 1. a) Esquema de um óvulo campilótropo.

b) Composição interna da semente (DEBOUCK & HIDALGO, 23).

Também em ervilha, DAVIES (20), fazendo uso de híbridos recíprocos entre variedades diferenciadas pelo tamanho da semente, mostrou que estes tem permitido o reconhecimento de dois sistemas de controle, ou seja, um interno, dependente unicamente do genótipo da semente, e outro externo, dependente dos fatores ambientais.

Com relação ao tegumento da semente de Phaseolus vulgaris L., observa-se a presença de uma cutícula, seguida de uma camada de macroesclereídeos, em forma de paliçada, rica em lignina; logo abaixo uma outra camada distinta, com células mais achatadas, contendo também lignina, os osteosclerídeos e finalmente, a camada mais interna de células parênquimatosas. Sabe-se também que, o tegumento de cultivares com sementes brancas é bem mais susceptível à injúrias devido ao fato de ser mais delgado e conter menor quantidade de lignina nas paredes de suas células; em contraposição com o tegumento de sementes coloridas que são mais resistentes (24, 25, 50).

No que diz respeito ao acúmulo de matéria seca na semente pequena e grande, dois processos distintos podem ser separados: a) *formação de uma estrutura celular básica que se completa antes da primeira metade do período de desenvolvimento (cerca de 20 dias pós antese),* (SILVA, 74).



- b) *Armazenamento de nutrientes, que é um importante processo na determinação do tamanho da semente. (HSU, 45). O mesmo autor detectou que o desenvolvimento da semente pequena é mais precoce, com 24 a 65% da matéria seca total acumulada por volta dos 19 dias, ao passo que a semente grande acumula apenas de 10 - 37% da matéria seca neste período.*

Foi constatado também por HSU (45) que, para as cultivares de sementes grandes, o seu desenvolvimento mais significativo ocorre após 20 dias pós antese e que para sementes pequenas, o maior acúmulo ocorre mais cedo. Evidencia também que o período de desenvolvimento das sementes é de, aproximadamente, 36 dias e que as diferenças nos tamanhos das sementes são atribuídas às diferenças nos índices de crescimento e não na duração do desenvolvimento.

Observa-se hoje, que o tamanho da semente é um parâmetro resultante da atuação de diversos fatores. Pode-se afirmar que é regulado por interações do genótipo materno, genótipo da semente e a atuação do ambiente. (HSU, 45)

### 2.3. Controle Genético do Tamanho da Semente do Feijoeiro

No caso do feijoeiro, o conhecimento da base genética dos caracteres ainda deixa muito a desejar se comparado com outras culturas como o milho, tomate e soja. Contudo, já existem algumas informações para alguns caracteres; entre eles o tamanho da semente, que tem sido um dos mais estudados (2, 28, 45, 55, 57, 59, 66, 68, 69, 70). No estudo do controle genético dos caracteres do feijoeiro tem sido utilizadas várias metodologias, entre elas:

- a) Avaliação de linhas puras: Nesse caso utiliza-se de linhagens obtidas de uma ou mais populações as quais são avaliadas em experimentos com repetições. (FALCONER, 27). A partir das esperanças dos quadrados médios das análises de variância é possível estimar a variância genética total - que neste caso coincide com a variância aditiva - e também a herdabilidade. Esse procedimento tem sido empregado em algumas oportunidades para se ter informação sobre o controle genético do peso da semente do feijoeiro (2, 11, 63). Nesses trabalhos, as estimativas da  $h^2$  variaram de 29% a 73%, mostrando que o caráter apresenta boa variabilidade e além disso, é relativamente pouco influenciado pelo ambiente, o que permite antever o sucesso na seleção.



- b) Cruzamentos dialélicos: Um sistema de cruzamentos dialélicos corresponde ao intercruzamentos de  $n$  materiais, gerando  $n^2$  combinações possíveis, que correspondem aos  $n$  materiais,  $n(n-1)/2$  híbridos simples e  $n(n-1)/2$  recíprocos dos híbridos simples (SANTOS 68). Existem várias metodologias para análises dos cruzamentos dialélicos conforme o tipo de informação de que se deseja obter (30, 36, 42, 46).

Especificamente para o feijoeiro, os cruzamentos dialélicos foram utilizados em algumas oportunidades (12, 68, 83). Em todos estes trabalhos, foi verificado que a ação gênica predominante, no controle do peso das sementes, é aditiva. Além disto, como ocorreu quando se utilizou linhas puras, as estimativas da herdabilidade no sentido restrito foram elevadas, com valores acima de 50%.

- c) Uso de progenitores,  $F_1$ ,  $F_2$  e outras populações segregantes: Essa metodologia tem sido amplamente utilizada na cultura do feijoeiro, inclusive para se conhecer o controle genético do peso da semente. Ela permite o emprego tanto de componentes de médias como de variância. Detalhes sobre o seu emprego podem ser encontrados em algumas publicações especialmente as de MATHER & JINKS (54) e TOLEDO & KIIHL (82).

Os resultados obtidos em cruzamentos entre cultivares de feijão confirmam, para o caráter, o predomínio do efeito aditivo (MOTTO *et alii*, 55) juntamente com a presença do efeito de dominância, porém de menor importância. Os mesmos autores também relatam a presença de uma herança poligênica para tamanho de semente, com a atuação de aproximadamente 10 genes envolvidos no processo e uma herdabilidade de 86%. Valores altos de herdabilidade também foram encontrados por PANIAGUA & PINCHINAT (59), variando de 64 a 81%, para peso de sementes. Segundo estes autores, ocorre uma predominância da ação gênica aditiva sobre a variância de dominância.

O número de óvulos/ovário, número de sementes/vagem e peso de sementes foram os caracteres estudados por AL-MUKHTAR & COYNE (4). Os resultados mostraram a existência de uma, herança quantitativa, onde os pais diferiram em poucos genes. Apresentaram valores estimados para a herdabilidade no sentido restrito, de 55 e 58%, para o peso da semente.

Os resultados obtidos por REIS *et alii* (66) vem corroborar os anteriores, onde evidencia-se também a predominância do efeito aditivo, dos genes que condicionam a variabilidade do peso das sementes do feijoeiro; uma herdabilidade de 17 - 54 % bem como uma variação de 2 a 6 genes determinando as diferenças entre os progenitores.

Observa-se, pelos resultados fornecidos pela literatura, que é preponderante a ação gênica aditiva para o caráter peso



de 100 sementes; contudo deve-se salientar que nem todos os resultados são concordantes, pois alguns trabalhos tem indicado a participação pronunciada da dominância (SARAFI, 70). O mesmo autor obteve uma estimativa da herdabilidade de 33 a 37%. Essa discordância é esperada e deve-se à diversidade genética dos materiais e das condições experimentais utilizadas em cada trabalho.

A correlação entre caracteres é uma estimativa muito importante, sobretudo para permitir aos melhoristas conhecerem as possibilidades de recombinação de dois ou mais caracteres. A maioria das correlações relacionadas na literatura também envolvem a produção de grãos com os seus componentes primários. Apesar das dificuldades de se comparar estimativas das correlações entre os caracteres, pelo grande número de materiais diferentes e também de condições ambientais onde eles foram avaliados, os dados disponíveis mostram que o peso de 100 sementes, na maioria dos casos, correlaciona-se negativamente com o número de vagens/planta e mostra um valor positivo porém pequeno para número de sementes/vagem e produção de grãos (4, 64, 68). Estas correlações negativas entre os componentes de produção são comuns para a maioria das culturas, particularmente sob condições de estresse ambiental, as quais podem ou não permitir a expressão genética máxima de cada componente (ADAMS, 1). Quando a competição entre as plantas é intensa, devido a ocorrência de fatores ambientais limitantes,



torna-se também intensa a competição entre as diferentes partes da planta por nutrientes e metabólitos o que explica as correlações negativas entre diversos caracteres. Esta competição é particularmente expressiva durante a fase de formação das estruturas reprodutivas, o que conduz a uma variação compensatória entre os componentes primários da produção de grãos.

Para avaliação da qualidade da semente, principalmente no que se refere ao seu tamanho, CUNHA (19) utilizou a densidade do material e constatou que, para uma mesma cultivar, existe correlação positiva e alta entre tamanho da semente e sua densidade.

#### 2.4. Efeito materno

"O efeito materno é um caso especial de herança controlado por genes nucleares da mãe, mas que são responsáveis por certas condições do citoplasma do óvulo, provavelmente, produtos gênicos. Essas condições é que determinam a expressão fenotípica de alguns caracteres do filho independente dos genes doados pelo pai. Contudo, é importante salientar que o efeito materno na expressão desses caracteres nos descendentes se dá apenas por uma ou, no máximo, duas gerações...

...A herança de caracteres de grande importância agrônômica, como o teor de proteína no grão de soja (SING & HADLEY, 76) e feijão (37, 51, 60), teor de óleo do grão de soja (SING & HADLEY, 75), o teor de metiomina na semente do feijão (PORTER, 61) e o tamanho da semente da ervilha (DAVIES, 20), são alguns exemplos conhecidos onde o efeito materno é utilizado como sendo a principal explicação de resultados de cruzamentos recíprocos.

Sabe-se que o teor de proteína do grão de feijão é um caráter quantitativo, onde estão envolvidos provavelmente, vários genes, sendo afetado consideravelmente pelo ambiente. No entanto, nota-se que essa herança é principalmente materna, em primeiro lugar pelos diferentes fenótipos apresentados pelas  $F_1$ , provenientes dos cruzamentos recíprocos. Os fenótipos destas  $F_1$  são praticamente iguais ao fenótipo da mãe, o que equivale a dizer que o genótipo materno se expressa no filho. Seguindo este raciocínio, observa-se que os fenótipos das duas gerações  $F_2$  são semelhantes. Como estas duas populações são provenientes de cruzamentos em que a  $F_1$  participou como mãe, então, a semelhança de tais fenótipos refere-se a expressão do genótipo de  $F_1$ . Esta conclusão é confirmada quando se verifica que as variâncias dos pais,  $F_1$  e  $F_2$  são semelhantes e referem-se portanto à variância ambiental, isto é, os dados apresentados correspondem às expressões dos genótipos dos progenitores e das  $F_1$ . (LELEJI *et alii*, 51)". (RAMALHO *et alii*, 62; GERALDI, 35).



