



JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

**PARÂMETROS GENÉTICOS E FENOTÍPICOS
EM POPULAÇÕES SEGREGANTES DE
FEIJOEIRO ORIUNDAS DE CRUZAMENTOS
INTRA E INTER CONJUNTOS GÊNICOS**

LAVRAS - MG

2012

JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

**PARÂMETROS GENÉTICOS E FENOTÍPICOS EM POPULAÇÕES
SEGREGANTES DE FEJJOEIRO ORIUNDAS DE CRUZAMENTOS
INTRA E INTER CONJUNTOS GÊNICOS**

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

Orientador

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

LAVRAS - MG

2012

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

Borel, Jerônimo Constantino.

Parâmetros genéticos e fenotípicos em populações segregantes de feijoeiro oriundas de cruzamentos intra e inter conjuntos gênicos / Jerônimo Constantino Borel. – Lavras: UFLA, 2012.

103 p.: il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2012.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Bibliografia.

1. *Phaseolus vulgaris*. 2. Melhoramento de plantas. 3. Triple Test Cross. 4. Componentes de variância. 5. Epistasia. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 635.6523

JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

**PARÂMETROS GENÉTICOS E FENOTÍPICOS EM POPULAÇÕES
SEGREGANTES DE FEJJOEIRO ORIUNDAS DE CRUZAMENTOS
INTRA E INTER CONJUNTOS GÊNICOS**

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

APROVADA em 12 de junho de 2012.

Dr. Antônio Carlos de Oliveira	EMBRAPA MILHO E SORGO
Dr. César Augusto Brasil Pereira Pinto	UFLA
Dr. Daniel Furtado Ferreira	UFLA
Dr. Isaías Olívio Geraldi	ESALQ-USP

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho
Orientador

LAVRAS – MG

2012

A Deus, que sempre esteve comigo.

OFEREÇO

Aos meus pais, Júlio e Nina; aos meus avós, José Borel, Nelita, José Pedro (in memoriam) e Horica (in memoriam).

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por estar sempre comigo e por me conceder mais essa conquista.

À Universidade Federal de Lavras - UFLA, pela formação e pelo suporte oferecido da graduação ao doutorado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade de cursar o Doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor Magno Antonio Patto Ramalho, pela confiança, orientação, e também pelo exemplo de dedicação dentro e fora da sala de aula.

À Dra Ângela de Fátima Barbosa Abreu, pela co-orientação e agradável convivência.

Aos membros da banca examinadora, pelas críticas construtivas e importantes sugestões para melhoria deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelo conhecimento transmitido durante o doutorado.

Aos professores e amigos Adriano Bruzi e José Airton, pelas sugestões nas análises.

Aos colegas do Programa de Melhoramento Genético do Feijoeiro da UFLA, pelo auxílio na condução dos experimentos e agradável convivência.

Aos colegas do Núcleo de Estudos de Genética e Melhoramento de Plantas (Gen), pelo companheirismo e amizade.

Aos funcionários Léo, Lindolfo, José Carlos, Vera, Heloísa, Zélia, Rafaela, Irondina, e Sebastiana (Dú) por estarem sempre dispostos a colaborar com boa vontade.

À minha esposa Francine, pelo amor, apoio, e suporte nas horas difíceis.

Aos meus pais, Júlio e Maria da Conceição, pelo sacrifício em prol da educação dos filhos. Não tenho palavras para descrever minha gratidão à vocês!

Aos meus irmãos Filipe e Bruna, pelo carinho e incentivo apesar da distância.

Aos colegas de Doutorado (*Dinossauros*) pela agradável convivência e amizade.

Aos amigos, que fazem a caminhada da vida valer a pena!

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram com esse trabalho,
Muito obrigado!

RESUMO

Esse trabalho teve como objetivo comparar populações segregantes de feijoeiro oriundas do cruzamento de genitores de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes por meio de estimativas de alguns parâmetros genéticos e fenotípicos. Foram utilizadas quatro linhagens adaptadas às condições de cultivo brasileiras, sendo duas pertencentes ao conjunto gênico Andino (ESAL 686 e BRS Radiante) e duas do conjunto gênico Mesoamericano (BRSM Majestoso e BRS Valente). Quatro populações F_2 foram obtidas: “A” (ESAL 686 × BRS Radiante); “B” (BRS Valente × BRSMG Majestoso); “C” (BRS Radiante × BRSMG Majestoso) e “D” (ESAL 686 × BRS Valente). A partir daí dois trabalhos distintos foram conduzidos. No primeiro, o objetivo foi comparar o desempenho de progênies das quatro populações. Foram avaliadas 55 progênies $F_{2:3}$ na safra das águas 2010/2011, e posteriormente ($F_{2:4}$) na safra da seca de 2011, juntamente com os genitores e a cultivar Pérola. Os caracteres avaliados foram o número de dias para o florescimento, massa de 100 grãos (g) e produtividade de grãos (kg ha^{-1}). Estimou-se a variância genética, herdabilidade na média de progênies, herdabilidade realizada e ganho esperado com a seleção. O segundo trabalho teve como objetivo investigar a ocorrência de epistasia e verificar se esta difere entre as populações para a produtividade de grãos e massa de 100 grãos. Utilizou-se a segunda geração do TTC de Kearsey e Jinks (1968) na qual amostra aleatória de plantas F_2 de cada população foi retrocruzada para os pais e para a F_1 obtendo assim três tipos de progênie em cada planta (L_1 , L_2 e L_3). Os três tipos de progênies de cada população foram avaliados em experimentos contíguos. De maneira geral, constatou-se que progênies de populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes apresentaram maiores estimativas de variância genética, herdabilidade na média de progênies, herdabilidade realizada e ganho esperado com a seleção. Entretanto apresentaram menor média de produtividade de grãos quando comparadas às populações de mesmo conjunto gênico. A epistasia foi detectada para ambos os caracteres, entretanto a ocorrência foi diferente entre as populações. Para produtividade de grãos a epistasia foi significativa apenas nos cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes (populações “C” e “D”), ao passo que no caráter massa de 100 grãos a epistasia foi detectada nas populações “B”, “C”, “D”.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*. Melhoramento de Plantas. Triple Test Cross. Componentes de variância. Epistasia.

ABSTRACT

This work aimed to compare common bean segregant populations from intra and inter gene pool crosses by estimates of some genetic and phenotypic parameters. We used four lines adapted to growing conditions in Brazil, two belonging to the Andean gene pool (ESAL 686 and BRS Radiante) and two of the Mesoamerican gene pool (BRSM Majestoso and BRS Valente). Four F_2 populations were obtained: "A" (ESAL 686 \times BRS Radiante), "B" (BRS Valente \times BRSMG Majestoso), "C" (BRSMG Majestoso \times BRS Radiante) and "D" (ESAL 686 \times BRS Valente). From there two distinct works were conducted. At first, the objective was to compare the performance of progeny of four populations. We evaluated 55 progenies $F_{2:3}$ during the rainy season 2010/2011, and later (progenies $F_{2:4}$) in the dry season of 2011, together with the parents and Pérola cultivar. The characters evaluated were the number of days to flowering, mass of 100 grains (g) and grain yield (kg ha^{-1}). We estimated the genetic variance, heritability of the average progeny, realized heritability and expected gain with selection. The second study aimed to investigate the occurrence of epistasis and check if this differed between populations for grain yield and mass of 100 grain. We used the second generation of the TTC of Kearsy and Jinks (1968) in which a random sample of F_2 plants from each population was backcrossed with the parents and the F_1 obtaining three types of progeny on each plant (L_1 , L_2 and L_3). The three types of progeny from each population were evaluated in contiguous experiments. Overall, we found that progeny populations derived from parents of different gene pools had higher estimates of genetic variance, heritability of the average progeny, realized heritability and gain of selection. However had a lower average yield compared to the populations of the same gene pool. Epistasis was detected for both characters however the occurrence was different among populations. Epistasis was significant for grain yield only in the crosses between lines from different gene pools (populations "C" and "D"), while epistasis was detected for the mass of 100 grains in the population "B", "C", "D".

Keywords: *Phaseolus vulgaris*. Plant Breeding. Triple Test Cross. Variance components. Epistasis.

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1 Introdução Geral	11
1	INTRODUÇÃO GERAL	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	Origem e evolução do feijoeiro	14
2.2	Incompatibilidade entre feijões Andinos e Mesoamericanos	19
2.3	Melhoramento do feijoeiro por meio de cruzamentos entre genitores de conjuntos gênicos diferentes	21
2.4	Controle genético de caracteres quantitativos em feijoeiro	26
2.5	Componentes da variação fenotípica	27
2.6	Metodologias utilizadas no estudo da epistasia em plantas	30
2.7	“Triple Test Cross” - TTC	32
2.8	Utilização da segunda geração do TTC	37
2.9	Importância da epistasia no melhoramento de plantas	40
	REFERÊNCIAS	43
	CAPÍTULO 2 Desempenho de progênies em populações segregantes de feijoeiro oriundas de genitores de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes	52
1	INTRODUÇÃO	55
2	MATERIAL E MÉTODOS	57
2.1	Local	57
2.2	Linhagens utilizadas	57
2.3	Execução experimental	58
2.3.1	Caracteres avaliados e análise dos dados	59
2.3.2	Parâmetros genéticos	60
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	63
4	CONCLUSÃO	71
	REFERÊNCIAS	72
	CAPÍTULO 3 Epistasia em cruzamentos de linhagens de feijoeiro de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes	75
1	INTRODUÇÃO	78
2	MATERIAL E MÉTODOS	80
2.1	Linhagens utilizadas	80
3.2	Hibridações e obtenção das progênies do TTC	80
3.3	Experimento de campo - avaliação da segunda geração do TTC ..	81
3.4	Análise do TTC / Delineamento III	82
4	RESULTADOS	84
5	DISCUSSÃO	89
6	CONCLUSÕES	93

REFERÊNCIAS	94
ANEXOS	96

CAPÍTULO 1

Introdução Geral

1 INTRODUÇÃO GERAL

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) originou-se no continente Americano e sua domesticação ocorreu de forma independente em pelo menos duas regiões principais, a América central e a região dos Andes, o que levou ao desenvolvimento de dois conjuntos gênicos (*pools* gênicos), o Andino e o Mesoamericano (GEPTS et al., 1986). Feijões desses dois conjuntos gênicos apresentam divergência para vários caracteres como hábito de crescimento, tamanho dos grãos reação à estresses bióticos e abióticos assim como produtividade de grãos (KWAK; GEPTS, 2009). Seria esperado que do cruzamento entre feijões Andinos e Mesoamericanos fossem obtidas populações com grande variabilidade genética e média alta de produtividade de grãos, em virtude da grande divergência entre os dois conjuntos gênicos. Entretanto isso não tem sido observado. Na maioria dos casos, os cruzamentos são incompatíveis, ou quando a progênie é viável apresenta baixa produtividade de grãos com média inferior à média dos pais e alguns fenótipos indesejáveis (BRUZI; RAMALHO; ABREU, 2007; JOHNSON; GEPTS, 1999; URREA; SINGH, 1995).

Diversos trabalhos têm sido feitos com o intuito de estudar esse fenômeno e algumas hipóteses têm sido formuladas para explicar o fato. Dentre as explicações para esse baixo desempenho cita-se a ocorrência de epistasia (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; SINGH; URREA, 1995). Os feijões Andinos e Mesoamericanos, durante a evolução nos ambientes específicos, teriam desenvolvido combinações epistáticas que seriam responsáveis pela adaptação aos ambientes de origem, quando essas combinações são desfeitas pelo cruzamento e recombinação ocorre uma perda de adaptação. Estudos envolvendo cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes têm revelado que a epistasia é importante no controle genético de caracteres

quantitativos relacionado à produtividade de grãos (JOHNSON; GEPTS, 2002; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011). Entretanto a maioria dos estudos a esse respeito tem sido feita a partir de cruzamentos de linhagens de conjuntos gênicos diferentes, quase sempre não adaptadas. Não há relatos de estudos comparando populações obtidas de genitores de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes sob mesma condição. Essa informação pode ajudar a compreender melhor o controle genético de caracteres relacionado à produtividade de grãos em feijoeiro.

Diante do exposto o presente teve como objetivos: 1) Comparar progênies de populações segregantes de feijoeiro por meio de estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos a fim de verificar o seu potencial na obtenção de linhagens superiores; 2) Obter informações a respeito da ocorrência de epistasia em populações oriundas de cruzamentos de linhagens adaptadas de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Origem e evolução do feijoeiro

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma espécie autógama, diplóide ($2n = 2x = 22$) pertencente ao gênero *Phaseolus* (VIEIRA et al., 2005). Este gênero possui cerca de 55 espécies, sendo que somente cinco são cultivadas: *P. vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray var. *latifolius* Freeman e *P. polyanthus* Greenman (DEBOUCK, 1999). Dentre estas, *P. vulgaris* é a mais difundida, sendo responsável por grande parte da área plantada no mundo (SINGH, 2001).

Segundo Harlan (1971), *P. vulgaris* é considerada uma espécie não cêntrica ou de origem múltipla, com centros de domesticação independentes. Com base em registros históricos, estudos botânicos e arqueológicos, pode-se inferir que o feijão originou-se nas Américas, local onde se encontra a maior diversidade da espécie. Estudos apontam ampla distribuição de feijoeiros silvestres, ancestrais do feijão comum, desde o norte do México até o noroeste da Argentina (GEPTS; DEBOUCK, 1991).

Por meio de análises eletroforéticas, Gepts (1984, 1988) observou variações nos tipos de faseolina (a principal fração protéica das sementes de feijão) e verificou-se que há correspondência na distribuição geográfica dos tipos dessa proteína entre os feijões silvestres e cultivados. Os feijões com faseolina do tipo 'S' predominam no México e na América Central, ao passo que no sul dos Andes predominam os tipos 'T', 'C', 'H' e 'A'. O tipo 'B' somente foi encontrado em feijões da Colômbia.