Em soja já se sabe que o teor protéico do grão mostra uma grande participação do progenitor materno. Populações segregantes ( $F_2$  e RC) e não segregantes (progenitores e  $F_1$ ) foram analisadas por SING & HADLEY (76) para se separar o efeito materno do citoplasmático, onde constataram que o efeito materno está altamente associado ao caráter.

A constatação de que, em leguminosas, cruzamentos recíprocos têm mostrado fenótipos completamente diferentes para genótipos idênticos, levou DAVIES (20) a estudar o tamanho da semente em ervilha (Pisum sativum) utilizando esse tipo de cruzamento. A comparação de sementes autofecundadas com cruzadas mostrou ser importante, uma vez que foram constatadas sementes de fenótipos similares, derivadas de genótipos diferentes, devido à presença do efeito materno. Neste trabalho foram efetuadas contagens de células cotiledonares em paralelo com análise de peso das sementes, de onde evidenciou-se que cultivares com sementes grandes apresentam um maior número de células nos cotilédones. Também foi mostrado que o número e o peso das células das sementes foram diferentes, nos cruzamentos recíprocos, indicando a presença do efeito materno. Entretanto, nenhum híbrido apresentou-se com fenótipo idêntico à mãe, onde foi salientado que a constituição genética da semente também determina o tamanho da população de células.



### 3. MATERIAL E METODOS

#### 3.1. Procedimentos Experimentais

O material experimental utilizado foi avaliado no campus da Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL), nos anos de 1987 e 1988.

Foram utilizadas três cultivares de feijão:

- Small White: originada dos Estados Unidos (Califórnia), com porte semitrepador (hábito III), ciclo de 95 dias, semente de cor branca e tamanho pequeno. (17g/100 sementes).
  
- Rio Tibagi: originada da América Central, hábito indeterminado com guia curta (hábito II), ciclo 90 dias, sementes de cor preta e tamanho pequeno. (20g/100 sementes).

- Jalo: originada em Minas Gerais (Patos de Minas), com porte semitrepador (hábito III), ciclo de 85-90 dias, sementes de cor amarela e tamanho grande. (50g/100 sementes).

Para assegurar que as cultivares eram homozigóticas antes dos cruzamentos elas foram plantadas por uma geração, em casa de vegetação, em vasos de barro com capacidade de 13l, com densidade de 3 plantas/vaso. Deste plantio coletou-se as sementes que foram usadas para os cruzamentos.

As cultivares de sementes pequenas foram cruzadas com a cultivar de sementes grandes, em todas as combinações possíveis, inclusive levando-se em consideração os recíprocos. Os cruzamentos obedeceram a metodologia sugerida por BUIHAND (9) e VIEIRA (87). Desses cruzamentos obteve-se oito populações correspondentes:  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ , bem como seus recíprocos.

As cultivares e as populações oriundas dos cruzamentos, foram avaliadas em campo, no delineamento em blocos casualizados, com duas repetições. Cada parcela experimental foi composta por uma linha onde o número total de plantas dependeu do número de sementes disponíveis. O espaçamento entre linhas foi de 0,50 m. Em torno dos blocos foi colocada uma bordadura utilizando-se a cultivar "Carioca 80".

O experimento foi instalado no inverno, com semeadura efetuada em julho, quando utilizou-se uma adubação de 400 kg/ha

da fórmula  $4N - 14P_2O_5 - 8K_2O$ , mais 150 kg/ha de sulfato de amônio em cobertura, aos 30 dias após a semeadura. A cultura foi irrigada de acordo com a necessidade das plantas.

Para se fazer a avaliação por planta, as mesmas foram etiquetadas individualmente, para sua identificação.

Avaliou-se as seguintes características, por parcela:

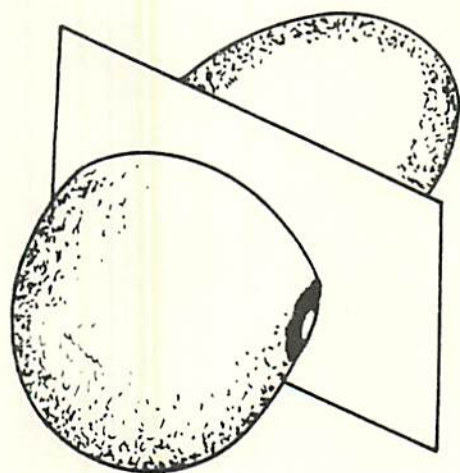
- a) *Peso médio da semente por planta*: obtido a partir de uma amostra de 20 sementes de cada planta, em miligramas.
- b) *Volume médio da semente por planta*: a mesma amostra de 20 sementes serviu para a medição do volume, utilizando-se o princípio do deslocamento de líquido (álcool 70° GL) em proveta graduada, proposto por Arquimedes, com dados fornecidos em mililitros (HOSTALACIO & VALIO, 44).
- c) *Densidade das sementes por planta*: procedeu-se a divisão do peso médio da semente por planta pelo volume médio da semente por planta, com resultados de densidades fornecidos em mg/ml.
- d) *Número de Células do tegumento*: estimado a partir da coleta de uma vagem/planta nas parcelas., com as



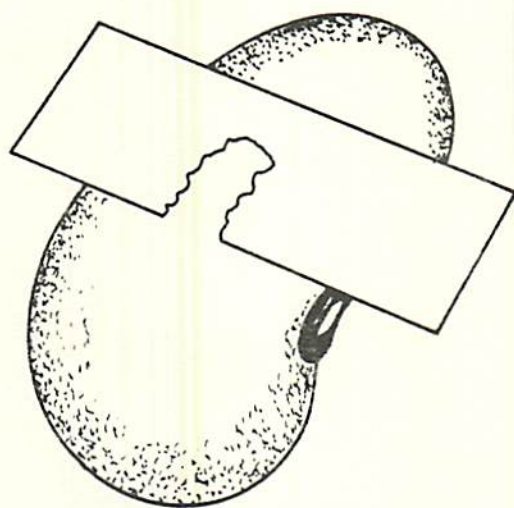
sementes apresentando alto teor de umidade, após terem atingido seu ponto de maturidade fisiológica (cerca de 35 dias após antese), para facilidade de execução dos cortes (HSU, 45).

Foram efetuados cortes transversais, com o auxílio do micrótomo, região mediana da semente e cortes manuais paradérmicos, atingindo a camada dos macroesclereídeos (*Figura 2*). As lâminas foram montadas utilizando técnicas semelhantes à proposta (BEÇAK, 6) diferindo no que se refere ao tempo de desidratação, que foi 30 minutos em cada álcool, bem como a diafanização. Utilizou-se a safranina como corante nos cortes transversais e verde brilhante nos cortes paradérmicos e montagem em Entellan.

Procedeu-se a contagem das células do tegumento, referente à camada mais externa dessas - os macroesclereídeos - em ambos os cortes, com o Microscópio Óptico CARL ZEISS JENA 30 - G060, Câmara Clara frontal CARL ZEISS JENA, com a combinação de lentes - objetiva 100x e Câmara Clara 8x. A área abrangida no campo foi de  $1,67 \mu\text{m}^2$ .



a)



b)

FIGURA 2. Esquema das regiões e dos tipos de cortes realizados na semente do feijoeiro. a-Corte transversal; b-Corte paradérmico.

### 3.2. Procedimentos das análises estatísticas e genéticas

Inicialmente, para verificar o efeito dos cruzamentos recíprocos, utilizando-se os dados médios, procedeu-se uma análise de variância envolvendo todos os materiais. Através do teste "t", foram testados os contrastes estabelecidos em função da origem do material utilizado como progenitor feminino.

Utilizando-se os dados médios e desconsiderando-se o efeito dos cruzamentos recíprocos, procedeu-se uma análise de variância, de acordo com o seguinte modelo:

$$Y_{ij} = \mu + a_i + b_j + e(ij)$$

onde:

- $Y_{ij}$  - observação da população  $i$  no bloco  $j$ ;
- $\mu$  - efeito da média geral;
- $a_i$  - efeito da população de ordem  $i$  ( $i = 1, \dots, a$ );
- $b_j$  - efeito do bloco de ordem  $j$  ( $j = 1, 2$ );
- $e_{(ij)}$  - efeito residual de ordem  $ij$ .

Posteriormente, estimou-se a variância ao nível de planta, para cada um dos tratamentos envolvidos.

Na Tabela 1, são apresentados o esquema de análise de variância com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados



médios,  $E(QM)$ , e os componentes de variância fenotípica dentro das gerações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ .

Estimou-se os componentes da média utilizando-se o modelo sem interação, através do método dos quadrados mínimos. O ajuste ao modelo foi avaliado pela metodologia de CAVALLI, apresentada por MATHER & JINKS (53, 54). Estimou-se também os diferentes componentes da variância fenotípica e genética utilizando-se a metodologia apresentada por MATHER & JINKS (54), isto é:

$$\hat{\sigma}_E^2 - \text{Variância ambiental} = \frac{1}{3} \left[ \hat{\sigma}_{P_1}^2 + \hat{\sigma}_{P_2}^2 + \hat{\sigma}_{F_1}^2 \right]$$

sendo:

$\hat{\sigma}_{P_1}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{P_2}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{F_1}^2$  são as variâncias fenotípicas, ao nível de planta, obtidas em  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$ , respectivamente.

$$\hat{\sigma}_A^2 - \text{Variância genética aditiva} = 2 \cdot \hat{\sigma}_{F_2}^2 - \hat{\sigma}_{RC_1}^2 - \hat{\sigma}_{RC_2}^2$$

sendo:

$\hat{\sigma}_{F_2}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{RC_1}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{RC_2}^2$  são as variâncias fenotípicas, ao nível de planta, obtidas por  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ , respectivamente.

$$\hat{\sigma}_D^2 - \text{Variância de dominância} = \left[ \hat{\sigma}_{RC_1}^2 + \hat{\sigma}_{RC_2}^2 \right] - \hat{\sigma}_{F_2}^2 - \hat{\sigma}_E^2$$

A estimativa da herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) ao nível de plantas foi obtida segundo a expressão:

$$h_r^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_F^2}$$

O erro da estimativa da herdabilidade foi estimado segundo expressão apresentada por VELLO & VENCOVSKY (85).

$$S \left[ \hat{h}_r^2 \right] = \left\{ 2 \left[ \left[ \frac{1}{\sigma_{F2}^2} \right] \left[ \frac{\sigma_{RC1}^2}{n_5 + 2} + \frac{\sigma_{RC2}^2}{n_6 + 2} \right] + \left[ \frac{1}{n_4 + 2} \right] \left[ 2 - \hat{h}_r^2 \right]^2 \right] \right\}^{\frac{1}{2}}$$

onde:

$S \left[ \hat{h}_r^2 \right]$  : erro associado a estimativa da herdabilidade no sentido restrito.

$n_4$ ,  $n_5$  e  $n_6$  : número de indivíduos na geração  $F_2$  e dos dois retrocruzamentos, respectivamente.

TABELA 1. Esquema da análise da variância, em blocos casualizados, ao nível de médias, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios  $E(QM)$  e os componentes da variância fenotípica ao nível de plantas das gerações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$ ,  $RC_2$ .

F.V	GL	QM	$E(QM)$	F
Blocos	$r - 1$	$Q_B$	$\sigma_e^2 + a.\sigma_B^2$	$Q_B/Q_1$
Gerações	$p - 1$	$Q_2$	$\sigma_e^2 + r.\sigma_P^2$	$Q_2/Q_1$
Resíduo	$(r-1)(p - 1)$	$Q_1$	$\sigma_e^2$	

Populações	GL	$\sigma_F^2 = QM$	Componentes da Variância fenotípica
Dentro $P_1$	$n_1 - 1$	$Q_A$	$\sigma_E^2$
Dentro $P_2$	$n_1 - 1$	$Q_B$	$\sigma_E^2$
Dentro $F_1$	$n_1 - 1$	$Q_C$	$\sigma_E^2$
Dentro $F_2$	$n_2 - 1$	$Q_D$	$\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$
Dentro $RC_1$	$n_3 - 1$	$Q_E$	$\frac{1}{2} \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \frac{1}{2} F + \sigma_E^2$
Dentro $RC_2$	$n_3 - 1$	$Q_F$	$\frac{1}{2} \sigma_A^2 + \sigma_D^2 - \frac{1}{2} F + \sigma_E^2$

Onde:

$\sigma_e^2$  - variância do resíduo.

$\sigma_B^2$  - variância entre blocos.

$\sigma_P^2$  - variância genética entre populações.

F - Covariância entre efeito dos locos em homozigose (efeito aditivo) e locos em heterozigose (efeito de dominância);

$$F = \alpha.\delta$$



#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Inicialmente deve ser enfatizado que no cruzamento envolvendo as cultivares *Rio Tibagi*, de grãos pequenos e *Jalo*, de grãos grandes, foram obtidas sementes  $F_1$ , porém, logo após os primeiros dias de desenvolvimento, as plantas  $F_1$  paralizaram seu crescimento com a morte da gema apical e, conseqüentemente não foi possível a obtenção das sementes  $F_2$  e demais gerações. Essa incompatibilidade, em certos cruzamentos, está provavelmente associada ao processo de domesticação que o feijão sofreu.

A domesticação do feijão ocorreu, ao que tudo indica, envolvendo regiões distintas. Devem ser destacadas as regiões da América Central, com temperaturas elevadas e baixas altitudes, onde foram domesticados os feijões de sementes pequenas com predomínio da phaseolina "S" e a região Sul Andina, envolvendo Peru e Argentina, com temperaturas mais baixas e grandes altitudes, onde foram domesticados os feijões com

phaseolina tipo "T" (33, 34, 81). É provável que devido a esta domesticação divergente tenha sido desenvolvido algum mecanismo de isolamento, impedindo o fluxo gênico entre germoplasmas destas regiões, mantendo bem diferenciado os tamanhos das sementes.

Esse mecanismo de incompatibilidade foi relatado pela primeira vez por DAVIS & FRAZIER (21) e seu controle genético foi intensamente investigado e discutido (5, 18, 72, 77, 84, 86, 89). Em todos os casos relatados, a incompatibilidade ocorre quando estão envolvidos cruzamentos entre cultivares de sementes grandes e pequenas. De acordo com SING & GUTIERREZ (77), 2 genes ( $DL_1$  e  $DL_2$ ) estão envolvidos no controle da incompatibilidade, com ações complementares, onde o genótipo  $DL_1 DL_1 dl_2 dl_2$  de um material com sementes pequenas é incompatível com o genótipo  $dl_1 dl_1 DL_2 DL_2$  de sementes grandes. Na geração  $F_1$  do cruzamento, dois alelos dominantes estarão presentes nos dois locos -  $DL_1$  e  $DL_2$  - surgindo a incompatibilidade, que nestes casos é devida ao genótipo  $DL_1 dl_1 DL_2 dl_2$ . Para as cultivares que diferem em tamanho e não mostram a incompatibilidade, seus genótipos são  $dl_1 dl_1 dl_2 dl_2$ .

Portanto, nos cruzamentos efetuados entre as cultivares *Rio Tibagi* e *Jalo*, a incidência da incompatibilidade ocorreu como resultado de um genótipo  $DL_1 dl_1 DL_2 dl_2$  na geração  $F_1$ , reunindo os dois alelos dominantes, dos dois genes, de ações complementares, originados da cultivar *Rio Tibagi*, com genótipo



$DL_1 DL_1 dl_2 dl_2$  e da cultivar *Jalo*, com genótipo  $dl_1 dl_1 DL_2 DL_2$ .

No caso da cultivar *Small White* constata-se que seu genótipo deva ser  $dl_1 dl_1 dl_2 dl_2$  por não ter mostrado incompatibilidade nos cruzamentos, como também, em outras oportunidades, não manifestou sintomas da mesma.

Os dados obtidos relativos à peso, volume e densidade das sementes estão apresentados nas tabelas A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub> e A<sub>3</sub> respectivamente. De início, como era esperado, ocorreu uma ampla variação entre os pais para as 3 características analisadas. Deve-se ressaltar também que o número de plantas avaliadas, especialmente nos retrocruzamentos, foi inferior ao que é normalmente recomendado, (MATHER & JINKS, 54).

Na tabela A<sub>4</sub> são apresentados os valores médios por parcela das características avaliadas, de cada progenitor e geração descendente. Vê-se com clareza, como já foi comentado, que existe uma acentuada variação entre os progenitores, especialmente para peso e volume das sementes.

Convém salientar também, que as gerações aí referenciadas dizem respeito à geração da planta e não da semente, isto é: a geração  $F_1$  produz sementes  $F_2$  e a geração  $F_2$ , sementes  $F_3$ .

Considerando que a semente  $F_1$  apresentou fenótipo igual ao progenitor feminino, isto é, ocorreu diferença entre os recíprocos, esse fenômeno, pode ser explicado de duas maneiras: efeito materno ou herança citoplasmática. (10, 62, 81). Para discernir entre os dois, faz-se necessário certificar se as



diferenças entre os cruzamentos recíprocos persistem ou não. Em caso positivo seria uma evidência de herança citoplasmática e, em caso negativo, de efeito materno. (Figura 3)

As análises de variância realizadas com o intuito de comprovarem as diferenças entre os cruzamentos recíprocos, são apresentadas na tabela 2. Constata-se, para todas as características, em todas as gerações, exceto na geração  $F_2$  para peso da semente, que o teste  $F$  nas comparações, não foi significativo. Isso é uma prova de que, para esta característica, o que explica o fenômeno é o efeito materno uma vez que as diferenças observadas nas sementes  $F_1$  de acordo com o progenitor feminino, não persistem.