Também foi verificada associação entre o tipo de faseolina e o tamanho da semente. Cultivares com os tipos 'T', 'C', 'H' e 'A' têm sementes maiores que as cultivares com os tipos 'S' e 'B' de faseolina. Outros tipos de faseolina

foram identificados por Koenig, Singh e Gepts (1990): O tipo 'J', em formas silvestres da Argentina e o tipo 'I', num acesso silvestre do norte do Peru. Em feijões cultivados, encontram formas variantes da faseolina 'S': 'Sb', em algumas cultivares de sementes pequenas do Brasil, como 'Rio Tibagi' e 'Mulatinho Vagem Roxa'; e 'Sd', predominando nas cultivares dos planaltos do México. Verificou-se, ainda, que a distribuição da faseolina 'B' é mais ampla do que se supunha, abrangendo, além da Colômbia, também parte da América Central (VIEIRA et al., 2005).

Combinando as informações sobre tipos de faseolina e o tamanho das sementes, Gepts et al. (1986) propuseram a existência de três centros de domesticação do feijoeiro: O primeiro no México e na América Central, onde predominam os feijões de grãos pequenos (massa de 100 sementes < 25 g) e faseolina dos tipos 'S'; O segundo na Colômbia, composto por cultivares de sementes pequenas e faseolina do tipo 'B'; E o terceiro no sul dos Andes, correspondente a uma região que se estende do Peru ao noroeste da Argentina, onde predominam os feijões de grãos grandes (massa de 100 sementes >25 g) com faseolina dos tipos 'T', 'A', 'C' e 'H'. O primeiro e o terceiro centro são considerados primários e o da Colômbia, de menor importância. Outros centros de diversidade secundários têm sido considerados em regiões da Europa, Ásia e África (GONZÁLEZ et al., 2009; KWAK; GEPTS, 2009; VIEIRA et al., 2005).

Diante da grande diversidade encontrada nos diferentes acessos, e baseando-se na distribuição ecogeográfica, Singh (1988) propôs o agrupamento de acessos mais semelhantes em doze conjuntos gênicos ("*gene pools*"). Uma descrição detalhada das características de cada um desses conjuntos gênicos é apresentada por Vieira et al. (2005). Posteriormente, Singh, Gepts e Debouck (1991), visando simplificar a classificação, agruparam esses doze conjuntos gênicos em seis raças, sendo três no conjunto gênico Andino (Chile, Peru e

Nova Granada) e três no conjunto gênico Mesoamericano (Durango, Jalisco e Mesoamérica). As principais características dessas raças são descritas a seguir.

A raça M (Mesoamérica) que pertence ao conjunto gênico Mesoamericano envolve os feijões com vagem de 8-15 cm de comprimento e 6-8 sementes/vagem, sendo as cores das sementes variadas e o peso de cem sementes menor que 25g. Possui hábito de crescimento variado, tipo de faseolina predominante 'S' e, além disso, apresenta características como insensibilidade ao fotoperíodo, resistência ao vírus do mosaico comum (gene *I*).

A raça D (Durango) apresenta vagens achatadas, com 5-8 cm de comprimento, sementes com tamanho médio (25-40g/100 sementes), com coloração bege, podendo ser também amarela, creme, cinza, preta, branca, vermelha ou rósea, com ou sem pintas ou estrias. Possui hábito de crescimento indeterminado tipo III, faseolina predominante do tipo 'S', além de esta raça ser fonte de maturação precoce e tolerante à seca e a algumas doenças, como viroses e antracnose.

A raça J (Jalisco), em seu hábitat, pode atingir mais de três metros de altura. Apresenta hábito de crescimento indeterminado tipo IV, faseolina tipo 'S', suas vagens apresentam de 8-15 cm de comprimento, com 5-8 sementes; possui alta capacidade de produção de grãos, alto nível de resistência à antracnose, tolerância à mancha-angular e à baixa fertilidade do solo.

A raça N (Nova Granada), no conjunto gênico Andino, apresenta sementes de tamanho médio (25-40g/100 sementes) e grande (>40g/100 sementes). Possui vagens com alto teor de fibras, medindo 10-20 cm de comprimento e com 4-6 sementes, hábito de crescimento tipos I, II e III, faseolina predominante tipo 'T'. São encontradas nesta raça insensibilidade ao fotoperíodo, precocidade e resistência ao mosaico comum, antracnose e mancha angular.

A raça C (Chile) possui vagens com tamanho médio de 5-8 cm, muitas vezes com reduzido conteúdo de fibras e com 3-5 sementes de tamanho pequeno ou médio; hábito de crescimento predominante tipo III e tipo de faseolina 'C' e 'H'.

Finalmente, a raça P (Peru), que possui vagens frequentemente grandes (10-20 cm), que são distribuídas ao longo do comprimento das plantas ou somente na parte superior dela. Possui sementes grandes, arredondadas, ovais ou alongadas; hábito de crescimento indeterminado ou determinado tipo IV, tipo de faseolina 'C', 'H' e 'T' e é altamente sensível ao fotoperíodo.

Segundo Vieira et al. (2005), no Brasil predominam as raças Nova Granada (feijões do grupo manteiga) e a Mesoamérica (feijões pretos e de grãos tipo carioca).

Além das diferenças morfológicas observa-se que feijões do conjunto gênico Mesoamericano diferem dos feijões do conjunto gênico Andino em uma série de características fisiológicas, principalmente quanto à eficiência fotossintética, o que interfere diretamente na adaptação (GONZÁLEZ et al., 1995). Segundo os autores, feijões Mesoamericanos (tanto selvagens quanto cultivados) geralmente apresentam maior massa específica da folha, maior teor de clorofila, maior taxa de troca de CO₂, além de maior condutividade e densidade de estômatos do que os feijões selvagens e cultivados de origem Andina.

Este fato pode explicar porque feijões Mesoamericanos se adaptam melhor à ambientes mais quentes e áridos, enquanto que os Andinos mostram maior adaptação em ambientes de altitudes elevadas, geralmente mais frios (SINGH et al., 2002). Quando cultivados em ambientes mais quentes, feijões Mesoamericanos tende a apresentar maior produtividade de grãos. Feijões de grãos pequenos (raça Mesoamérica) e médios (raças Durango e Jalisco) com hábito de crescimento indeterminado (tipos II e III) geralmente produzem de 500

a 2000 kg ha⁻¹ a mais que as cultivares de grãos grandes, das raças Chile e Nova Granada (SINGH et al., 2002).

De acordo com Welsh et al. (1995), o mecanismo de compensação da produtividade nos diferentes componentes de produção em ambos os grupos também é diferente. Linhagens do conjunto gênico Andino são mais precoces, apresentam menor número de vagens e menor número de grãos por vagem, porém estes são maiores e mais pesados. Já os feijões do conjunto gênico Mesoamericanos produzem grãos de menor tamanho, maior número de vagens por planta, maior número de grãos por vagem alcançando maiores produtividades.

Outro fato marcante que evidencia a evolução divergente dos feijões nas Américas diz respeito à reação às doenças. Estudos apontam que houve uma coevolução do feijoeiro com os principais patógenos que acometem a espécie em ambas as regiões de domesticação. Isso fez com que os patógenos desenvolvessem certa especificidade em relação aos feijões em seus centros de domesticação (PASTOR-CORRALES, 2004). Como consequência, isolados e raças de origem Andina tendem a ser mais agressivos em feijões do conjunto gênico Andino. Já os isolados Mesoamericanos, embora ataquem primariamente feijões de mesma origem, possuem um padrão de virulência mais amplo, causando doença em ambos os grupos (MIKLAS et al., 2006).

Por meio de ensaios de virulência foi comprovado que esse fenômeno ocorreu entre o feijoeiro e os agentes etiológicos das principais doenças como: mancha angular (*Pseudocercospora griseola*) (GÚSMAN et al., 1995), ferrugem (*Uromyces appendiculatus*) (STAVELY, 1984), antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) (BALARDIN; KELLY, 1998), crestamento bacteriano comum (*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*) (MKANDWIRE et al., 2004), mosaico comum (*Bean Common Mosaic Virus -BCMV*) (DRIJFHOUT, 1978) dentre outras.

Diante dessa enorme variação, vislumbrou-se a possibilidade de realização de cruzamentos entre genitores de diferentes raças e conjuntos gênicos com o objetivo de ampliar a base genética das populações segregantes e também de transferir alelos específicos entre linhagens, porém alguns obstáculos foram encontrados, principalmente a reação de incompatibilidade e o baixo desempenho da população segregante.

2.2 Incompatibilidade entre feijões Andinos e Mesoamericanos

Os primeiros relatos sobre o fenômeno da incompatibilidade foram feitos por Coyne (1965) e Davis e Frazier (1964). Observou-se que em alguns cruzamentos entre linhagens de diferentes origens as plantas da geração F_1 mostravam-se raquíticas, com folhas encarquilhadas, clorose generalizada, sistema radicular atrofiado e quando sobreviviam eram estéreis (GEPTS; BLISS, 1985; SINGH; GUTIERREZ, 1984).

Estudando o controle genético da reação, Shii, Mok e Mok (1980) relataram que o fenômeno é devido a dois genes complementares: DL_1 e DL_2 (Dwarf - Lethal). Segundo os autores, as linhagens Mesoamericanas (faseolina do tipo S) apresentam o genótipo $DL_1DL_1dl_2dl_2$ e as linhagens Andinas (faseolina do tipo T, A, C e H), $dl_1dl_1DL_2DL_2$. Na geração F_1 do cruzamento entre linhagens dos dois grupos surge a incompatibilidade, que é devida ao genótipo $DL_1dl_1DL_2dl_2$. Entretanto, existem linhagens, tanto Mesoamericanas quanto Andinas, que quando cruzadas não apresentam incompatibilidade. Nesse caso, seus genótipos devem ser $dl_1dl_1dl_2dl_2$. Também foi observado que cruzamentos realizados entre linhagens ou entre linhagens e feijões selvagens de mesmo conjunto gênico geralmente não ocorre essa reação (KOINANGE; GEPTS, 1992; MUMBA; GALWEY, 1999).

Shii et al. (1980) também observaram que a incompatibilidade é influenciada pela dosagem alélica e por fatores ambientais, especialmente a temperatura. As plantas heterozigotas ($DL_1dl_1DL_2dl_2$) apresentam crescimento severamente reduzido sob condições de altas temperaturas (acima de $25^{\circ}C$). Contudo, em temperaturas mais amenas, a expressão da incompatibilidade é retardada ou incompleta, o que permitiu a obtenção da F_2 e o estudo da herança desse caráter.

Outros trabalhos foram realizados visando comprovar o controle genético da incompatibilidade. Vilarinho (2004) sugeriu que não deveriam ser apenas dois genes controlando o caráter, propondo a existência de três genes. Arantes, Ramalho e Abreu (2008) propuseram uma alternativa de estudo do controle genético utilizando uma linhagem “ponte” (Small White, de origem Mesoamericana e compatível com as demais), que serviu de veículo para a realização das hibridações entre a linhagem Jalo EEP (Andina) e a linhagem Mulatino da Vagem Roxa (Mesoamericana), já que a geração F_1 deste cruzamento é incompatível. Os híbridos obtidos do cruzamento de Jalo EEP \times Small White e Mulatino da Vagem Roxa \times Small White foram cruzados entre si. Os autores constataram que a descendência segregou 3 compatíveis : 1 incompatível, como era esperado no sistema de dois genes, proposto por Shii et al. (1980). Segundo Arantes, Ramalho e Abreu (2008) as diferenças observadas entre os trabalhos e suas conclusões se devem principalmente à penetrância e expressividade variável dos genes em consequência do efeito ambiental, o que alteraria as segregações esperadas.

Shii, Mok e Mok (1981) sugeriram que os genes DL_1 e DL_2 podem estar relacionados com a regulação da função hormonal ou metabólica. Os autores observaram que restrições no crescimento da raiz em altas temperaturas poderiam ser superadas pela adição de citocinina em solução hidropônica. Em outro trabalho, Beaver (1993) observou que plantas com características típicas

de anormalidade quando submetidas a uma solução com hormônio, apresentavam crescimento normal das raízes adventícias.

Outros trabalhos foram realizados, mencionando o problema e, sobretudo, procurando identificar linhagens com o genótipo dl1dl1dl2dl2, que permitem o cruzamento em ambas as direções, possibilitando sua utilização como genitores “ponte”, isto é, veículo do cruzamento entre linhagens incompatíveis (GEPTS; BLISS, 1986; JOHNSON; GEPTS, 1999; KOINANGE; GEPTS, 1992; MUMBA; GALWEY, 1999).

2.3 Melhoramento do feijoeiro por meio de cruzamentos entre genitores de conjuntos gênicos diferentes

Embora exista a incompatibilidade, hibridações entre linhagens de conjuntos gênicos são viáveis e têm sido realizadas entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes com o intuito de ampliar a base genética e transferir alelos de interesse (MUMBA; GALWEY, 1999).

Para muitos caracteres de herança mais simples (qualitativos) isso tem ocorrido com sucesso. Um dos exemplos mais marcantes é a transferência de alelos de resistência à doenças. Alelos de resistência de origem Mesoamericana têm sido incorporados em linhagens do conjunto gênico Andino, ou introduzidos em regiões em que prevalecem isolados de origem Andina (Leste da África, Colômbia e Equador). De maneira similar alelos de origem Andina também são efetivos quando introduzidos em regiões em que prevalecem isolados Mesoamericanos (América Central, EUA e México) (MIKLAS et al., 2006).

Já para os caracteres de herança mais complexa, como produtividade de grãos, várias tentativas de obter populações segregantes promissoras em cruzamentos entre genitores de diferentes conjuntos gênicos não tem alcançado o mesmo sucesso. Em um estudo conduzido por Welsh et al. (1995) avaliou

progênies $F_{2:6}$, obtidas de populações formadas a partir de cruzamentos entre e dentro de conjuntos gênicos. Nos cruzamentos entre Andinos e Mesoamericanos nenhuma das progênies superou o genitor de pior desempenho para índice de colheita e teor de matéria seca. Já nos cruzamentos entre linhagens de mesmo conjunto gênico a média das populações foi semelhante à média dos pais.

Singh e Urrea (1995) constataram que cruzamentos entre linhagens das raças Mesoamericanas (Durango, Jalisco e Mesoamérica), apresentaram maior produtividade de grãos do que cruzamentos envolvendo raças de origem Andina (Nova Granada, Chile e Peru) ou tendo como um dos pais linhagens Andinas. Resultado semelhante foi observado por Abreu, Ramalho e Ferreira (1999). Por meio de um dialelo entre genitores das raças Durango/Jalisco, Mesoamérica e Nova Granada constatou-se que cruzamentos inter-raciais dentro do conjunto gênico Mesoamericano foram mais promissores para seleção visando o aumento da produtividade de grãos e apresentam maior probabilidade de originar linhagens superiores. Os autores também concluíram que apenas a divergência genética não foi um bom método para escolha de genitores.

Considerando o caráter tamanho dos grãos, a mesma tendência foi observada por González et al. (2009). Foram obtidos cruzamentos entre genitores: de mesma raça, de raças diferentes e entre conjuntos gênicos diferentes. Além das características relacionadas ao tamanho dos grãos, foi avaliada a produtividade de grãos. Para tamanho do grão, constatou-se que os cruzamentos intra-raciais apresentaram menor capacidade geral de combinação quando comparados aos cruzamentos inter-raciais, sobretudo entre as raças Peru, Chile e Nova Granada (Andinas). Este fato evidencia a variabilidade restrita para aumentar o tamanho dos grãos dentro das raças. Já nos cruzamentos entre linhagens Andinas e Mesoamericanas, observou-se que a melhor progênie não superou o melhor genitor. Para produtividade de grãos constatou-se que as

populações geradas nesses cruzamentos apresentaram grande variabilidade, porém associada a grãos de menor tamanho e baixa produtividade.

Dentre as explicações para a perda de adaptação das populações cita-se a ocorrência de epistasia. A evolução divergente em decorrência das diferentes condições ambientais nas regiões de domesticação, fez com que feijões Andinos e Mesoamericanos desenvolvessem combinações epistáticas favoráveis, responsáveis por características de adaptação. Quando essas combinações são desfeitas, como ocorre no caso dos cruzamentos entre conjuntos gênicos, há perda de adaptação e conseqüente queda no desempenho das progênies, muitas vezes chegando a ser inferior à média dos genitores (BRUZI; RAMALHO; ABREU, 2007; JOHNSON; GEPTS, 1999, 2002; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; SINGH; URREA, 1995).

Diante dessa situação, algumas estratégias têm sido propostas para tentar driblar o problema do fraco desempenho das progênies segregantes. Dentre elas destaca-se a seleção recorrente.

A seleção recorrente em feijoeiro tem se mostrado efetiva em várias situações. Em 1990, na Universidade Federal de Lavras (UFLA) foi iniciado um programa de seleção recorrente visando aumentar a produtividade de grãos. A população base foi formada a partir de dez linhagens diferindo em vários caracteres, sendo sete da raça Mesoamérica, duas da raça Nova Granada e uma da raça Durango (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2005). Nos oito primeiros ciclos foi relatado um progresso genético de 26,4%, sendo o progresso por ciclo estimado em 3,3% (SILVA et al., 2010).

Beaver e Kelly (1994) realizaram dois ciclos de seleção recorrente com o objetivo de aumentar o potencial produtivo de feijões do conjunto gênico Andino, por meio da recombinação de linhagens Andinas de sementes grandes, com feijões do conjunto gênico Mesoamericano de hábito indeterminado, (obter progênies de grãos grandes com hábito indeterminado). As progênies foram

avaliadas em F₂ e em F₅. Ambas as estratégias foram eficientes em gerar progênies recombinantes, mas a avaliação mais tardia (F₅) resultou em maior proporção de progênies superiores. As progênies mais produtivas superaram em 30% os pais de hábito determinado.

Outro exemplo de sucesso com a seleção recorrente é relatado por Amaro et al. (2007). Iniciou-se um programa de seleção recorrente fenotípica em feijoeiro para resistência à mancha angular (*Pseudocercospora griseola*). A população base foi formada por meio de um dialelo entre sete linhagens elite com grãos tipo carioca e dez fontes de resistência de origem Andina e Mesoamericana. Segundo Amaro et al. (2007), o ganho estimado foi de 6,4% por ciclo para resistência à doença e o ganho indireto para produtividade de grãos foi de 8,9% por ciclo (considerando os cinco primeiros ciclos).

Conforme comentado por Gepts (1998) e Ramalho, Abreu e Santos (2001), o sucesso da seleção recorrente em caracteres controlados por muitos genes, se deve aos sucessivos ciclos de recombinação, os quais possibilitam recombinar grande número de genes distribuídos em diferentes cromossomos assim como acumular alelos favoráveis de maneira gradativa.

Outra estratégia proposta em cruzamentos de feijões Andinos e Mesoamericanos tem sido o uso do retrocruzamento e suas modificações (SINGH, 2001). Embora esse método seja considerado mais adequado para transferência de alelos que controlam caracteres monogênicos, tem sido proposto visando aumentar a frequência alélica no sentido do genitor mais adaptado ou com o fenótipo desejado (BALDONI; RAMALHO; ABREU, 2008).

De acordo com Singh (2001), os principais tipos de retrocruzamento utilizados para esse fim são: (A) o retrocruzamento recorrente (*recurrent backcrossing*), no qual a geração F₁ do cruzamento da linhagem de interesse (elite) com a linhagem doadora (exótica ou não) é retrocruzada algumas vezes com a linhagem elite. Espera-se, assim, transferir os alelos de interesse da

linhagem exótica e manter a expressão fenotípica da linhagem elite; (B) o retrocruzamento congruente, (*congruity backcrossing*), ou seja, os cruzamentos são feitos alternando-se os pais.

Comparando os dois tipos em cruzamentos inter-raciais, Urrea e Singh (1995) observaram que, para a máxima recombinação entre raças e a retenção de fenótipos desejáveis para características em pais distantemente aparentados, é recomendado o uso do retrocruzamento congruente.

Na tentativa de verificar a eficiência desses métodos de retrocruzamento, foram realizados cruzamentos interespecíficos entre *P. vulgaris* e *P. acutifolius* e, posteriormente, foram feitos vários retrocruzamentos congruentes. Os resultados mostraram que retrocruzamentos congruentes podem ajudar gradualmente a reduzir ou superar barreiras na hibridação interespecífica, como incompatibilidade genotípica, aborto precoce do embrião, esterilidade do híbrido (ANDERSON; ASCHER; HAGHIGHI, 1996; MEJÍA-JIMÉNEZ et al., 1994).

Um estudo conduzido por Baldoni, Ramalho e Abreu (2008) avaliou o efeito da proporção alélica de cada genitor (Andino e Mesoamericano) na produtividade de grãos e outros caracteres. Retrocruzamentos sucessivos foram utilizados para obter populações com diferentes proporções alélicas dos genitores. Para produtividade de grãos, observou-se que as médias das populações diferiram com a frequência alélica dos genitores. A menor média ocorreu na população contendo 50% dos alelos de cada genitor. Segundo os autores, a melhor estratégia para aumentar a produtividade é realizar um ou mais retrocruzamentos com o genitor desejado. A linhagem a ser utilizada como recorrente irá depender dos objetivos do melhorista. Se, por exemplo, o desejo for ter linhagens com grãos grandes, a melhor opção é usar como recorrente o genitor Andino; caso contrário, o Mesoamericano. Entretanto nesse estudo, nenhuma população apresentou média superior à média dos genitores.

2.4 Controle genético de caracteres quantitativos em feijoeiro

Caracteres quantitativos são aqueles controlados por vários genes, com pronunciada influência do ambiente e que apresentam segregação contínua. A grande maioria dos caracteres de importância agrônômica no feijoeiro, tais como porte da planta, ciclo da cultura, produção de grãos e seus componentes primários e reação a alguns patógenos, são exemplos típicos de caracteres quantitativos. Para estes caracteres é necessário conhecer quanto da variação fenotípica é herdável e quais os principais tipos de ação gênica predominantemente envolvidos para auxiliar na escolha da estratégia de melhoramento mais adequada. O controle genético dos caracteres torna-se conhecido a partir das estimativas de parâmetros genéticos. Essas informações podem ser obtidas utilizando componentes de médias ou de variâncias (RAMALHO et al., 2012).

O emprego de médias geralmente apresenta a vantagem de estar associado a erros de menor magnitude, visto que a média é uma estatística de primeira ordem. Porém o emprego das médias apresenta algumas desvantagens como ocorrência do cancelamento dos desvios genéticos de sinais opostos além de não permitir estimar a herdabilidade e o progresso genético (SOUZA; RAMALHO, 1995).

Já o emprego da variância no estudo dos caracteres quantitativos, além de possibilitar estimar a herdabilidade e progresso genético com a seleção, apresenta a vantagem adicional de obter a estimativa sem o cancelamento dos desvios genéticos de sinais opostos, pois esses são elevados ao quadrado. Contudo, componentes de variância normalmente são associados a erros de elevada magnitude, exatamente pelo fato de os desvios serem elevados ao quadrado (BERNARDO, 2010). Detalhes de como obter estimativas de

componentes de média e variância são apresentados por Cruz, Regazzi e Carneiro (2004), Mather e Jinks (1982) e Ramalho et al. (2012).

2.5 Componentes da variação fenotípica

A variação fenotípica é devido a causas genéticas e não genéticas. De maneira geral, para caracteres quantitativos, o fenótipo de um caráter quantitativo é função do genótipo (G), do ambiente (E) e da interação dos genótipos \times ambientes (GE), assim, a variância fenotípica (σ_F^2) contém a variância genética (σ_G^2), a variância ambiental (σ_E^2) e a variância da interação (σ_{GE}^2) (RAMALHO et al., 2012). Como o melhoramento baseia-se na variação herdável, a ênfase será direcionada aos componentes da variância genética.

A variância genética foi decomposta por Fisher (1918) em três componentes: variância genética aditiva (σ_A^2), variância genética de dominância (σ_D^2) e variância genética epistática (σ_I^2). Esses componentes são os constituintes da variância genética (σ_G^2) de uma população em equilíbrio de Hardy-Weinberg, ou então, em populações com frequência alélica de $p=q=1/2$. Para os casos em que a endogamia é diferente de zero e as frequências alélicas, p e q , diferem de $1/2$ outros componentes, além dos já citados, estão presentes conforme descrito por Souza Júnior (1989).

A variância genética aditiva (σ_A^2) é a variância dos valores reprodutivos e é a principal causa da semelhança entre indivíduos aparentados. Em uma população em equilíbrio para “k” locos independentes e desconsiderando a ocorrência de epistasia, tem-se que: $\sigma_A^2 = 2pq\alpha^2$; em que “ α ” é o efeito médio de

uma substituição alélica e dado por: $a = [a + d(q - p)]$. Desse modo, a variância aditiva é: $\sigma_A^2 = 2pq[a + d(q - p)]^2$ (BERNARDO, 2010).

Portanto σ_A^2 é função das frequências alélicas, que varia entre populações, bem como da interação alélica. Se não houver dominância no loco considerado ($d = 0$), então, a variância aditiva será fornecida por $2pqa^2$, ou seja, função apenas do desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio. Isto ocorre também quando $p = q = 1/2$. Contudo, fora destas duas condições, variância aditiva não é sinônimo de efeito aditivo, pois também depende da ocorrência de dominância.

De modo análogo, à variância aditiva, pode-se definir a variância de dominância (σ_D^2) para “k” locos independentes como: $\sigma_D^2 = (2pqd)^2$. Nota-se que, σ_D^2 também é função das frequências alélicas e depende dos desvios de dominância, porém, só será diferente de zero se houver dominância (RAMALHO et al., 2012).

A variância epistática (σ_I^2) também é um componente importante da variância genética e muitas vezes é desconsiderado. O termo epistasia foi inicialmente proposto por Bateson (1907) para designar distorções na segregação mendeliana em tipos de cristas de galinhas. Mais tarde, na decomposição da variação genética, Fisher (1918) observou que interações não alélicas podiam causar distorções entre os valores fenotípicos observados e preditos em seu modelo aditivo-dominante, ele chamou essas diferenças de desvios epistáticos, e essa interação não alélica de “*epistacy*”. Esse termo foi substituído por epistasia e passou a designar as interações tanto no sentido “mendeliano”, quanto “fisheriano” (PHILLIPS, 1998).

A variância epistática corresponde à variância dos desvios da interação entre dois ou mais locos. Segundo Bernardo (2010), os efeitos epistáticos existem quando a soma dos efeitos individuais dos locos são maiores ou

menores que o efeito total dos mesmos, isto é, quando “o total não é igual à soma das partes”. Na ausência de epistasia, o valor genotípico para todos os locos controlando um caráter é igual à soma dos valores genotípicos para os locos individuais, ou seja, a ausência de variância epistática indica que os locos atuam de acordo com um modelo aditivo-dominante. Porém, quando a epistasia está presente, o valor genotípico de um indivíduo não é estimado completamente pela soma dos locos individuais (BERNARDO, 2010).