Uma semente de leguminosa apresenta maior ou menor tamanho em função principalmente, do maior ou menor acúmulo de matéria seca nos tecidos cotilédones. Os cotilédones, por sua vez, são consequência da informação genética resultante do cruzamento efetuado, ou seja, do zigoto. Sendo assim, a semente  $F_1$  deveria expressar a informação do zigoto, no desenvolvimento dos cotilédones, independente da planta utilizada como fêmea. Se assim ocorresse, não era para se detectar diferença entre cruzamentos recíprocos e, consequentemente, nenhum efeito materno. Como ocorreu esta diferença é possível inferir que o desenvolvimento do grão, está sobre a influência do tegumento, independente da informação existente para o crescimento dos

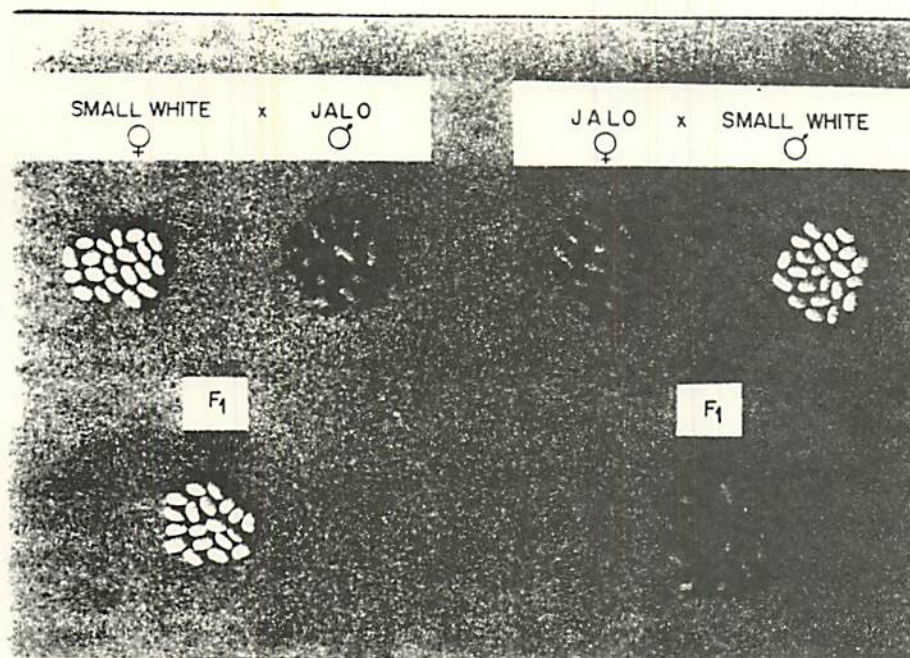


FIGURA 3. Variabilidade fenotípica para os híbridos recíprocos  $F_1$ , do cruzamento 'Jalo x Small White'.

TABELA 2 Resumo da análise de variância do peso, volume e densidade de sementes de feijão provenientes do cruzamento 'Jalo x Small White' e seus recíprocos.

FV	GL	Peso		Volume		Densidade	
		QM	F	QM	F	QM	F
Blocos	1	3936,26	3,34	2287,66	4,41	10,11	0,52
Entre Populações	(9)	(113217,16)		(8326,24)		(41,71)	
P <sub>1</sub> vs P <sub>2</sub>	1	65002,05	55,22**	49782,53	95,88**	100,70	5,19*
F <sub>1</sub> vs F <sub>1</sub>	1	73,36	0,06	12,67	0,02	8,91	0,46
F <sub>2</sub> vs F <sub>2</sub>	1	7665,88	6,51*	800,89	1,54	6,13	0,32
RC <sub>1</sub> vs RC <sub>1</sub>	1	15,45	0,01	665,12	1,28	59,14	3,05
RC <sub>2</sub> vs RC <sub>2</sub>	1	17,51	0,01	101,41	0,20	19,32	0,99
Resíduo		1177,10		519,20		19,42	

Obs.: Somente os contrastes de interesse foram desdobrados.

\* \*\* Teste de F significativo ao nível de 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.



cotilédones. Como o tegumento é um tecido materno, ele funciona como um recipiente pré-determinado, independente do potencial de crescimento contido no zigoto em desenvolvimento.

Em ervilha (*Pisum sativum*) por exemplo, o tamanho da semente é uma resultante do tamanho dos cotilédones, que surgem aos 6 dias após polinização, crescendo como resultado do aumento em número e tamanho das células (HAYWARD, 43). Também na mesma espécie o uso de cultivares com tamanhos de sementes divergentes, na produção de híbridos recíprocos, mostrou que estes têm permitido o reconhecimento de dois sistemas de controle, ou seja, um interno, dependente unicamente do genótipo da semente e outro externo, dependente de fatores ambientais (DAVIES, 20).

No que diz respeito ao acúmulo de matéria seca na semente do feijão, HSU (45) mostra que cultivares de sementes pequenas completam a formação de sua estrutura celular básica mais cedo, bem como o acúmulo de matéria seca. Cultivares de sementes grandes por outro lado, apresentam um desenvolvimento mais significativo após 20 dias pós antese, apresentando portanto, um período de armazenamento de nutrientes maior, sendo este um fator bastante diferenciador do tamanho da semente.

Considerando que o crescimento do grão é dependente da atuação do tegumento, procedeu-se uma análise cito-histológica, (Figura 3) para verificar uma possível influência do número de células do tegumento como explicação para as diferenças no

crescimento e desenvolvimento das sementes, das duas cultivares

Procedeu-se uma análise de variância entre e dentro para o número de células do tegumento, com resultados registrados na tabela 3, bem como, comparou-se por meio de contrastes a média dos pais, a média dos  $F_1$  e a média dos pais com a média dos  $F_1$ , pelo teste 't', com resultados registrados na tabela 4. Os resultados médios obtidos para corte transversal, mostraram que a cultivar *Jalo* apresenta um menor número de células que a cultivar *Small White* (Figura 4-a). Não houve diferença entre as sementes produzidas nas plantas  $F_1$ , mostrando que o efeito materno não persiste, mesmo a nível citológico. A média dos pais não diferiu da média dos híbridos, sugerindo um controle aditivo na manifestação do caráter.

Para os resultados do número de células no sentido paradermico, as conclusões foram semelhantes. A cultivar *Jalo* também apresentou menor número e os híbridos não diferiram. (Figura 4-b) A única diferença é que ocorreu uma significância quando se comparou a média dos pais com a média dos híbridos, sugerindo uma dominância no sentido de reduzir o número de células no híbrido.

Considerando que a cultivar *Jalo* apresenta maior tamanho dos grãos e um menor número de células por área, é fácil entender que o maior tamanho de seu grão esteja associado a um maior tamanho de suas células. Também constatou-se, concordando

TABELA 3. Resumo da análise de variância do número de células no tegumento das sementes, provenientes de cortes transversais e paradérmicos, das cultivares Jalo e Small White, bem como seus híbridos.

	Transversal		Paradérmico	
	GL	QM	GL	QM
Entre populações	3	60,387**	3	1674,311**
Dentro de pop	120	1,974	120	156,603

TABELA 4. Resultados médios do número de células, provenientes de cortes transversais e paradérmicos, das cultivares Jalo e Small White, bem como seus híbridos, em uma área de  $1,67 \mu\text{m}^2$ , do tegumento das sementes.

Geração	Transversal	Paradérmico
Jalo	8,28	62,92
Small White	11,18	79,48
Jalo x S. White	9,90	64,22
S. White x Jalo	10,72	60,30



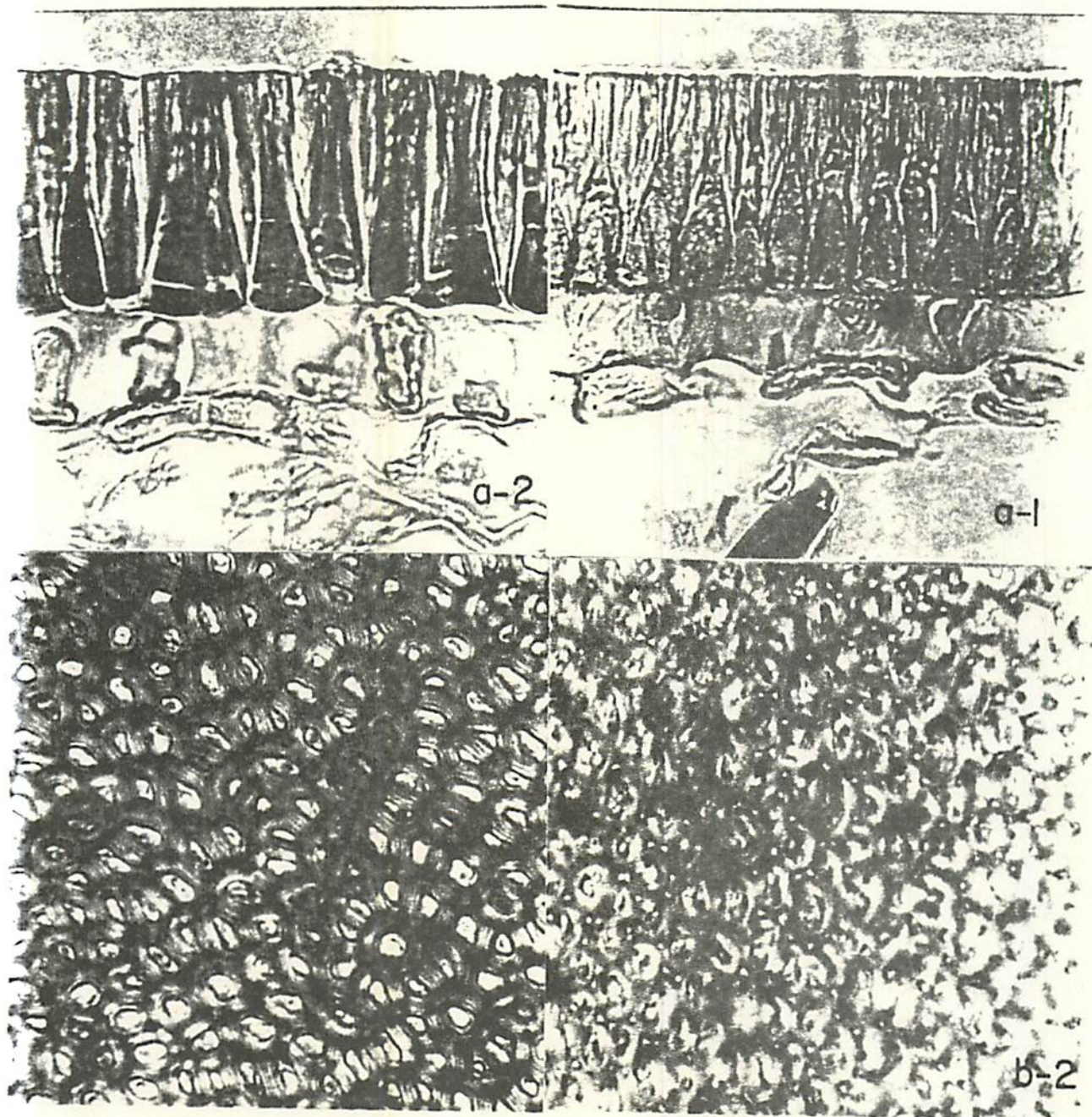


FIGURA 4. Fotomicrografia do tegumento do feijão. a-2 - Corte transversal - cv Jalo. a-1 - Corte transversal - cv Small White. b - 1 - Corte paradérmico - cv Jalo. b - 2 - Corte paradérmico - cv Small White (160x).



com observações de KORBAN et alii (50) e DESHPAND (24), que a cultivar *Small White* apresenta um tegumento mais delgado e com menor teor de lignina em suas paredes celulares, uma vez que o mesmo assimilou pouco a coloração utilizada em contraposição com a cultivar *Jalo*, de tegumento colorido, que em função do maior teor de lignina, mostrou uma coloração mais intensa com o corante. (Figuras a-1 e a-2)

Tem sido observado que algumas cultivares de feijão, especialmente aquelas de grãos maiores, apresentam com o decorrer do tempo pós-colheita, um endurecimento do tegumento, o que é vulgarmente denominado de '*casca dura*'. Essa característica é indesejável uma vez que contribui para a demora no cozimento dos grãos bem como para a menor absorção d'água, o que contribui para reduzir a germinação e o vigor das sementes. É provável que essa característica esteja associada ao maior teor de lignina no tegumento, já que a cultivar *Jalo* manifesta com frequência essa característica. Do exposto, seria interessante no futuro, observar a ocorrência de um menor teor de lignina no tegumento, como um provável indicador de uma melhor performance do material no que se refere à qualidade culinária.

Como não ocorreu efeito entre os cruzamentos recíprocos, procedeu-se uma análise de variância para verificar o efeito das populações, desconsiderando a origem da planta mãe. Os resultados estão apresentados na tabela 5. Verifica-se para os

caracteres peso e volume que ocorreram diferenças altamente significativas entre populações, porém o mesmo não ocorreu para a densidade.

Constata-se também, amplitudes diferentes para as variâncias dentro das populações. Como era esperado ela foi sempre maior para a população  $F_2$ , uma vez que, além da variância ambiental existe uma grande contribuição da variância genética. Para as demais populações, evidencia-se a variância dentro do  $P_1$  (Jalo) que foi superior a da população  $F_1$  e  $P_2$ , para peso e volume. Infere-se que, para a cultivar com sementes maiores o efeito ambiental seja mais pronunciado.

Com base nas médias, foram estimados os componentes genéticos, tendo sido o modelo aditivo e sem efeito epistático testado pela metodologia de CAVALLI (1952), citado por MATHER & JINKS (54). Está registrado nas tabelas 6, 7 e 8 que o teste  $X^2$  foi não significativo, para as comparações das médias observadas com as esperadas, estimadas a partir dos componentes genéticos e ambiental, da média. Isso mostra que o modelo aditivo dominante, sem a inclusão de efeitos epistáticos, foi suficiente para explicar os resultados obtidos. (RAMALHO & VENCovsky, 65). Estes resultados são coincidentes com os obtidos por REIS *et alii* (66) envolvendo os cruzamentos entre as cultivares 'Roxão' x 'Small White' e 'Manteigão Fosco 11' x 'Rosinha EEP 125 - 19'. A ausência de efeitos epistáticos tem sido confirmada também em vários outros trabalhos em que foi



TABELA 5. Resumo da análise de variância do peso, volume e densidade de sementes de feijão, provenientes do cruzamento 'Jalo x Small White'.

FV	GL	QM		
		Peso	Volume	Densidade
Bloco	1	17.138,00**	15.264,06**	26.253,90
Gerações	5	290.229,80**	217.843,72**	35.765,64
Erro	5	3.357,40	3.480,86	35.413,65
Dentro de $P_1$	34	3.079,39	2.117,65	33,56
Dentro de $P_2$	34	1.062,85	550,52	95,16
Dentro de $F_1$	41	2.198,39	1.305,86	43,41
Dentro de $F_2$	100	4.255,78	3.377,09	112,24
Dentro de $RC_1$	25	3.057,19	2.133,93	54,45
Dentro de $RC_2$	21	2.669,10	2.074,46	95,20

TABELA 6. Teste de escala conjunto, do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para o caráter peso médio das sementes.

Populações	Nº de plantas	$\bar{Vx}$	Média (mg)	
			Observada	Esperada
Jalo	36	85,5386	440,87	416,00
Small White	36	29,5236	185,83	179,94
$F_1$	43	51,1253	320,81	295,78
$F_2$	102	41,7233	261,65	299,07
$RC_1$	27	113,2293	337,78	355,89
$RC_2$	23	106,7640	240,35	237,87
$\chi^2$				9,43

TABELA 7. Teste de escala conjunto, do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para o volume médio das sementes.

Populações	Nº de plantas	$V\bar{x}$	Média (ml)	
			Observada	Esperada
Jalo	36	58,8236	360,83	338,87
Small White	36	15,2922	139,58	135,69
$F_1$	43	30,3688	259,42	240,34
$F_2$	102	33,1087	206,47	238,81
$RC_1$	27	79,0344	269,26	291,13
$RC_2$	23	82,9784	186,30	188,01
$\chi^2$				9,09

TABELA 8. Teste de escala conjunto, do cruzamento entre as cultivares Jalo x Small White, para a densidade média das sementes.

Populações	Nº de plantas	$V\bar{x}$	Média (mg/ml)	
			Observada	Esperada
Jalo	36	0,9322	123,22	122,98
Small White	36	2,6433	202,61	189,69
$F_1$	43	1,0095	123,65	118,46
$F_2$	102	1,1004	129,58	137,40
$RC_1$	27	2,0167	126,85	120,72
$RC_2$	23	3,8080	130,39	154,08
$\chi^2$				5,51



estudado o controle genético do peso dos grãos (4, 55, 59, 71).

As estimativas dos parâmetros genéticos de médias são apresentadas na tabela 9. Depreende-se, para as 3 características, que a contribuição dos locos em heterozigose - efeito de dominância - apresentou magnitude semelhante ao do efeito aditivo, considerando-se os erros das estimativas.

A ocorrência de dominância na manifestação desse caráter também tem sido constatada em outras oportunidades (38, 39, 70), porém, na maioria dos trabalhos relatados na literatura, tem sido mencionado que o efeito aditivo é predominante no controle desse caráter. (4, 12, 55, 56, 59, 66, 68, 70, 83)

A não concordância entre esses resultados pode ser devida à metodologia utilizada, à diferenças na constituição genética dos materiais envolvidos em cada caso e, principalmente, à manifestação do ambiente. Sobre esse último aspecto deve ser salientado que tem sido mostrado em algumas oportunidades que a proporção da dominância em relação à aditividade pode ser alterada devido à ação de fatores ambientais (38, 39, 68). Nesse contexto, HAMBLIN & MORTON (39) observaram, por exemplo, que a dominância relaciona-se inversamente com a densidade de plantio, inclusive sugeriram que, devido a este fato as populações segregantes devam ser conduzidas nas mesmas condições em que o material será utilizado. SANTOS (68), em cruzamento dialélico observou que, para os dois



locais onde desenvolveu seu experimento, em um deles houve predominância da ação gênica aditiva e, no outro, a de dominância, explicando o fato como sendo devido à diferença de competição a que as plantas foram submetidas, sendo que no local de menor competição ocorreu predomínio da ação gênica de dominância. Além disso, como ressaltam MATHER & JINKS (53 e 54), a utilização de componentes de médias apresenta o inconveniente de que os efeitos dos vários genes que controlam o caráter podem ser em sentido contrário e o componente 'a' reflete a soma algébrica desses efeitos; portanto, pode induzir a uma interpretação de ocorrência de dominância mais acentuada que a verdadeira. Essa é a provável razão nesse caso, uma vez que, quando se utilizou a variância, as estimativas de dominância foram até negativas, isto é, próximas de zero (Tabela 10). Assim é possível inferir que, também nesse trabalho, houve predominância da ação gênica aditiva, no controle do caráter.

Como já foi mencionado, o número de plantas utilizado, especialmente para os retrocruzamentos, foi aquele do recomendado. Contudo, ao que tudo indica, esse fato não teve implicações mais sérias, uma vez que os erros das estimativas foram relativamente pequenos (Tabela 9).

As estimativas da herdabilidade no sentido restrito, ao nível de plantas, foi superior a 65%, em todas as características, mostrando que a proporção da variância genética aditiva,

TABELA 9. Resultados dos componentes de média obtidos do cruzamento Jalo x Small White', e dos erros das estimativas.

	Peso	Volume	Densidade
m	271,61 $\pm$ 9,61	208,69 $\pm$ 7,99	136,72 $\pm$ 1,37
a	27,33 $\pm$ 9,83	27,63 $\pm$ 8,15	- 6,87 $\pm$ 1,42
d	32,95 $\pm$ 14,16	40,31 $\pm$ 11,36	- 13,55 $\pm$ 2,01
$h_r^2$	65,45 $\pm$ 8,80	75,38 $\pm$ 10,18	66,67 $\pm$ 8,97

TABELA 10. Resultados dos componentes de variância obtidos do cruzamento 'Jalo x Small White'.