A variância epistática pode ser também decomposta em função das interações entre os diferentes tipos de efeitos gênicos (COCKERHAM, 1954; KEMPTHORNE, 1954). Considerando apenas dois locos, a interação entre valores genéticos, em ambos os locos, ou epistasia do tipo $[i]$, origina uma variância aditiva \times aditiva (σ_{AA}^2); a interação dos valores genéticos de um loco e os desvios de dominância de outro loco, epistasia do tipo $[j]$, origina a variância aditiva \times dominante (σ_{AD}^2). Já a interação entre desvios de dominância de dois locos, ou epistasia do tipo $[l]$, origina a variância dominante \times dominante (σ_{DD}^2). Logo, a variância epistática ou da interação para esse modelo simples de dois locos com dois alelos é dada por: $\sigma_I^2 = \sigma_{AA}^2 + \sigma_{AD}^2 + \sigma_{DD}^2$. Se três locos estivessem envolvidos, variâncias do tipo aditiva \times aditiva \times aditiva (σ_{AAA}^2) ou aditiva \times aditiva \times dominante (σ_{AAD}^2), etc., seriam também incluídas como componentes da variância epistática, e assim por diante.

Na literatura existem várias metodologias para a estimação de componentes de variância em plantas autógamas (RAMALHO et al., 2012). Algumas dessas metodologias têm sido utilizados em feijoeiro como: avaliação de linhas puras (RAMALHO et al., 1979); o método de Mather (MESQUITA, 1989; TEIXEIRA; RAMALHO; ABREU, 1999); uso de experimentos envolvendo progênies segregantes (MORETO et al., 2007; SOUZA;

RAMALHO, 1995); cruzamentos dialélicos (SANTOS; VENCOSKY; RAMALHO, 1985).

Em feijoeiro as estimativas de componentes de variância apontam o predomínio da variância aditiva para a maioria dos caracteres (RAMALHO et al., 2012). Entretanto, a maioria dos trabalhos desconsidera a ocorrência de epistasia sobretudo para caracteres quantitativos. Aliado a este fato, quando se utiliza o método dos quadrados mínimos, a pequena magnitude do componente epistático quando comparado aos efeitos aditivos e de dominância nos diferentes caracteres estudados em diversas espécies, tem limitado os seus estudos e a sua melhor compreensão (BERNARDO, 2010; HOLLAND, 2001). Conforme comentado por Hallauer, Carena e Miranda Filho (2010) poucas técnicas utilizadas para estimar os componentes de variância conseguem detectar a ocorrência de epistasia, por isso, a maioria dos estudos é feita por meio de delineamentos específicos.

2.6 Metodologias utilizadas no estudo da epistasia em plantas

Devido à importância da epistasia, algumas metodologias foram propostas para detectar sua ocorrência em plantas. Dentre os métodos que permitem a estimativa da epistasia ou sua importância relativa destacam-se: O teste de escala conjunta ou análise de gerações (MATHER; JINKS, 1982) e o Triple Test Cross - (TTC) de Kearsey e Jinks (1968), assim como suas modificações (JINKS; PERKINS, 1970; JINKS; PERKINS; BREESE, 1969; JINKS; VIRK, 1977).

O teste de escala conjunto baseia-se na análise das médias de gerações. Tem sido mais amplamente utilizado com os genitores, a F_1 , F_2 e os retrocruzamentos. Consiste em testar o ajustamento do modelo aditivo-dominante por meio da comparação dos valores observados e esperados para as

médias das gerações. Os desvios são testados por meio de um teste de Qui-quadrado. Caso o Qui-quadrado seja significativo, há indícios de que o modelo aditivo-dominante é insuficiente para explicar a variação havendo a necessidade de transformação dos dados ou inclusão de componentes epistáticos ao modelo (RAMALHO et al., 2012). Este procedimento tem sido utilizado no estudo do controle genético em várias espécies autógamas como arroz (RAY; ISLAM, 2008); trigo (FETHI; MOHAMED, 2010) e feijão (BOREL et al., 2011). Porém, segundo Kearsey e Jinks (1968), os efeitos genéticos aditivos, dominantes e epistáticos que compõem o modelo não são testados de forma independente, impedindo a interpretação individual de cada efeito e como utiliza média, os efeitos de sentido contrário podem ser anulados.

A análise do Triple Test Cross (TTC) tem sido bastante utilizada, por permitir detectar a presença de epistasia em diferentes tipos de população de forma não ambígua e independente da presença de ligação e endogamia (KEARSEY; POONI, 1996). Este delineamento será discutido mais adiante.

Em espécies perenes, onde é dificultada a obtenção de progênies que atendam aos delineamentos comumente empregados, e a obtenção de clones é fácil pode-se utilizar uma estratégia proposta por Foster e Shaw (1988). Em síntese, a estratégia consiste em obter progênies de meios irmãos ou de irmãos completos, para que se possa estimar a covariância entre progênies como ocorre no dialelo fatorial (Delineamento II da Carolina do Norte). Os indivíduos de cada progênie são clonados e avaliados em experimentos com repetição em vários locais. Como os clones são provenientes de uma estrutura de famílias é possível isolar os componentes de variância aditiva e não aditiva. Foster e Shaw (1988) apresentam em detalhes a metodologia e mostram a aplicação em *Populus* (*Populus deltóides* Bartr.). Mais recentemente esse delineamento foi utilizado em mandioca (CACH et al., 2005) em *Eucalyptus globulus* (ARAÚJO; BORRALHO; DEHON, 2012).

Mais recentemente, a utilização de marcadores moleculares e o mapeamento de QTL's (*Quantitative Trait Loci*) têm contribuído, em algumas situações, para o melhor entendimento dos efeitos e das interações entre genes envolvidos no controle de caracteres complexos. Essa abordagem molecular tem confirmado a epistasia como componente genético importante no controle genético de alguns caracteres, além de fortalecer as evidências de que a epistasia está envolvida na base genética da expressão da heterose e da depressão por endogamia (HOLLAND, 2001).

2.7 “Triple Test Cross” - TTC

Um dos primeiros delineamentos especificamente desenvolvidos para a detecção de epistasia foi o TTC proposto por Kearsey e Jinks (1968) o qual corresponde a uma extensão do “Delineamento III” da Carolina do Norte (COMSTOCK; ROBINSON, 1952).

Nesse delineamento, uma amostra aleatória de plantas da geração F_2 (n) do cruzamento de linhagens contrastantes é retrocruzada com ambos os genitores (P_1 e P_2) e com a F_1 . O retrocruzamento com o P_1 gera progênies L_1 , com P_2 , gera progênies L_2 e com a F_1 gera progênies L_3 . Portanto nesse esquema são geradas $3n$ progênies (L_{1i} , L_{2i} e L_{3i} ; em que “ i ” varia de 1 a n) as quais são avaliadas em experimentos com repetições. Considerando um modelo simples de um loco com dois alelos (B^1 e B^2), observa-se a esperança das médias dos três tipos de retrocruzamentos e do contraste do TTC em termos de valores genéticos (Tabela 3).

Tabela 3 Esperança das médias dos retrocruzamentos e do contraste $E_i = L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$ em termos de valores genéticos no “Triple Test Cross”

F ₂	Fre q	Testadores			Contraste $E_i = L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$
		P ₁	P ₂	F ₁	
		$B^1B^1 (L_{1i})$	$B^2B^2 (L_{2i})$	$B^1B^2 (L_{3i})$	
B^1B^1	1/4	$m+a$	$m+d$	$m+1/2a+1/2d$	0
B^1B^2	1/2	$m+1/2a+1/2d$	$m-1/2a+1/2d$	$m+1/2d$	0
B^2B^2	1/4	$m+d$	$m-a$	$m-1/2a+1/2d$	0
Média		$m+1/2a+1/2d$	$m-1/2a+1/2d$	$m+1/2d$	0

Adaptado de Kearsey e Pooni (1996)

Na ausência de epistasia o valor esperado do contraste $E_i = (L_{1i} + L_{2i}) - 2L_{3i}$ é igual a zero. A soma de quadrados (SQ) desse contraste detecta a presença de epistasia pelo teste “ F ”, e é obtida pela expressão:

$$SQ_{epistasia} = \sum_i^n (E_i^2) / 6 ; \text{ com } n \text{ graus de liberdade, pois o teste é feito a partir de } n$$

contrastes, cada um com 1 GL. O valor “6” refere-se à soma dos coeficientes do contraste elevados ao quadrado, ou seja: $1+1+4=6$. A soma de quadrados da epistasia pode ser desdobrada em epistasia do tipo aditiva \times aditiva [i]; e do tipo aditivo \times dominante e dominante \times dominante [$j+l$]. A soma de quadrados da

$$\text{epistasia do tipo aditiva } \times \text{ aditiva é obtida pela expressão: } SQ_{aa} = \left(\sum_i^n E_i \right)^2 / 6n ;$$

com 1 GL, enquanto que a soma de quadrados da epistasia do tipo aditivo \times dominante e dominante \times dominante é obtida por diferença:

$$SQ_{ad;dd} = (SQ_{epistasia}) - (SQ_{aa}); \text{ com } n-1 \text{ GL.}$$

Na literatura existem vários trabalhos destacando a ocorrência de epistasia no controle genético de caracteres quantitativos utilizando o TTC e suas modificações. Ramalho et al. (2012) apresentam um resumo no qual a ocorrência de epistasia foi detectada em diferentes espécies. Em 82 caracteres estudados, detectou-se epistasia do tipo aditivo \times aditivo [i] em 69% dos casos

enquanto que a epistasia do tipo aditivo \times dominante [j] e dominante \times dominante [l] foram significativas em 68% das situações.

Como é uma extensão do delineamento III, o TTC também permite a obtenção de estimativas dos componentes de variância aditiva e de dominância. Na ausência de epistasia σ_A^2 contém apenas os efeitos aditivos e a σ_D^2 contém apenas os efeitos de dominância. Entretanto, se os efeitos epistáticos forem significativos, as estimativas desses componentes estarão viesadas pela epistasia, portanto haverá necessidade de analisá-los com cautela (KEARSEY; POONI, 1996). Conforme comentado por Kearsey e Jinks (1968), o delineamento III é um teste especial, pois a geração F_2 é segregante para todos os locos em que os genitores diferem e não segregante para os demais locos.

Considerando um modelo de um loco com dois alelos em que, os dois testadores (P_1 e P_2), são representados por B^1B^1 e B^2B^2 , respectivamente (Tabela 4). A soma dos dois tipos de progênies ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$) que corresponde ao efeito de “progênies F_2 ” na análise original de Comstock e Robinson (1952), possui em comum o termo $(2m + d)$ variando somente em ‘a’ e a diferença $(\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i})$, que na análise original corresponde da interação “progênies \times genitores” possui o termo $(-a)$ em comum, variando somente em ‘d’. Deste modo, qualquer variação na “soma” é devido aos efeitos aditivos (a), enquanto que qualquer variação na “diferença” é devido aos efeitos de dominância (d).

Tabela 4 Esperança das médias das progênes do delineamento III em termos de valores genéticos

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

Adaptado de Kearsey e Pooni (1996)

Conforme é demonstrado por Bernardo (2010) e Kearsey e Pooni (1996). Em uma população com frequência alélica igual a 1/2, ausência de epistasia e independência entre os locos segregantes, a variância aditiva é função apenas do desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio, uma vez que: $\sigma_A^2 = 2pq[a + d(q - p)]^2$; como $p=q=1/2$; portanto, tem-se que: $\sigma_A^2 = 1/2a^2$. No delineamento III a variância da soma (σ_{Soma}^2) corresponde a $1/8a^2$, ou seja, $1/4\sigma_A^2$, logo, $\hat{\sigma}_A^2 = 4 \times \sigma_{Soma}^2$. Já a variância de dominância, considerando a mesma situação, é função apenas dos desvios de dominância. Como visto anteriormente, $\sigma_D^2 = (2pqd)^2$, como $p=q=1/2$; tem-se que: $\sigma_D^2 = 1/4d^2$. No delineamento III/TTC a variância da diferença (σ_{Dif}^2) corresponde à $1/8d^2$; ou seja, 1/2 da variância de dominância, logo ($\hat{\sigma}_D^2 = 2 \times \sigma_{Dif}^2$). Dessa forma pode-se estimar o grau médio de dominância (GMD) pela expressão: $GMD = \sqrt{(2 \times \sigma_D^2) / (\sigma_A^2)}$; que equivale a: $[d/a]$ (KEARSEY; POONI, 1996).

Visando aproveitar o retrocruzamento com a F₁ (L_{3i}) na análise, Jinks e Perkins (1970) propuseram uma modificação na análise do delineamento III, quando associado ao TTC. Passando a utilizar os três retrocruzamentos na

análise da soma $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} + \bar{L}_{3i})$. Segundo os autores a modificação não altera a estimação da variância aditiva, que continua a corresponder a $1/8a^2$. Na tabela 5 é apresentado o resumo da análise de variância para o delineamento III com a modificação de Jinks e Perkins (1970) considerando a avaliação dos retrocruzamentos do TTC em r repetições.

Tabela 5 Resumo do quadro de análise de variância do Delineamento III com a modificação de Jinks e Perkins (1970)

FV	GL	QM	E (QM)
Repetições (r)	r-1		
Testadores (t)	t-1		
Soma $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} + \bar{L}_{3i})$	n-1	QM ₁	$\sigma_e^2 + 3r\sigma_{\text{soma}}^2$
Diferença $(\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i})$	n-1	QM ₂	$\sigma_e^2 + r\sigma_{\text{diferença}}^2$
Erro	$(3n-1) \times (r-1)$	QM ₃	σ_e^2

Segundo Comstock e Robinson (1952), o delineamento III tem a vantagem de estimar σ_A^2 e σ_D^2 com a mesma precisão na ausência de epistasia e ligação. Entretanto, como a maioria dos caracteres é controlada por vários genes, é esperado que ocorra ligação entre eles. Nessa situação, a geração F₂ encontra-se em desequilíbrio de ligação. Kearsey e Pooni (1996) apresentam a expressão da variância de uma população F₂ considerando dois locos ligados:

$$\sigma_{F_2}^2 = [1/2 a_A^2 + 1/2 a_B^2 + \delta(1-2R)a_A a_B] + [1/4 d_A^2 + 1/4 d_B^2 + 1/2(1-2R)^2 d_A d_B];$$

em que R é a frequência de recombinação entre os genes e $\delta = +1$ quando a fase de ligação é em atração e $\delta = -1$ quando a fase de ligação é em repulsão.

Dessa forma observa-se que a presença de ligação em atração tende a superestimar tanto σ_A^2 quanto σ_D^2 , ao passo que a ligação em repulsão tende a subestimar σ_A^2 e superestimar σ_D^2 levando a uma estimativa de falsa sobredominância (*pseudosobredominância*). O efeito do desequilíbrio de ligação tende a ser dissipado por meio da recombinação gênica ao longo de sucessivas

gerações de acasalamentos ao acaso e tende assintoticamente à zero após várias gerações. Uma vez que o viés causado pela ligação aos componentes de variância é diretamente dependente da frequência de recombinação (R) entre os genes ligados é esperado que quanto menor a frequência de recombinação, ou seja, mais próximos os genes estiverem, mais gerações serão necessárias para atingir o equilíbrio e, portanto diminuir o viés (KEARSEY; POONI, 1996).

Um trabalho clássico a esse respeito foi conduzido por Gardner e Lonquist (1959) em milho. Os autores obtiveram estimativa das variâncias aditiva, de dominância e do grau médio de dominância para vários caracteres quantitativos utilizando o delineamento III com progênies F_2 e com progênies conduzidas por seis gerações de inter cruzamento ao acaso (até F_8). A estimativa do GMD na geração F_2 foi de 1,59 indicando sobredominância, entretanto na geração F_8 a estimativa obtida foi de 0,93. As estimativas da variância de dominância para a F_2 foram superiores às da F_8 para todos os outros caracteres.

2.8 Utilização da segunda geração do TTC

O TTC de Kearsey e Jinks (1968) é um teste eficiente para detecção de interações não alélicas e obtenção de estimativas dos componentes de variância aditiva e de dominância não viesados na ausência de epistasia para caracteres quantitativos (POONI; JINKS; POONI, 1980). Entretanto, a obtenção dos retrocruzamentos no esquema do TTC não é uma tarefa fácil, sobretudo em espécies em que a realização de hibridações é difícil, e poucos descendentes são produzidos por cruzamento, como é o caso do feijoeiro. Com pequeno número de sementes de cada retrocruzamento a avaliação da primeira geração do TTC torna-se inviável. Nesses casos, Kearsey e Jinks (1968) sugerem o uso da segunda geração dos retrocruzamentos. Logo os retrocruzamentos L_{1i} (RC com

P_1), L_{2i} (RC com P_2) e L_{3i} (RC com a F_1) passam a ser representados por $L_{ii\otimes}$, $L_{2i\otimes}$ e $L_{3i\otimes}$ possibilitando a avaliação em ensaios com repetições (POONI; JINKS; POONI, 1980).

A análise dos dados segue os mesmos procedimentos do TTC normal (primeira geração). Com a substituição da primeira geração dos retrocruzamentos por suas progênes no TTC, o teste padrão para epistasia ($L_{ii\otimes} + L_{2i\otimes} - 2 \times L_{3i\otimes}$) continua sendo válido assim como o desdobramento da epistasia em aditivo x aditivo [i] e aditivo x dominante/dominante x dominante [$j+l$].

Com relação aos componentes de variância, a análise também segue os mesmos princípios do TTC normal (primeira geração). Pooni, Jinks e Pooni (1980) apresentam as esperanças genéticas para os componentes aditivo e de dominância no TTC normal e para os casos em que se utilizam progênes dos retrocruzamentos. Os autores demonstram que o componente aditivo é estimado com a mesma eficiência de uma geração para outra. Seguindo a análise de Jinks e Perkins (1970), na sua ausência de epistasia a variação na soma ($L_{ii\otimes} + L_{2i\otimes} + L_{3i\otimes}$) continua a corresponder a $1/8 a^2$ ($1/4$ de σ_A^2). Por outro lado a variação na diferença ($L_{ii\otimes} - L_{2i\otimes}$) que o TTC normal correspondia a $1/8 d^2$ ($1/2$ de σ_D^2), passa a ser $1/32 d^2$ ($1/8$ de σ_D^2) na segunda geração. Dessa forma em virtude do menor coeficiente, este componente é estimado com menor eficiência quando comparado ao TTC normal e sujeito a erros de maior magnitude (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; POONI; JINKS; POONI, 1980).

Na presença de epistasia ambos os componentes estarão viesados. O componente aditivo é afetado pela epistasia na análise original e também com uso de progênes. No TTC normal tanto a epistasia do tipo [i] quanto do tipo [j] são importantes. Já no caso do uso de progênes o tipo [i] é mais importante. Já o componente de dominância é afetado mais fortemente pela epistasia dos tipos [j]

e $[I]$ nos dois tipos de análise, entretanto na análise original é menos afetado pela epistasia do tipo $[i]$.

A utilização da segunda geração do TTC tem sido relatada principalmente em espécies autógamas. Tefera e Peat (1997) utilizaram o TTC em *Eragrostis tef* para estudo do controle genético de vários caracteres. O TTC nesse caso foi avaliado na primeira geração e na segunda geração (autofecundação dos RC's). Os testadores utilizados foram linhagens escolhidas aleatoriamente e cruzadas com duas linhagens contrastantes (pais) e com a F_1 . A ocorrência de epistasia foi detectada em vários caracteres quantitativos. Constatou-se que tanto na análise normal quanto na análise da segunda geração o TTC foi eficiente e mostrou resultados consistentes, ou seja, os caracteres que apresentaram epistasia em uma condição também apresentaram na outra, indicando não haver grande diferença quanto à detecção de interações não alélicas em ambos os casos.

Em soja, Barona et al. (2009) utilizaram uma modificação do TTC proposta por Jinks, Perkins e Breese (1969), adaptado à geração F_4 . Uma amostra de 32 linhagens derivadas de um cruzamento biparental foi cruzada com duas linhagens (L_1 e L_2) contrastantes para produtividade de grãos, derivadas da mesma população (testadores). Os resultados indicaram que a epistasia é um componente importante para produtividade de grãos em soja.

No caso do feijoeiro, Moreto, Ramalho e Bruzi (2011) utilizaram a segunda geração do TTC de Kearsey e Jinks (1968) em cruzamento de uma linhagem do conjunto gênico Andino (BRS Radiante) e uma do conjunto gênico Mesoamericano (Carioca MG). Avaliou-se a produtividade de grãos por planta, número de grãos por planta e número de vagens por planta. A epistasia foi detectada em todos os caracteres. No desdobramento, observou-se que a epistasia do tipo $[j+I]$ foi mais importante para número de grãos e vagens por

planta enquanto que para produtividade de grãos todos os tipos foram significativos.

2.9 Importância da epistasia no melhoramento de plantas

Embora a epistasia seja conhecida há muito tempo (BATESON, 1907; COCKERHAM, 1954; FISHER, 1918), várias discussões a respeito de sua importância têm surgido na literatura de forma recorrente e não conclusiva (CROW, 2010; PHILLIPS, 1998). Muito tem-se discutido a respeito do impacto de sua ocorrência no melhoramento de plantas. Talvez o principal impacto no melhoramento de plantas e animais seja o viés causado nas estimativas dos parâmetros genéticos. Também tem sido discutida sua participação em fenômenos como heterose e depressão por endogamia (HOLLAND, 2001; LI et al., 2008).

Hill (1982) e Lynch (1991), citados por Holland (2001), comentam que a heterose depende da dominância de alelos favoráveis isolados nas populações parentais e de interações favoráveis entre diferentes locos nas populações parentais ou entre populações. Ainda segundo Holland (2001) depressão por endogamia e heterose não repercutem no mesmo fenômeno na presença de epistasia.

Alguns estudos têm apontado que a ocorrência de epistasia pode ser responsável pelo baixo desempenho de progênies segregantes nos cruzamentos entre subgrupos da mesma espécie como no caso dos feijões Andinos e Mesoamericanos. Conforme comentado por Ramalho et al. (2012) em certas ocasiões a população resultante de alguns cruzamentos apresentam média inferior à média dos pais (heterose negativa). Este fato é comum em feijoeiro, quando são cruzadas linhagens de diferentes conjuntos gênicos (Andino e Mesoamericano). Uma explicação advém do fato de que o feijão (*Phaseolus vulgaris*) foi domesticado em regiões distintas, a região Andina e a

Mesoamérica. Em virtude do isolamento em condições distintas esses grupos desenvolveram complexos gênicos ou interações epistáticas que são responsáveis pela adaptação nas regiões de origem, quando essas combinações são desfeitas ocorre perda de adaptação (JOHNSON; GEPTS, 2002; LI et al., 1997; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; URREA; SINGH, 1995).

Johnson e Gepts (2002) obtiveram uma população segregante a partir de linhagens Andinas e Mesoamericanas. QTL's foram mapeados para várias características e observou-se que linhagens recombinantes com predominância do genoma parental apresentaram melhor desempenho. Segundo os autores, além de QTL's independentes, interações entre QTL's explicaram parte da variação para caracteres quantitativos como índice de colheita, dias para maturidade e produção de sementes, indicando que a epistasia desempenha papel importante no controle genético desses caracteres.

Esse fenômeno também foi observado em cruzamentos de linhagens de arroz do grupo indica e japônica (LI et al., 1997). Assim como no caso do feijoeiro os dois grupos representam conjuntos gênicos diferentes e apresentam divergência em vários caracteres. Em um cruzamento entre linhagens dos dois grupos, Li et al. (1997) observaram que a epistasia tem papel importante no controle genético dos componentes de produção. Grande parte da variação em caracteres complexos não foi explicada por QTL's de grande efeito, mas sim pela interação entre QTL's.

Além da depressão por endogamia e heterose a epistasia tem sido apontada como uma das causas da baixa eficiência da seleção precoce. A seleção precoce tem sido proposta, sobretudo em plantas autógamas com o intuito de concentrar esforços em progênies superiores economizando assim recursos. Bernardo (2010) discute a respeito da eficiência da seleção precoce com base na correlação do desempenho de progênies em gerações iniciais e avançadas (correlação entre gerações). Segundo o autor, a seleção precoce é eficiente

quando esta correlação é alta, ou seja, as causas genéticas são mais importantes do que as causas não genéticas. Entretanto conforme comentado por Yang (2008), isso ocorre quando um caráter quantitativo é controlado por vários genes na ausência de ligação e epistasia. Em gerações iniciais (F_2 , F_3 etc.) na presença de epistasia, é esperado que diferentes efeitos epistáticos, $[i]$, $[j]$ e $[l]$ estejam influenciando o desempenho das progênies em virtude do grande número de locos em heterozigose. Aliado a esse fato é esperado que haja forte desequilíbrio de ligação entre os genes que controlam o caráter, sobretudo em espécies tipicamente autógamas onde as oportunidades de recombinação entre linhagens são restritas.

Entretanto pouco se conhece a respeito do efeito da epistasia e ligação nas correlações entre gerações. Yang (2008) avaliou o efeito da epistasia e ligação na correlação entre gerações. Foram considerados modelos epistáticos e não epistáticos e diferentes níveis de ligação em fase de atração e repulsão na estimativa da correlação entre gerações. Observou-se que a correlação entre gerações foi alta considerando o modelo aditivo-dominante, ou seja, na ausência de ligação e epistasia. Entretanto quando modelos epistáticos ou que contemplam efeito da ligação foram utilizados, as estimativas de correlação foram baixas, especialmente nos casos em que os genes encontram-se intimamente ligados em fase de repulsão. Quando epistasia e ligação foram considerados simultaneamente o efeito de um tendeu a mascarar o efeito do outro. Esse resultado indica que para caracteres onde a epistasia ou ligação é importante a seleção precoce pode não ser eficiente, mesmo com herdabilidade do caráter sendo alta.

Em plantas autógamas, há consenso que o tipo de epistasia mais importante é o aditivo-aditivo $[i]$. Em vários estudos em que este tipo de epistasia foi detectado relatou-se a possibilidade de adiar a seleção visando capitalizar os efeitos da epistasia (LI et al., 2008; TEFERA; PEAT, 1997).

REFERÊNCIAS

- ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Selection potential for seed yield from intra- and inter-racial populations in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 108, n. 1, p. 121-127, Jan. 1999.
- AMARO, G. B. et al. Phenotypic recurrent selection in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with carioca-type grains for resistance to the fungi *Phaeoisariopsis griseola*. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 30, n. 3, p. 584-588, Sept. 2007.
- ANDERSON, N. O.; ASCHER, P. D.; HAGHIGHI, K. Congruity backcrossing as a means of creating genetic variability in self pollinated crops: seed morphology of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray hybrids. **Euphytica**, Wageningen, v. 87, n. 3, p. 211-224, June 1996.
- ARANTES, L. de O.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, Â. F. B. Controle genético da incompatibilidade do cruzamento entre cultivares andinas e mesoamericanas de feijoeiro comum. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 3, p. 978-980, maio/jun. 2008.
- ARAÚJO, J. A.; BORRALHO, N. G.; DEHON, G. The importance and type of non additive genetics effects for growth in *Eucalyptus globulus*. **Tree Genetics and Genomes**, Heidelberg, v. 8, p. 327-337, Nov. 2012.
- BALARDIN, R. S.; KELLY, J. D. Interaction among races of *Colletotrichum lindemuthianum* and diversity in *Phaseolus vulgaris*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 123, n. 6, p. 1038-1047, Nov. 1998.
- BALDONI, A. B.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Allele frequency and selection efficiency in cross populations of Andean x Mesoamerican common bean. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 4, p. 914-919, Sept. 2008.
- BARONA, M. A. A.; COLOMBARI FILHO, J. M.; GERALDI, I. O. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 2, p. 313-318, jan. 2009.
- BATESON, W. Facts limiting the theory of heredity. **Science**, Washington, v. 26, p. 649-660, 1907.