	Peso	Volume	Densidade
$\sigma_A^2$	2.785,27	2.545,79	74,83
$\sigma_D^2$	- 643,03	- 493,38	- 19,97

em relação à variância genética total foi grande e que também o efeito ambiental, na manifestação do caráter, não é acentuado. Estimativas da herdabilidade no sentido restrito, para o peso da semente do feijoeiro, de magnitude semelhante a essa tem sido encontrada em várias oportunidades. Assim é que MOTTO et alii (55) encontraram valores em torno de 86%; PANIAGUA & PINCHINAT (59), 64 a 81%; REIS et alii (66), valores de até 54%.

Todos esses resultados corroboram as observações anteriores, onde também pode-se visualizar, para o caráter peso da semente do feijoeiro, grandes sucessos com a seleção.

A cultivar de sementes pequenas - *Small White* - mostrou uma maior densidade (Tabela 8). Como essa cultivar apresentou um maior número de células por unidade de área, isso realça que nesse material, as células se encontram mais justapostas do que na cultivar *Jalo*.



## 5. CONCLUSÕES

1. Constatou-se na geração  $F_1$  da semente, diferenças nos cruzamentos recíprocos, mas não na geração  $F_2$ , indicando a presença do efeito materno.

2. O desenvolvimento do grão sofre grande influência do tegumento, que é um tecido materno, uma vez que representa uma barreira física, pela sua localização como envoltório da semente, impedindo a expressão do genótipo da semente, e do genótipo contido nas células cotiledonares.

3. A cultivar Jalo apresentou menor número de células, por unidade de área que a Small White e portanto, o maior tamanho de sua semente está associado ao maior tamanho de suas células.

4. O controle genético do caráter foi devido à genes com efeito predominantemente aditivo. As estimativas da  $h_r^2$  foram superiores a 65%, evidenciando que, para esses caracteres dos grãos do feijoeiro, há grande probabilidade de sucesso com a seleção.

## 6. RESUMO

Esse trabalho foi realizado com a finalidade de verificar a presença de efeito materno e fornecer novos subsídios a respeito do controle genético do tamanho das sementes do feijoeiro (Phaseolus vulgaris L.). Para isso procedeu-se os cruzamentos de uma cultivar de sementes grandes - Jalo -, com outra de sementes pequenas - Small White -. Foram avaliados os dados do peso, volume e densidade dos grãos. Os progenitores e as populações  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $RC_1$  e  $RC_2$ , com os respectivos recíprocos, foram avaliados sob condição de campo, no delineamento em blocos casualizados, com duas repetições, no Departamento de Biologia da ESAL (Escola Superior de Agricultura de Lavras), em 1987. Procedeu-se a contagem de células do tegumento, com o auxílio de cortes transversais e paradérmicos, dos progenitores e das sementes da planta  $F_1$ . Estimou-se os componentes genéticos de médias e a herdabilidade no sentido restrito, ao nível de plantas. Constataram-se, na geração  $F_1$  da semente, diferenças nos cruzamentos recíprocos,



mas não na geração  $F_2$ , indicando a presença do efeito materno. O desenvolvimento do grão sofre grande influência do tegumento, que é um tecido materno, uma vez que representa uma barreira física, pela sua localização como envoltório da semente, impedindo a expressão do genótipo contido nas células cotiledonares. A cultivar Jalo apresentou menor número de células por unidade de área que Small White e portanto, o maior tamanho de suas sementes está associado ao maior tamanho de suas células. O controle genético do caráter foi devido à genes com efeito predominantemente aditivo. As estimativas da  $h^2_r$  foram superiores a 65%, evidenciando que, para esses caracteres do grão do feijoeiro, há grande probabilidade de sucesso com a seleção.

## 7. SUMMARY

This work was an attempt primarily to investigate maternal effects on seed size in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and, secondly, to provide new information about the genetic control of this characteristics. Crosses between large e small seeded cultivars - Jalo and Small White, respetively - were made in 1987 at the Biology Departament, ESAL, Lavras (MG). Seed weight, volume and density were the traits evaluated. Both parental populations as well as  $F_1$  ,  $F_2$  ,  $BC_1$  ,  $BC_2$  and their respective reciprocal populatinos were evaluated under field conditions. Experimental design was a randomized complete block with two replications. Counting of the seed tegument cells of progenitors and  $F_1$  plants was done in both cross and paradermal sections. Genetic components of means and narrow sense heritability estimates were calculated at plant level. Differences among reciprocal crosses were observed in  $F_1$  in opposition to  $F_2$  seed generation. This fact could be explained as the presence of maternal effect. The developing seed was

heavily affected by the tegument, a maternal tissue, which function as a physical barrier due to its location covering, the whole seed and, thus, blocking the expression of the genotype present in the cotyledonal cells. Jalo cultivar as compared to Small White exhibited less cells per unit area. This observation led to the conclusion that seed size is associated to cell size. It was concluded also that genetic control of seed size is due predominantly to additive gene effects. Narrow sense heritabilities estimates were higher than 65%, showing that it is possible to obtain great success with selection for all three grain characters of the common bean.



## 5.REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 01.ADAMS, M. W. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean, Phaseolus vulgaris L, Crop Science, Madison, 7(5):505-10, Sept./Oct. 1967.
- 02.AGGARWAL, W. D. & T. P. SING. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in kidney bean (Phaseolus vulgaris L.). The Indian Journal Agricultural Science, New Delhi, 43(9):845, Sept., 1973.
- 03.ALLARD, R. W. Princípios do Melhoramento Genético das Plantas. São Paulo, Edgard Blücher, 1971, 381p.
- 04.AL-MUKHTAR, F. A. & D.P. COYNE. Inheritance and association of flower, ovule, seed, pod, and maturity characters in dry edible beans (Phaseolus vulgaris L.) Journal of American Society for Horticultural Science, Mount, 106(6):

713-719, 1981.

05. BASSET, M. J. A dwarfing gene that reduces seed weight and pod length in common bean. Journal of the American Society of Horticultural Science, Month, 107(6): 1058-61, Nov., 1982.
06. BEÇAK, W. & PAULETE, J. Técnicas de citologia e Histologia. Rio de Janeiro, Livros Técnicos e Científicos. 1976. V.1, 305 p.
07. BLISS, F.A. & BROWN, J.W.S. Breeding Common Bean for Improved Quantity and Quality of Seed Protein. In: JANICK, J., ed. Plant Breeding Reviews. Westport, Avi Publishing Company, 1983. V.1, p. 59-102.
08. BOLLINI, R. and M. J. CHRISPEELS. The rough endoplasmic reticulum as the site of reserve - protein synthesis in developing Phaseolus vulgaris cotyledons. Planta, Berlin. 146:487-501, 1979.
09. BUISSAND, T. J. The crossing of bean (Phaseolus vulgaris) Euphytica, Wageningen, 5(1):41-50, 1956.

10. BURNS, G. W. Genética - Uma Introdução à Hereditariedade.  
Rio de Janeiro, Interamericana, 5<sup>a</sup> Ed. 1984, 558p.
  
11. CAMACHO, L. H.; C. CARDONA & S. H. OROZCO. Variancias genéticas y heredabilidad en caracteres cuantitativos del frijol. In: CONGRESSO NACIONAL DE INGENIEROS AGRONOMOS, 3., Manizales Colômbia, 1965. Memórias... Manizales, Ministério da Agricultura, 1965. p.86-7.
  
12. CHUNG, J.H. & STEVENSON, E. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. New Zealand Journal of Agricultural Research, Wellington, 16: 223-31, 1973.
  
13. CENTRO INTERNATIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. Sistemas de producción de frijol. Cali, 1975. 64p.
  
14. COLIN, S. M. Identificación de las Especies Mexicanas y Cultivadas del Genero Phaseolus. México. Colégio de Postgraduados, Esc. Nac. de Agric. Chapingo, 1966. 15p. (Série Invest. n<sup>o</sup> 8)
  
15. ----- Infiltration Genetica entre Phaseolus coccineus L. México. Colégio de Postgraduados, Esc. Nac. de Agric. Chapingo, 1967. 48p. (Série Invest. n<sup>o</sup> 9).



- 16.----- Origem de Phaseolus vulgaris L. (Frijol comun).  
Agronomia Tropical, Maracay XVIII (2):191-205, 1968.
- 17.----- & EVANS, A.M. Exploring the genetic isolating  
mechanism between Phaseolus vulgaris L. and Phaseolus  
coccineus Lam. Ann Rept. of the Bean Improv Coop. (16):  
39-41, 1973.
- 18.COYNE,D.P. A genetic study of "crippled" morphology resembly  
virus symptoms in Phaseolus vulgaris L. The Journal  
Heredity, Baltimore, 56:162-176, May./June, 1965.
- 19.CUNHA, J. M. Influência da densidade da semente do feijoei-  
ro (Phaseolus vulgaris L.) na germinação, no vigor e na  
produção da planta. Piracicaba, ESALQ,1977. np.(Disserta-  
ção de Mestrado).
- 20.DAVIES, D. R. Studies of seed development in Pisum sativum.  
I - Seed size in reciprocal crosses. Planta, Berlin. 124:  
297-302, 1975.
- 21.DAVIS, D. W. & FRAZIER, W. A. The incidence of three  
abnormalities in F<sub>2</sub> progeny of crosses between true  
bushes and Blue Lake derived bush snap beans. Ann. Rept.  
Bean Improv. Coop. 7:14-16, 1964.

22. DEBOUCK, D. G. Primary Diversification of *Phaseolus* in the Americas: Three Centers? Plant Genetic Resource Newsletter. Rome, (67):2-8, 1985.
23. DEBOUCK, D. G. & HIDALGO, R. Morfologia de la planta de frijol comun 7-41 p. In: LOPEZ, M; FERNANDES, F & SCHOONHOVEN, A. V. Frijol: Investigación y Producción, Cali, PNUD/CIAT, 1985, 419p.
24. DESHPANDE, P. K. and BHASIN, R. K. Embriological studies in *Phaseolus aconitifolius*. Jacq. OBS. Botanical Gazette, Chicago, 135(2):104-13, 1974.
25. ESAU, K. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo, USP 1974. 293p.
26. EVANS, A. M. Beans (*Phaseolus* spp. Leguminosae Papilionatae). In: SIMMONDS, N. W., ed. Evolution of Crop Plants. London, Longman, 1976. p.168-72.
27. FALCONER, D. S. Introdução à Genética Quantitativa. Viçosa, Imprensa Universitária, 1981, 279p.
28. FOOLAD, M. R. & BASSIRI, A. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield

components in a common bean diallel cross. The Journal Agricultural Science, London, 100(1):103-8, Feb. 1983.