BEAVER, J. S. A simple method for producing seed from hybrid dwarfs derived from crosses between Middle American and Andean gene pools. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 36, p. 28-29, 1993.

BEAVER, J. S.; KELLY, J. D. Comparison of selection methods for dry bean populations derived from crosses between gene pools. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 1, p. 34-37, Feb. 1994.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd ed. Woodbury: Stemma, 2010. 400 p.

BOREL, J. C. et al. Genetic control of the angular leaf spot reaction in common bean leaves and pods. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 68, n. 6, p. 661-664, 2011.

BRUZI, A. T.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, Â. F. B. Desempenho de famílias do cruzamento entre feijões andinos e mesoamericanos em produtividade e resistência a *Phaeoisariopsis griseola*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 3, p. 650-655, maio/jun. 2007.

CACH, N. T. et al. Epistasis in the expression of relevant traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) for subhumid conditions. **Journal of Heredity**, Oxford, v. 96, n. 5, p. 586-592, Sept. 2005.

COCKERHAM, C. C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. **Genetics**, Pittsburgh, v. 39, p. 859-882, Nov. 1954.

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

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

CROW, J. F. On epistasis: why it is unimportant in polygenic directional selection. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 365, n. 1544, p. 1241-1244, Apr. 2010.

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

DAVIS, D. W.; FRAZIER, W. A. The incidence of three abnormalities in F₂ progeny of crosses between two bushes and Blue Lake derived bush snap beans. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 7, p. 14-16, 1964.

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

DRIJFHOUT, E. Genetic interaction between *Phaseolus vulgaris* and bean common mosaic virus with implications for strain identification and breeding resistance. **Agricultural Research Reports**, Madison, v. 872, p. 1-98, 1978.

FETHI, B.; MOHAMED, E. G. Epistasis and genotype-by-environment interaction of grain yield related traits in durum wheat. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, Faisalabad, v. 2, n. 2, p. 24-29, Feb. 2010.

FISHER, R. A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. **Transactions Royal Society**, London, v. 52, p. 399-433, 1918.

FOSTER, G. S.; SHAW, D. V. Using clonal replicates to explore genetic variation in a perennial plant species. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 76, p. 788-794, Mar. 1988.

GARDNER, C. O.; LONNQUIST, J. H. Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 524-528, 1959.

GEPTS, P. **Nutritional and evolutionary implications of phaseolin seed protein variability in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 1984. 209 f. Thesis (Ph.D. in Plant Breeding and Genetics) - University of Wisconsin, Madison, 1984.

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

_____. Phaseolin as an evolutionary marker. In: _____. **Genetic resources of *Phaseolus beans***. Dordrecht: Kluwer, 1988. p. 215-241.

GEPTS, P.; BLISS, F. A. F₁ hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germoplasma. **The Journal of Heredity**, Oxford, v. 76, n. 6, p. 447-450, Nov./Dec. 1985.

_____. Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris*) from Colombia. **Economic Botany**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 469-478, Oct./Dec. 1986.

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

GEPTS, P. et al. Phaseolin-protein variability in wild forms of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 451- 468, Oct./Dec. 1986.

GONZÁLEZ, A. et al. Characters related to leaf photosynthesis in wild populations and landraces of common bean. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1468-1476, Sept. 1995.

GONZÁLEZ, A. M. et al. Genetics of intra-gene pool and inter-gene pool hybridization for seed traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm from Europe. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 112, n. 1, p. 66-76, Jan. 2009.

GÚZMAN, P. et al. Characterization of variability in the fungus *Phaeoisariopsis griseola* suggests coevolution with the common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Phytopathology**, Saint Paul, v. 85, n. 5, p. 600-607, Feb. 1995.

HALLAUER, A. R.; CARENA, M. J.; MIRANDA FILHO, J. B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University, 2010. 663 p.

HARLAN, J. R. Agricultural origins: centers and non-centers. **Science**, Washington, v. 174, p. 468-474, 1971.

HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift Tierzuchtsgenetics**, Hamburg, v. 99, p. 161-168, 1982.

HOLLAND, J. B. Epistasis and plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, Davis, v. 21, n. 1, p. 27-82, Jan. 2001.

JINKS, J. L.; PERKINS, J. M. Detection and estimation of genotype environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. **Heredity**, London, v. 25, n. 2, p. 157-177, 1970.

JINKS, J. L.; PERKINS, J. M.; BREEZE, E. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic components of variation for metrical traits: II., application to inbred lines. **Heredity**, London, v. 24, p. 45-57, 1969.

JINKS, J. L.; VIRK, D. S. A modified *Triple Test Cross* analysis too test and allow for inadequate testers. **Heredity**, London, v. 39, p. 165-170, 1977.

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 125, n. 1, p. 69-79, 2002.

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

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

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1996. 381 p.

KEMPTHORNE, O. The correlation between relatives in a random mating population. **Biological Sciences**, Washington, v. 143, p. 103-113, 1954.

KOENIG, R. L.; SINGH, S. P.; GEPTS, P. Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, Bronx, v. 44, n. 1, p. 50-60, Jan./Mar. 1990.

KOINANGE, E. M. K.; GEPTS, P. Hybrid weakness in wild *Phaseolus vulgaris* L. **Journal of Heredity**, Cary, v. 83, n. 2, p. 135-139, Mar./Apr. 1992.

KWAK, M.; GEPTS, P. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 118, n. 5, p. 979-992, Mar. 2009.

LI, L. et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. **Genetics**, Pittsburgh, v. 180, n. 3, p. 1725-1742, Nov. 2008.

LI, Z. et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). **Genetics**, Pittsburgh, v. 145, p. 453-465, Feb. 1997.

LYNCH, M. The genetics interpretation of inbreeding depression and outbreeding depression. **Evolution**, Lancaster, v. 45, n. 3, p. 622-629, May 1991.

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

MEJÍA-JIMÉNEZ, A. et al. Interspecific hybridization between common and tepary beans: increases hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v. 88, n. 3/4, p. 324-331, June 1994.

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

MIKLAS, P. N. et al. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. **Euphytica**, Wageningen, v. 147, n. 1/2, p. 105-131, Jan. 2006.

MKANDAWIRE, A. B. C. et al. Genetic diversity and pathogenic variation of common blight bacteria (*Xanthomonas campestris* pv. phaseoli and *X. campestris* pv. phaseoli var. fuscans) suggests coevolution with the common bean. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 94, n. 6, p. 593-603, June 2004.

MORETO, A. L. et al. Estimação dos componentes da variância fenotípica em feijoeiro utilizando o método genealógico. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 4, p. 1035-1042, jul./ago. 2007.

MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; BRUZI, A. T. **Epistasis in an Andean × Mesoamerican cross of common bean**. Disponível em: <<http://www.academicoo.com/artigo/epistasis-in-an-andean-x-mesoamerican-cross-of-common-bean>>. Acesso em: 10 dez. 2011.

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. 2, p. 105-119, Feb. 1999.

PASTOR-CORRALES, M. A. Review of coevolution studies between pathogens and their common bean hosts: implication for the development of disease-resistant beans. **Annual report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 47, p. 67-68, 2004.

PHILLIPS, P. C. The language of gene interactions. **Genetics**, Pittsburgh, v. 149, n. 3, p. 1167-1171, July 1998.

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

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B. Genetic progress after four cycles of recurrent selection for yield and grain traits in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 144, n. 1/2, p. 23-29, July 2005.

_____. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L. et al. (Org.). **Recursos genéticos & melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. v. 1, p. 201-230.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

_____. Seleção de progênies no feijão 'Pintado' e estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 3, n. 1, p. 51-57, jan./jun. 1979.

RAY, P. K. S.; ISLAM, M. A. Genetic analysis of salinity tolerance in rice. **Bangladesh Journal of Agriculture and Research**, Jordan, v. 33, n. 3, p. 519-529, Dec. 2008.

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

SHII, C. T. et al. Expression of developmental abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L. interaction between temperature and allelic dosage. **The Journal of Heredity**, New York, v. 71, n. 4, p. 218-222, 1980.

SHII, C. T.; MOK, M. C.; MOK, D. W. Developmental controls of morphological mutants of *Phaseolus vulgaris* L.: differential expression of mutant loci in plant organs. **Development Genetics**, New York, v. 2, n. 3, p. 279-290, 1981.

SILVA, G. S. et al. Estimation of genetic progress after eight cycles of recurrent selection for common bean grain yield. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v. 10, p. 351-356, 2010.

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

_____. Gene pools in cultivated dry bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 31, p. 180-182, 1988.

SINGH, S. P. et al. Selection for seed yield in Andean intra-gene pool and Andean x Middle American inter-gene pool populations of common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 127, n. 3, p. 437-444, Feb. 2002.

SINGH, S. P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D. G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Botanical Garden**, Bronx, v. 45, n. 3, p. 379-396, July/Sept. 1991.

SINGH, S. P.; GUTIERREZ, 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, v. 337-345, July 1984.

SINGH, S. P.; URREA, C. A. Inter- and intraracial hybridization and selection for seed yield in early generations of common bean, *Phaseolus vulgaris* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, n. 1, p. 31-137, Feb. 1995.

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

- SOUZA JÚNIOR, C. L. **Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal**. Piracicaba: FEALQ, 1989. 134 p.
- STAVELY, J. R. Genetics of resistance to *Uromyces phaseoli* in a *Phaseolus vulgaris* line resistant to most races of the pathogen. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 74, n. 3, p. 339-344, Jan. 1984.
- TEFERA, H.; PEAT, W. E. Genetics of grain yield and other agronomic characters in t'ef (*Eragrostis tef* Zucc Trotter): II., the triple test cross. **Euphytica**, Wageningen, v. 96, p. 193-202, Dec. 1997.
- TEIXEIRA, F. F.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Genetic control of plant architecture in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 4, p. 577-582, Dec. 1999.
- URREA, C. A.; SINGH, S. P. Comparison of recurrent and congruity backcrossing for interracial hybridization in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, n. 1, p. 21-26, Mar. 1995.
- VIEIRA, C. et al. Melhoramento de feijão. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: UFV, 2005. p. 301-391.
- VILARINHO, L. B. O. **Cultivares-ponte de feijoeiro, resistência à mancha angular e mapeamento de QTLs**. 2004. 81 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2004.
- WELSH, W. et al. 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. 169-177, Nov. 1995.
- YANG, R. C. Effects of linkage and epistasis on intergeneration correlations in self-pollinated species. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 6, p. 2074-2078, June 2008.

CAPÍTULO 2

Desempenho de progênies em populações segregantes de feijoeiro oriundas de genitores de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes

RESUMO

Esse trabalho teve como objetivo comparar populações segregantes de feijoeiro oriundas do cruzamento de genitores de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes por meio de estimativas de alguns parâmetros genéticos e fenotípicos. Foram utilizadas quatro linhagens adaptadas às condições de cultivo brasileiras, sendo duas pertencentes ao conjunto gênico Andino (ESAL 686 e BRS Radiante) e duas do conjunto gênico Mesoamericano (BRSMG Majestoso e BRS Valente). Quatro populações F_2 foram obtidas: A- ESAL 686 \times BRS Radiante; B- BRS Valente \times BRSMG Majestoso; C- BRS Radiante \times BRSMG Majestoso e D- ESAL 686 \times BRS Valente. Para cada população foram obtidas 55 progênies $F_{2:3}$ que foram avaliadas na safra das águas 2010/2011, e posteriormente ($F_{2:4}$) na safra da seca de 2011, juntamente com os genitores e a cultivar Pérola. Os caracteres avaliados foram o número de dias para o florescimento, massa de 100 grãos (g) e produtividade de grãos (kg ha^{-1}). Foram obtidas as estimativas da variância genética, herdabilidade na média de progênies, herdabilidade realizada e ganho esperado com a seleção. Constatou-se que os cruzamentos entre linhagens de mesmo conjunto gênico (A e B) apresentaram menor variabilidade genética para todos os caracteres avaliados, entretanto a média de produtividade de grãos foi superior a dos cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*. Melhoramento de Plantas. Parâmetros genéticos.

ABSTRACT

This work aimed to compare common bean segregant populations originated from crosses of lines of the same gene pool and different gene pools using estimates of some genetic and phenotypic parameters. We used four lines adapted to growing conditions in Brazil, two belonging to the Andean gene pool (ESAL 686 and BRS Radiante) and two of the Mesoamerican gene pool (BRSMG Majestoso and BRS Valente). Four F_2 populations were obtained: A- 686 x ESAL Radiante, B- BRS Valente x BRSMG Majestoso; C- BRS Radiante x BRSMG Majestoso and D- ESAL 686 x BRS Valente. For each population were obtained fifty-five $F_{2.3}$ progenies. These progenies were evaluated in the rainy season 2010/2011, and later ($F_{2.4}$) in the dry season of 2011, along with the parents and Pérola cultivar. The characters evaluated were the number of days to flowering, mass of 100 grains (g) and grain yield (kg ha⁻¹). We obtained estimates of genetic variance, heritability of the average progeny, realized heritability and expected gain with selection. It was found that crosses between lines of the same gene pool (A and B) showed less genetic variability for all traits, however the average grain yield was higher than the crosses between strains of different gene pools (C and D).

Keywords: *Phaseolus vulgaris*. Plant breeding. Genetic parameters.

1 INTRODUÇÃO

O sucesso dos programas de seleção de linhagens é dependente da obtenção de populações segregantes que associem boa expressão fenotípica do caráter de interesse e maior variabilidade genética possível. Para que essa condição seja alcançada é necessário que se cruze genitores adaptados e divergentes (BERNARDO, 2010). O feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) é originário das Américas e o processo de domesticação da espécie ocorreu em duas regiões distintas, a região Andina e a Mesoamericana, o qual resultou em dois conjuntos gênicos (*pools* gênicos) diferentes. Os feijões dessas duas regiões apresentam diferenças para vários caracteres como tamanho dos grãos, tipo de faseolina (proteína de reserva) reação a patógenos, duração do ciclo, dentre outras (GEPTS et al., 1986).

No Brasil existem linhagens bem adaptadas pertencentes aos dois conjuntos gênicos. É esperado que do cruzamento entre essas linhagens sejam obtidas populações que associem alta produtividade de grãos e ampla variação genética. Entretanto, a maioria dos cruzamentos entre linhagens do conjunto gênico Andino e Mesoamericano apresentam incompatibilidade (SINGH; GUTIÉRREZ, 1984), ou quando o cruzamento é viável, a população segregante apresenta baixa produtividade de grãos ou algumas anormalidades (BRUZI; RAMALHO; ABREU, 2007; JOHNSON; GEPTS, 1999; SINGH; URREA, 1995).

Não se dispõe de informações detalhadas e conclusivas comparando populações segregantes obtidas a partir de linhagens adaptadas do mesmo conjunto gênico e entre conjuntos gênicos diferentes. Essa informação é importante e pode contribuir para o melhor entendimento do controle genético de caracteres relacionando à produção de grãos. Diante do exposto o presente

trabalho foi realizado com o objetivo comparar populações segregantes de feijoeiro por meio de estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local

O trabalho foi conduzido na fazenda experimental da Universidade Federal de Lavras, no município de Lavras, MG. O solo é classificado como latossolo vermelho-amarelo distrófico. O local apresenta altitude de 910 m, latitude de 21°14'S e longitude de 45°00'W, o clima é considerado como tropical de altitude (Cwb) segundo a classificação climática de Köppen.

2.2 Linhagens utilizadas

Foram utilizadas quatro linhagens elite de feijoeiro adaptadas as condições de cultivo brasileiras, sendo duas linhagens pertencentes ao conjunto gênico Andino: ESAL 686 e BRS Radiante (raça Nova granada); e duas linhagens pertencentes ao conjunto gênico Mesoamericano: BRS Valente e BRSMG Majestoso (raça Mesoamérica) (Tabela 1).

Tabela 1 Principais características das linhagens de feijoeiro utilizadas

Linhagem	Tipo de grão	Massa de 100 grãos (g)	Ciclo médio (dias)	Hábito*
ESAL 686	Jalo	40	75	I
BRS Radiante	Rajado	42	75	I
BRSMG Majestoso	Carioca	26	85	III
BRS Valente	Preto	22	90	II

*I: Crescimento determinado, porte ereto; II: Indeterminado com guias curtas, porte ereto; III: Indeterminado com guias longas, porte semi-ereto a prostrado

2.3 Execução experimental

Foram obtidas quatro populações, duas envolvendo genitores de mesmo conjunto gênico: “A” (ESAL 686 × BRS Radiante) e “B” (BRS Valente × BRSMG Majestoso) e duas envolvendo genitores de conjuntos gênicos diferentes: “C” (BRSMG Majestoso × BRS Radiante) e “D” (ESAL 686 × BRS Valente).

As sementes F_1 foram obtidas em casa de vegetação. Posteriormente foram semeadas em campo para obtenção da geração F_2 . Na safra de outono/inverno as sementes F_2 foram semeadas em campo e na maturação foram colhidas individualmente 55 plantas de cada população dando origem às progênes $F_{2,3}$. Essas progênes foram avaliadas na safra das águas 2010/2011, com semeadura em Novembro. Foram avaliadas as 55 progênes de cada uma das quatro populações, totalizando 220 progênes mais cinco testemunhas (os quatro genitores juntamente com a cultivar Pérola). O delineamento experimental utilizado foi o látice simples 15×15 , e as parcelas foram constituídas por uma linha de dois metros, com densidade de 15 sementes por metro linear e espaçamento entre linhas de 0,6m. As progênes $F_{2,4}$ foram novamente avaliadas na safra da seca de 2011, com semeadura em Fevereiro, utilizando o látice triplo 15×15 e a parcela experimental foi de duas linhas de dois metros, com mesma densidade de plantas e espaçamento.

Os tratos culturais foram utilizados conforme recomendação para a cultura do feijoeiro na região. A adubação de semeadura foi feita utilizando-se 300 kg ha^{-1} do fertilizante 8-28-16 de N, P_2O_5 , e K_2O , respectivamente. Foi feita uma adubação de cobertura aos 25 dias após o plantio com 50 kg ha^{-1} de Uréia. Na safra da seca, sempre que necessário, foi feita irrigação por aspersão no experimento.

2.3.1 Caracteres avaliados e análise dos dados

Avaliou-se a produtividade de grãos (kg ha^{-1}), a massa de 100 grãos (g) e o número de dias decorridos do plantio até o florescimento de 50% das plantas da parcela. Os dados dos três caracteres em cada geração ($F_{2:3}$ e $F_{2:4}$) foram submetidos à análise de variância individual com recuperação da informação interblocos considerando todos os efeitos aleatórios, com exceção da média, e do efeito de repetições, considerando o seguinte modelo:

$$Y_{ikq} = m + p_i + t_k + b_{q(k)} + e_{(ikq)};$$

em que:

Y_{ikq} : efeito do i -ésimo tratamento, na k -ésima repetição, no q -ésimo bloco;

m : média geral; p_i : efeito do i -ésimo tratamento, $i= 1$ a 225; t_k : efeito da k -ésima repetição, $k= 1$ a 2 ($F_{2:3}$) e $k=1$ a 3 ($F_{2:4}$); $b_{q(k)}$: efeito do q -ésimo bloco dentro da k -ésima repetição, $q= 1$ a 15; $e_{(ikq)}$: erro experimental associado à observação Y_{ikq} .

Após constatada a homogeneidade de variância dos erros, foi efetuada a análise conjunta, a partir das médias ajustadas, considerando todos os efeitos aleatórios, exceto a média e o efeito de gerações, segundo o modelo:

$$Y_{ig} = m + p_i + l_g + (pl)_{ig} + \bar{e}$$

em que:

Y_{ig} : efeito do i -ésimo tratamento, na g -ésima geração; m : média geral; p_i : efeito do i -ésimo tratamento, $i= 1$ a 225; l_g : efeito da g -ésima geração, $g= 1$ a 2; $(pl)_{ig}$: efeito da interação do i -ésimo tratamento com g -ésima geração; \bar{e} : erro experimental médio.

Como a análise conjunta foi efetuada ao nível de médias, os quadrados médios foram corrigidos multiplicando-se os mesmos pela média harmônica do número de repetições.

Posteriormente o efeito de “tratamentos” (224 GL) foi desdobrado em: Populações (3 GL); Testemunhas (4 GL); Prog. vs Testemunhas (1 GL) e Progênes dentro de populações, com 216 GL (A: 54 GL; B: 54 GL; C: 54 GL e D: 54 GL). Também foi desdobrado o efeito da interação “tratamentos × gerações”.

A precisão experimental foi avaliada pela estimativa da acurácia conforme descrito por Resende (2002).

2.3.2 Parâmetros genéticos

Considerando a análise conjunta, para cada caráter em cada uma das quatro populações foram obtidas as estimativas da variância genética (1), herdabilidade na média de progênes (2), juntamente com os respectivos intervalos de confiança segundo Knapp, Stroup e Ross (1985) e Ramalho, Ferreira e Oliveira (2005).

$$(1) \hat{\sigma}_{G_i}^2 = \frac{QM_{Prog/Pop(i)} - QM_{Prog/Pop(i) \times G}}{r \cdot g};$$

$$(2) \hat{h}_i^2 = \frac{QM_{Prog/Pop(i)} - QM_{Prog/Pop(i) \times G}}{QM_{Prog/Pop(i)}};$$

em que: $\hat{\sigma}_G^2$: estimativa da variância genética entre progênes da população i ($i=1, 2, 3$ e 4 , correspondendo as populações A, B, C e D, respectivamente); \hat{h}^2 : estimativa da herdabilidade na média de progênes da população i ;

$QM_{Prog/Pop(i)}$: quadrado médio de “progênes da população i ”; $QM_{Prog/Pop(i) \times G}$: quadrado médio da interação “progênes da população i ” \times gerações; r : média harmônica do número de repetições; g : número de gerações.

Também foi estimada a herdabilidade realizada por caráter em cada população conforme expressão descrita por Fehr (1987):

$$h_{R_i}^2 = \frac{\frac{ms_{jk_i} - m_{k_i}}{m_{k_i}}}{\frac{ms_{j_i} - m_{j_i}}{m_{j_i}}};$$

em que: $h_{R_i}^2$: herdabilidade realizada na pop i ; ms_{jk_i} : média na geração k , das progênes da pop. i , selecionadas na geração j ; m_{k_i} : média geral das progênes da pop i na geração k ; ms_{j_i} : média das progênes da pop i selecionadas na geração j ; m_{j_i} : média geral das progênes da pop i na geração j ; $k > j$.

Foi estimado o ganho esperado com a seleção (GS_k) considerando as 10 melhores progênes em cada população, o que corresponde a uma intensidade de seleção de 18%, pela expressão:

$$GS_k = i \times \frac{\hat{\sigma}_{G_k}^2}{\sqrt{\hat{\sigma}_{F_k}^2}};$$

em que: i : diferencial de seleção padronizado, considerando as dez melhores progênes em cada população sendo selecionadas (intensidade de seleção de 18%, $i=1,455$); $\sigma_{G_k}^2$: estimativa da variância genética entre progênes na pop

k ; $\sigma_{F_k}^2$: estimativa da variância fenotípica entre médias das progênes na k -ésima população, $k= 1, 3, 3, 4$ representando as populações A, B, C e D, respectivamente.

Juntamente com a estimativa do ganho esperado com a seleção foi estimado o erro associado à sua estimativa pela expressão apresentada por Bridges, Knapp e Cornelius (1991):

$$s(GS)_j = \sqrt{\frac{2i^2}{r} \left\{ \left(\frac{Q^2_{1j}}{GL_1} \right) \left[\left(1 + \frac{Q_{2j}}{Q_{1j}} \right)^2 / 4 \right] + \frac{Q^2_{2j}}{GL_2} \right\} / Q_{1j}};$$

em que: $s(GS)_j$: erro associado ao ganho com a seleção na geração j ; i : diferencial de seleção padronizado, considerando 18% das linhagens sendo selecionadas; r : número de repetições; Q_{1j} : quadrado médio de progênes na geração j ; GL_1 : grau de liberdade de progênes; Q_{2j} : quadrado médio do erro na geração j ; GL_2 : grau de liberdade do erro na geração j .

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

O resumo da análise conjunta é apresentado na tabela 2. As estimativas da acurácia variaram de 84,75% para produtividade de grãos a 98,40% para massa de 100 grãos. De acordo com Resende e Duarte (2007) são consideradas altas e evidenciam boa precisão experimental. As estimativas também confirmam que a produtividade de grãos é mais influenciada pelo ambiente do que a massa de 100 grãos e o número de dias para o florescimento (RAMALHO et al., 2012). Constatou-se diferença significativa para a fonte de variação gerações nos três caracteres. Na geração $F_{2:3}$ o florescimento médio foi mais precoce, a massa média de 100 grãos foi maior assim como a produtividade de grãos.

Em princípio poder-se-ia argumentar que esse fato ocorreu devido à redução na contribuição da dominância para a média das progênies, isto porque a média da geração $F_{2:3}$ é definida por: $m + 1/4 d$, enquanto que na geração $F_{2:4}$ passa a ser: $m + 1/8d$. Embora a redução na participação da dominância de $F_{2:3}$ para $F_{2:4}$ seja considerável, há relatos de que a contribuição da dominância não é grande para o número de dias para o florescimento (MENDES et al., 2008), massa de 100 grãos, e produtividade de grãos (MORETO et al., 2007). A diferença não deve ser atribuída apenas à diferença genética entre populações, mas sim a diferenças ambientais nas duas épocas de semeadura.

Tabela 2 Resumo da análise de variância conjunta para massa de 100 grãos, número de dias para o florescimento (DPF) e produtividade de grãos (kg ha⁻¹) de progênies de feijoeiro avaliadas nas gerações F_{2:3} e F_{3:4} em Lavras - MG

FV	GL	QM		
		Massa de 100 grãos	DPF	Produtividade de grãos
Gerações (G)	1	355,07**	6094,16**	5575243,87**
Tratamentos (Trat)	224	210,93**	57,43**	1141852,08**
Populações (Pop)	3	13263,19**	3240,43**	45902196,79*
Prog. / Pop.	216	28,70**	13,06**	487430,11**
Prog. /Pop. A	54	24,74**	0,63 ^{NS}	312199,20**
Prog. /Pop. B	54	8,11**	4,37**	488112,89 ^{NS}
Prog. /Pop. C	54	44,55**	14,98**	660960,09**
Prog. /Pop. D	54	37,40**	32,24**	488448,22**
Testemunhas (T)	4	302,51**	80,85**	494309,40*
Prog. vs T	1	50,33**	0,07 ^{NS}	10806134,88**
Trat × G	224	6,65**	2,70*	321566,84**
Pop × G	3	56,99**	18,56**	1702649,74**
Prog/Pop × G	216	6,08**	2,51 ^{NS}	299670,50**
(Prog. /Pop. A)×G	54	7,56**	0,56 ^{NS}	184944,43 ^{NS}
(Prog. /Pop. B)×G	54	3,67 ^{NS}	1,98 ^{NS}	482815,10**
(Prog. /Pop. C)×G	54	6,50*	1,80 ^{NS}	265954,74**
(Prog. /Pop. D)×G	54	6,58*	5,69**	264967,74**
T × G	4	1,18 ^{NS}	1,66 ^{NS}	385937,40 ^{NS}
Prog vs T × G	1	0,54**	0,05 ^{NS}	650443,58*
Erro Médio	602	4,32	2,25	170636,55
Média		30,21	38,39	1662,79
Acurácia (%)		98,40	97,62	84,75

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

A interação “tratamentos × gerações” foi significativa em todos os caracteres. Entretanto observou-se que mesmo ocorrendo interação a classificação das populações não sofreu alterações expressivas de uma geração para outra (Tabela 3). Por essa razão, a ênfase será direcionada à média das populações na análise conjunta.