29. FREYTAG, G. F. Varition of the Common Bean in Central America. Washington, Univ. St. Louis, 1955. 159p (Thesis PhD).
30. GARDNER, C. O. & EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross and related populations. Biometrics, Releigh, 22:439-52, 1966.
31. GENTRY, H. S. Origin oh the common bean, Phaseolus vulgaris. Economic Botany, New York, 23(1):55-69, Jan./Mar. 1969.
32. ----- The ancestor of the common bean and its potential as a breeding resource In Dry Bean Research Conference, 9. Fort Collins, 1968. Report Fort Collins, S. ed. 73-78, 1968.
33. GEPTS, P.; KMIECIK, K.; PEREIRA, P. and BLISS, F. A. Dissemination Pathways of Common Bean (Phaseolus vulgaris Fabaceae ). Deduced from Phaseolin Electrophoretic Variability. I -The Americas. Economic Botany, New York, 42(1):73-85, Jan./Mar. 1988.



- 34.----- ; OSBORN, T.C.; RASAKA, K. & BLISS, F. A. Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (Phaseolus vulgaris); evidence for multiple centers of domestication. Economic Botany, New York, 40: 451-68, 1986.
35. GERALDI, I. O. Possibilidades de seleção para maior teor e melhor qualidade da proteína da soja. Palestra: Soja, perspectivas genéticas aplicadas ao melhoramento. Curitiba, 1986.
36. GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Australian Journal Biological Sciences, Melbourne, 9(4): 463-93, 1956.
37. HALL, T. C.; McLEESTER, R. C. and BLISS, F. A. Equal expression of the maternal and paternal alleles for polypeptide subunits of the major storage protein of the bean Phaseolus vulgaris L. Plant Physiology, Washington, 59(6):1122-24, June, 1977.
38. HAMBLIN, J. Effect of environment, seed size and competitive ability on yield and survival of Phaseolus vulgaris L. Euphytica, Wageningen 24(2):435-45, June, 1975.

- 39.----- & MORTON, J. R. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (Phaseolus vulgaris L.). Euphytica, Wageningen, 26(1):75-83, Jan., 1977.
- 40.HARLAN, J. R. Crops and Man. A.S.A. and C.S.S.A.. Madison, USA, 1975. Cap. 12, p.227-36.
- 41.HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics, Wiscosin, 39:789-809, 1954.
- 42.----- The theory and analysis of diallel crosses II. Genetics Wisconsin. 43(1):63-85, 1958.
- 43.HAYWARD, H.E. Estrutura de las plantas utiles. Buenos Aires, Editorial Acme, 1953. 667p.
- 44.HOSTALACIO, S. & I. F. M. VALIO. Desenvolvimento dos frutos de feijão em diferentes regimes de irrigação. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, 19(1):53-57, Jan. 1984.
- 45.HSU, F. C. A developmental analysis of seed size in common bean. Crop Science, Madson. 19(2):226-30, Mar./Abr. 1979.

46. JINKS, J. L. & B. I. HAYMAN. The analysis of diallel crosses. Maize Genetics Cooperation News Letter, Ithaca, 27:48-54, 1953.
47. KAPLAN, L. Archeology and domestication in American Phaseolus (beans). Economic Botany, New York. 19(4):358-68, Oct./Dec., 1965.
48. ----- What is the origin of the common bean? Economic Botany, New York. 35(2):240-54. Abr./June, 1981.
49. ----- ; LINCH, T. F. e SMITH Jr., C. E. Early cultivated beans (Phaseolus vulgaris) from an intermontane peruvian valley. Science, Washington, 179(4068):76-7, Jan. 1973.
50. KORBAN, S. S.; COYNE, D. P.; WEIHING, I. L. and HANNA, M. A. Testing methods variation, morphological and genetics studies of seed-coat craking in dry beans (Phaseolus vulgaris L.). Journal of the American Society for Horticultural Science, Mount. 106(6):821-828, 1981.
51. LELEJI, O. I.; DICKSON, M. H.; CROWDER, L. V. & BOURKE, J. B. Inheritance of crude protein percentage and its correlation with seed yield in beans, Phaseolus vulgaris



- L. Crop. Science, Madison, 12(2):168-171, Mar./Abr. 1972.
52. MA, Y & BLISS, F. A. Seed proteins of common bean. Crop Science, Madison, 18(3):431-7, May/June 1978.
53. MATHER, K. & JINKS, J. L. Biometrical Genetics. 2. ed. London, Chapman and Hall, 1971. 383p.
54. ----- & ----- Introdução à Genética Bimétrica. Ribeirão Preto, SBG, 1984, 242p.
55. MOTTO, E.; SORESSI, G. P. & SALAMINI, F. Seed size inheritance in a cross between mild and cultivated common beans (P. vulgaris L.) Genetics, Wisconsin, 49:31-6, 1978.
56. NEI, M. Studies of the applications of biometrical genetics to plant breeding. Japan, Kyoto University Japan, 1961. 100p. (Memoris of the college of agriculture Kyoto University 82).
57. NIENHUIS, I. & SING, S. P. Combining Ability Analyses and Relationships Amonag Yield, Yield Components and Architectural Traits in Dry. Crop Science, Madison, 26(1):21-7, Jan./Feb. 1986.

58. OPIK, H. Development of cotyledon cell structure in ripening Phaseolus vulgaris seed. Journal Experimental Botany, London. 19:64-76, 1968.
59. PANIAGUA, C. V. & PINCHINAT, A. M. Critérios de Selección para mejorar el rendimiento de grano en frijól (Phaseolus vulgaris L.) Turrialba, Costa Rica, 26(1):126-31, Feb./Mar. 1976.
60. POLIGANO, G. B. Breeding for protein percentage and seed weight in Phaseolus vulgaris L. The Journal Agricultural Science, London. 99(1):191-7, Aug. 1982.
61. PORTER, W. M. Genetic control of protein and sulfur contents in dry bean, Phaseolus vulgaris L. Purdwe University, 1972. (Thesis PhD)
62. RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos & BRASIL, C. A. P. P. Notas de aula prática de genética na agricultura. Lavras, COOPESAL, 1989. 200p.
63. ----- ; SANTOS, J. B. dos; CECILIA, F. C. S. & ANDRADE, M. A. Seleção de progênies no feijão "Pintado" e estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos. Ciência e Prática. Lavras, 3(1):51-7, Jan./Jun. 1979.

- 64.----- ; SANTOS, J. B. dos & ZIMMERMANN, M. J. de O. Genética quantitativa aplicada ao melhoramento do feijoeiro. vol II, 1989.
- 65.----- e VENCovsky, R. Estimacão dos componentes de variância genética em plantas autógamas. Ciência Prática. Lavras, 2(2):117-40, Jul./Dez. 1978.
- (66) REIS, W.P.; RAMALHO, M. A. P. & BRASIL, C. A.P.P. Herança do tamanho da semente do feijão (Phaseolus vulgaris L.). Ciência e Prática. Lavras, 5(1):66-71, 1981.
67. ROMERO, J.; SUN, S.M.; McLEESTER, R.C.; BLISS, F.A. & HALL, T.C. Heritable variation in a polypeptide subunit of the major storage protein of the bean (Phaseolus vulgaris L.) Plant Physiology, Washigton, 56(6):776-9, Dec., 1975.
68. SANTOS, J. B. Controle genético dos caracteres agronômicos e potencialidades de cultivares de feijão (Phaseolus vulgaris L.) para o melhoramento genético. Piracicaba, ESALQ, 1984. 223P. (Tese Doutorado)
- 69.----- ; VENCovsky, R. & RAMALHO, M. A. P. Controle genético da produção de grãos e de seus componentes



primários em feijoeiro. Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, 20(10):1203-11, Out. 1985.

70. SARAFI, A. A yield component selection experiment involving american and iranian cultivars of the common bean. Crop Science, Madison, 18(1):5-7, Jan./Feb. 1978.
71. ----- ; YAZDI-SAMADI, B. & ZALI, A. A. Heterosis and heritability for yield and yield components in F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generations of a bean cross. Iranian Journal of Agricultural Research, Shiraz, 4(1):3-5, 1976.
72. SHII, C.T.; TEMPLE, S.R. & MOK, D.W. Expression of developmental abnormalities in hybrids of Phaseolus vulgaris L.: Interaction between temperatura and allelic dosage. The Journal of Heredity, Baltimore, 71(3):219-22, June, 1980.
73. SILVA, C. C. da Situação e problemas da cultura do feijão (Phaseolus vulgaris L.) em quatro municípios da microrregião homogênea 192 (Zona da mata, Minas Gerais). Viçosa, UFV. Imprensa Universitária, 1982, 74p.
74. SILVA, C. M. da. Maturação da semente e determinação da época adequada de colheita do feijão. Viçosa, UFV, 1975. 32p. (Tese MS)

75. SING, B. B. & HADLEY, H. H. Maternal control of oil syntheses in soybeans, Glycine max L. Crop Science, Madson, 8(5):622-5, Sept./Oct. 1968.
76. ----- & ----- Maternal and cytoplasmic effects on seed protein content in soy beans. Glycine max L. Merrill, Crop. Science 12(5):583-5, Sept./Oct. 1972.
77. SING, P. & GUTIERREZ, J. A. Geographical distribution of the DL<sub>1</sub> and DL<sub>2</sub> genes causing hybrid dwarfism in Phaseolus vulgaris L.; their association with seed size and their significance to breeding. Euphytica, Wageningen 33(2):337-45, June 1984.
78. SING, S. P. Gene pools in cultivated dry bean. Annv. Rep. Improv. Coop. (N.Y.). (31):180-2, 1988.
79. ----- Patrones de Variación en el Frijol Común. In: CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. Hojas de frijol - Boletim informativo del programa de frijol del CIAT. Cali, Colombia, 1968. V.10, n.2, p.6-8.
80. ----- Patterns of Variation in Cultivated Common Bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae). Economic Botany, New York, 43(1):37-57, 1989.



81. STRICKBERGER, M. W. Genética. 2 ed. Barcelona, Ed. Omega, 1982. 937p.
82. TOLEDO, J. F. F. & KIIHL, R. A. R. Métodos de análise dialélica do modelo genético em controle das características, dias para floração e número de folhas trifolioladas em soja. Pesquisa Agropecuária Brasileira. Brasília, 17 (5):745-55, maio 1982.
83. TOUGUTHAISRI, R. Genetic analysis of morphological characteristics of field bean (Phaseolus vulgaris L.) as expressed in a diallel cross. In: CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL, 1980. Resúmenes Analíticos sobre Frijol. (Phaseolus vulgaris L.) Cali, 1980. v.5, p.181-2. (Resumo, 4461).
84. VAN RHEENEN, H. A. A sub-lethal combination of two dominant factors in Phaseolus vulgaris L. Ann Rept. Bean Impr. Coop. 22:67-69, 1979.
85. VELLO, N. A. & VENCovsky, R. Variâncias associadas às estimativas da variância genética e coeficiente de herdabilidade. In: Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiróz". Relatório Científico, n.p. Piracicaba, 1974. p.238 -48.



86. VIEIRA, A. L.; RAMALHO, M A. P. & SANTOS, J. B. Crossing incompatibility in some bean cultivars utilized in Brazil. Revista Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 12 (1):169-171, 1989.
87. VIEIRA, C. Cultura do Feijão. Viçosa, Imprensa Universitária, 1978. 146p.
88. VOSS, J. Hojas de Frijol. Boletín Informativo del Programa de Frijol del CIAT. Cali-Colômbia, 10(2):Diciembre 1988.
89. YORK, D.W. & DICKSON, M. H. Segregation of a semi-lethal or crippled condition, from crosses involving P. I. 165-435. Ann Rept Bean Impr. Coop. 18:88-9, 1975.
90. WALDER, V. L. M. C. Qualidade das sementes de feijão (Phaseolus vulgaris L.) semeadas pelos agricultores de alguns municípios do Estado de Minas Gerais. Lavras, M.G. ESAL, 1977. 45p. (Tese MS)
91. WENDT, V.; MACHADO, J. C. da; VIEIRA, M. G. G. C. das & PITTIS, J. E. Avaliação do nível de ocorrência de Colletotrichum lindemuthianum (Sacc & Magn) Bri & CAV. em sementes de feijão (Phaseolus vulgaris L.) utilizadas por agricultores do município de Lavras, M.G. Ciência e Prática, Lavras, 12(2):158-66, Jul./Dez. 1988.

A P P E N D I C E

A-1 Peso médio das sementes (mg) por planta, das cultivares Jalo e Small White e das populações descendentes.

	P <sub>1</sub>		P <sub>2</sub>		F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>		BC <sub>1</sub>		BC <sub>2</sub>								
	Jalo x Small White		Small White x Jalo		Jalo x Small White		Small White x Jalo		F (JxSW)xJ F (SWxJ)xJ		F (JxSW)xSW F (SWxJ)xSW								
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II							
395	431	100	170	341	263	390	406	341	341	202	357	281	364	358	336	222	241	238	175
530	496	221	175	363	305	323	305	229	229	399	279	333	410	419	290	152	188	237	187
473	430	168	222	244	406	403	275	226	226	320	220	293		264	337	336	274	266	188
454	443	236	214	325	259	346	311	275	275	275	216			367	375	264	171	237	301
462	385	217	160	210	347	369	297	150	150	273	294			407	352	290	239	209	348
399	445	156	220	289	338	355	373	265	265	240	361			240	330	278	250		
387	414	162	159	304	289	256	292	307	307	315	157			278	384		237		
388	510	188	149	287		320	349	127	126	270	373			362	387				
383	436	170	161	261		293	306	131	152	269	325			220	337				
417	546	188	202	274			304	243	243	286	380			243	334				
481	435	144	193	344			321	152	152	216	196				353				
423	579	193	165	385				244	244	317	310				466				
452	520	176	195	348				183	210	274	343								
441	377	220	233	304				225	251	174	405								
369	363	201	144	351					410	219	326								
417	462	187	224	320					325	243	176								
384	544	219	206						220	212	321								
445	356	132							256	385	342								
		220							277	221	200								
									264	221	343								
									260	276	353								
									336	192	293								
									287	297	333								
									225	274									
									385	284									
										265									
										308									
										231									
										277									
										258									
										215									
										249									



A 2. Volume médio das sementes (ml). por planta, das cultivares Jalo e Small White e das populações descendentes.

P <sub>1</sub>		P <sub>2</sub>		F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>		BC <sub>1</sub>		BC <sub>2</sub>	
				Jalo x Small White	Small White x Jalo	Jalo x Small White	Small White x Jalo	F (JxSW)xJ	F (SWxJ)xJ	F (JxSW)xSW	F (SWxJ)xSW
I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
325	350	100	125	275	300	260	225	250	275	175	200
450	400	175	140	250	225	175	160	275	325	100	140
375	350	125	160	310	200	175	150	250	350	275	225
365	350	175	150	275	250	200	200		200	275	225
375	450	165	125	280	225	100	300		290	200	150
325	335	120	135	275	300	200	125		300	275	180
325	325	125	125	200	250	250	300		185	250	275
300	415	130	100	250	300	260	275		225	275	175
325	350	150	125	225	250	250	230		275	325	
330	450	150	150	250	250	100	150		175	250	
380	350	105	150	275	275	100	250		180	275	
325	475	125	125	325	275	175	275		280	280	
360	400	125	150	275	200	105	325		380	380	
350	300	175	175	250	200	200	250				
300	300	150	100	275	140	125	125				
345	400	140	165	275	190	200	250				
365	420	170	150		325	325	275				
350	300	100			275	275	150				
		150			200	175	275				
					175	200	300				
					225	225	225				
					200	200	260				
					200	200	250				
					225	225	240				
					225	225	225				
					250	250	250				
					235	235	235				
					225	225	210				
					175	175	175				
					200	200	200				
					150	150	150				



A-4. Resultados médios dos pesos, volumes e densidades das sementes por parcela, juntamente com seus desvios dentro das parcelas, obtidos do cruzamento Jalo x Small White.

Geração	Peso (mg)		Volume (ml)		Densidade (mg/ml)	
	I	II	I	II	I	II
Jalo	427,78 $\pm$ 42,72	454,00 $\pm$ 65,83	348,33 $\pm$ 35,81	377,65 $\pm$ 54,66	122,67 $\pm$ 5,70	123,78 $\pm$ 5,89
Small White	184,11 $\pm$ 35,38	187,76 $\pm$ 29,16	139,74 $\pm$ 25,19	140,00 $\pm$ 21,35	131,58 $\pm$ 11,79	134,94 $\pm$ 6,78
F <sub>1</sub> Jalo x Small White	309,38 $\pm$ 46,97	329,57 $\pm$ 47,89	241,13 $\pm$ 36,65	268,57 $\pm$ 46,16	122,06 $\pm$ 7,89	123,14 $\pm$ 4,45
F <sub>1</sub> Small White x Jalo	339,44 $\pm$ 46,80	316,64 $\pm$ 44,54	260,00 $\pm$ 32,79	256,82 $\pm$ 33,71	130,44 $\pm$ 4,64	120,73 $\pm$ 3,55
F <sub>2</sub> Jalo x Small White	233,38 $\pm$ 69,55	255,62 $\pm$ 67,96	178,13 $\pm$ 58,70	201,92 $\pm$ 58,91	132,44 $\pm$ 8,62	130,35 $\pm$ 6,98
F <sub>2</sub> Small White x Jalo	262,58 $\pm$ 50,79	291,43 $\pm$ 69,13	205,97 $\pm$ 46,37	230,68 $\pm$ 62,11	127,25 $\pm$ 12,17	130,59 $\pm$ 12,39
RC <sub>1</sub> - F (JxSW) x Jalo	302,33 $\pm$ 27,23	387,00 $\pm$ 32,53	243,33 $\pm$ 35,47	337,50 $\pm$ 17,68	125,00 $\pm$ 10,58	114,50 $\pm$ 3,53
RC <sub>1</sub> - F (SWxJ) x Jalo	323,89 $\pm$ 74,42	357,58 $\pm$ 44,27	243,00 $\pm$ 56,13	286,25 $\pm$ 40,06	129,55 $\pm$ 4,09	125,33 $\pm$ 7,75
RC <sub>2</sub> - F (JxSW) x S.White	257,00 $\pm$ 63,36	228,57 $\pm$ 36,10	200,00 $\pm$ 59,16	182,14 $\pm$ 30,39	131,50 $\pm$ 11,00	125,71 $\pm$ 8,22
RC <sub>2</sub> - F (SWxJ) x S.White	237,40 $\pm$ 20,16	239,80 $\pm$ 79,25	185,00 $\pm$ 13,69	177,00 $\pm$ 69,07	128,40 $\pm$ 8,65	137,60 $\pm$ 8,90