Observa-se que para os caracteres dias para florescimento e massa de 100 grãos a população “A” (BRS Radiante × ESAL 686) oriunda de genitores

grãos maiores e ciclo precoce apresentou maior massa de 100 grãos e menor número de dias para o florescimento, enquanto que a população “B” (BRS Valente × BRSMG Majestoso) pelo fato de ser oriunda de genitores de grãos menores e ciclo mais tardio apresentou maior número de dias para florescimento e menor massa de 100 grãos. Os cruzamentos entre linhagens de diferentes conjuntos gênicos (populações “C” e “D”) apresentaram, de modo geral, médias intermediárias.

Já para a produtividade de grãos, constatou-se que as populações de mesmo conjunto genético (“A” e “B”) apresentaram maior média do que as populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes (“C” e “D”), igualando-se à média das testemunhas (Tabela 3).

Tabela 3 Médias para massa de 100 grãos (M100), número de dias do plantio ao florescimento (DPF) e produtividade de grãos (PG) em populações de feijoeiro avaliadas nas gerações F_{2:3} e F_{2:4} e na análise conjunta

Geração	População	M100 (g)	DPF	PG (kg ha ⁻¹)
F _{2:3}	A	41,34 a*	32,23 a	1983,30 a
	B	26,01 c	39,89 c	2237,13 a
	C	29,90 b	34,40 b	1486,50 b
	D	25,79 c	37,63 c	1156,60 b
	Testemunhas	32,46 b	36,01 b	2560,64 a
F _{2:4}	A	39,42 a	36,93 a	1803,83 a
	B	24,05 c	45,31 c	1955,37 a
	C	29,26 b	39,07 a	1309,28 b
	D	25,68 c	41,75 b	1249,86 b
	Testemunhas	30,83 b	40,66 b	2091,58 a
Conjunta	A	40,38 a	34,58 a	1893,56 a
	B	25,03 c	42,60 d	2096,25 a
	C	29,58 b	36,74 b	1397,89 b
	D	25,74 c	39,69 c	1203,19 b
	Testemunhas	32,58 b	38,33 b	2326,30 a

*Médias seguidas de mesma letra (em cada geração e conjunta) pertencem ao mesmo grupo pelo teste de Scott e Knott (1974), a 5% de probabilidade

Em outros estudos também foi observado que populações segregantes obtidas do cruzamento de linhagens de conjuntos gênicos diferentes apresentam menor média de produtividade (ABREU; RAMALHO; FERREIRA, 1999; BRUZI; RAMALHO; ABREU, 2007; GONZÁLEZ et al., 2009; SINGH et al., 2002). Esse fato tem sido atribuído à perda de combinações epistáticas favoráveis que contribuem para maior adaptação aos ambientes de origem dos dois conjuntos gênicos (JOHNSON; GEPTS, 2002; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011).

A existência de variabilidade entre as progênies de cada população pode ser comprovada por meio das estimativas da variância genética (Tabela 4). Observa-se que todas as estimativas apresentaram o limite inferior do intervalo de confiança positivo, indicando que as mesmas diferem de zero.

Chama atenção que as menores estimativas de $\hat{\sigma}_G^2$ foram observadas entre progênies das populações “A” e “B”, ou seja, em cruzamentos de genitores de mesmo conjunto gênico. Já as maiores estimativas foram observadas nas populações “C” e “D”. Esse resultado confirma a menor variação dentro dos conjuntos gênicos e a grande divergência genética entre os mesmos para os caracteres avaliados (KWAK; GEPTS, 2009).

Outra estimativa que confirma a existência de variação dentro das populações segregantes é a da herdabilidade na média de progênies (Tabela 4). Com exceção da população “A”, as maiores estimativas de h^2 ocorreram para número de dias para o florescimento e as menores para produtividade de grãos, o que confirma que esses caracteres são menos influenciados pelo ambiente (MORETO et al., 2007; NIENHUIS; SINGH, 1988). Assim como no caso da $\hat{\sigma}_G^2$, as menores estimativas de h^2 ocorreram entre progênies das populações “A” e “B”. Pelo que já foi comentado a respeito da participação da dominância na manifestação desses caracteres infere-se que a h^2 estimada nesse caso, pode ser considerada no sentido restrito.

Tabela 4 Estimativas da variância genética ($\hat{\sigma}_G^2$), herdabilidade (\hat{h}^2), herdabilidade realizada (\hat{h}_R^2) para produtividade de grãos, massa de 100 grãos e dias para o florescimento em quatro populações de feijoeiro

Parâmetros	Massa de 100 grãos (g)	Dias para florescimento	Produtividade de grãos (kg ha ⁻¹)
População A			
$\hat{\sigma}_G^2$	3,58 (2,54; 5,43) ¹	0,015 (0,010; 0,022)	26511,41 (18789,59; 40229,76)
\hat{h}^2	0,69 (0,48; 0,82)	0,11 (-0,52; 0,42)	0,41 (-0,02; 0,65)
\hat{h}_R^2	0,52	0,20	0,31
População B			
$\hat{\sigma}_G^2$	0,92 (0,65; 1,40)	0,50 (0,35; 0,75)	1103,71 (782,24; 1674,82)
\hat{h}^2	0,55 (0,22; 0,74)	0,55 (0,22; 0,73)	0,01 (-0,69; 0,42) ¹
\hat{h}_R^2	0,25	0,25	0,19
População C			
$\hat{\sigma}_G^2$	7,93 (5,62; 12,03)	2,74 (1,95; 4,17)	82292,78 (58323,84; 124875,24)
\hat{h}^2	0,85 (0,75; 0,91)	0,88 (0,79; 0,93)	0,60 (0,31; 0,76)
\hat{h}_R^2	0,74	0,53	0,38
População D			
$\hat{\sigma}_G^2$	6,42 (4,55; 9,74)	5,53 (3,92; 8,39)	46558,43 (32997,63; 70650,23)
\hat{h}^2	0,81 (0,69; 0,90)	0,82 (0,70; 0,90)	0,46 (0,07; 0,68)
\hat{h}_R^2	0,61	0,62	0,38

¹ Intervalo de confiança com 95% de probabilidade

As estimativas de herdabilidade realizada visam principalmente inferir a respeito da interação progênies \times gerações (Tabela 4). Nesse estudo observou-se que na maioria dos casos a h^2_R foi de menor magnitude que a h^2 . Pode-se inferir

que, mesmo havendo a interação progênies \times gerações, as maiores estimativas de h^2_R foram observadas entre progênies das populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes. Numa situação como essa os melhoristas ficam diante de um impasse, ou seja, quando usam genitores de mesmo conjunto gênico a média da população é maior, porém a variância genética é inferior à de populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes (Tabela 5).

Tabela 5 Média das populações na análise conjunta (\bar{x}_o), estimativa do ganho esperado com a seleção (GS) e média esperada das populações melhoradas ($\bar{x}_m = \bar{x}_o + GS$) para dias para o florescimento, massa de 100 grãos (g) e produtividade de grãos (kg ha^{-1})

Dias para florescimento				
População	\bar{x}_o	GS (dias)	GS (%)	\bar{x}_m
A	34,58	- 0,06 (0,19) ¹	0,17	34,52
B	42,60	- 0,76 (0,32)	1,78	41,84
C	36,74	- 2,26 (0,40)	6,15	34,48
D	39,69	- 3,10 (0,63)	7,81	36,59
Massa de 100 grãos				
População	\bar{x}_o	GS (g)	GS (%)	\bar{x}_m
A	40,38	3,24 (0,65) ¹	8,02	43,62
B	25,03	1,46 (0,44)	5,83	26,49
C	29,58	5,35 (0,71)	18,09	34,93
D	25,74	4,73 (0,68)	18,38	30,47
Produtividade de grãos				
População	\bar{x}_o	GS (kg ha^{-1})	GS (%)	\bar{x}_m
A	1893,57	151,25 (100,22) ¹	8,00	2044,82
B	2096,25	5,04 (177,13)	0,24	2101,29
C	1397,89	322,67 (118,80)	23,08	1720,56
D	1203,19	212,36 (119,11)	17,65	1415,55

¹Erro associado à estimativa de GS

Seguindo a mesma tendência observada de \hat{h}^2 e \hat{h}_R^2 as estimativas do ganho esperado com a seleção também foram superiores para as populações “C” e “D” e apresentaram menor erro associado (Tabela 5). Em um primeiro momento, poder-se-ia inferir que o cruzamento entre genitores de conjuntos gênicos diferentes é vantajoso. Mas no caso da produtividade de grãos isso não é verdadeiro. Nota-se que embora a seleção entre progênies das populações “C” e “D” contribua para uma estimativa de ganho percentual, superior ao das populações “A” e “B”, a média esperada das populações melhoradas para produtividade de grãos foi inferior.

Esse fato realça a dificuldade em obter progênies de cruzamentos entre genitores Andinos e Mesoamericanos que superem, em produtividade, as melhores progênies advindas do cruzamento entre genitores de mesmo conjunto gênico como observado em outros trabalhos (BALDONI; RAMALHO; ABREU, 2008; GONZÁLEZ et al., 2009; JOHNSON; GEPTS, 1999; SINGH et al., 2002; SINGH; URREA, 1995).

No caso do feijoeiro, grande parte da variação tem sido observada entre os dois principais conjuntos gênicos (KWAK; GEPTS, 2009). Porém, esta variabilidade em muitos casos não tem proporcionado a obtenção de populações segregantes superiores.

Como tem sido constatado por outros autores (ABREU; RAMALHO; FERREIRA, 1999; NIENHUIS; SINGH, 1988), a existência de variabilidade genética por si só não garante sucesso. No caso do feijoeiro, é necessário que a população segregante apresente além de variabilidade genética alta produtividade de grãos (RAMALHO et al., 2012). É preciso destacar que os genitores utilizados nesse estudo são linhagens elite bem adaptadas às condições de cultivo brasileiras. Embora não tenha sido considerado o tipo de grãos, devido ao fato dos genitores apresentarem diferentes padrões de cor e tamanho, ficou evidenciado que cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos

diferentes resultam em progênies com produtividade de grãos inferior quando comparado à populações de mesmo conjunto gênico. Portanto a estratégia de cruzar genitores com base apenas na divergência genética observada entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes parece não ser uma boa estratégia visando aumentar a produtividade de grãos.

4 CONCLUSÃO

Populações segregantes oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes apresentaram maior variabilidade genética, porém associada à menor produtividade de grãos, quando comparado às populações oriundas de genitores de mesmo conjunto gênico.

REFERÊNCIAS

- ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Selection potential for seed yield from intra- and inter-racial populations in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 108, n. 1, p. 121-127, Jan. 1999.
- BALDONI, A. B.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Allele frequency and selection efficiency in cross populations of Andean x Mesoamerican common bean. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 4, p. 914-919, Sept. 2008.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd ed. Woodbury: Stemma, 2010. 400 p.
- BRIDGES, W. C.; KNAPP, S. J.; CORNELIUS, P. L. Standard errors and confidence interval estimators for expected selection response. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 2, p. 253-255, Mar. 1991.
- BRUZI, A. T.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Desempenho de famílias do cruzamento entre feijões andinos e mesoamericanos em produtividade e resistência a *Phaeoisariopsis griseola*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 3, p. 650-655, maio/jun. 2007.
- FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. New York: Macmillan, 1987. 525 p.
- GEPTS, P. et al. Phaseolin-protein variability in wild forms of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 451- 468, Oct./Dec. 1986.
- GONZÁLEZ, A. M. et al. Genetics of intra-gene pool and inter-gene pool hybridization for seed traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm from Europe. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 112, n. 1, p. 66-76, Jan. 2009.
- JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 125, n. 1, p. 69-79, 2002.
- _____. Segregation for performance in recombinant inbred populations resulting from inter-gene pool crosses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 106, n. 1, p. 45-56, 1999.

KNAPP, S. J.; STROUP, W. W.; ROSS, W. M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 2, p. 192-194, Apr. 1985.

KWAK, M.; GEPTS, P. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 118, n. 5, p. 979-992, Mar. 2009.

MENDES, M. P. et al. Genetic control of the number of days for flowering in common bean. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 8, p. 279-282, 2008.

MORETO, A. L. et al. Estimação dos componentes da variância fenotípica em feijoeiro utilizando o método genealógico. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 4, p. 1035-1042, jul./ago. 2007.

MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; BRUZI, A. T. **Epistasis in an Andean × Mesoamerican cross of common bean**. Disponível em: <<http://www.academicoo.com/artigo/epistasis-in-an-andean-x-mesoamerican-cross-of-common-bean>>. Acesso em: 1 dez. 2011.

NIENHUIS, J.; SINGH, S. P. Genetics of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle-American origin: I., general combining ability. **Plant Breeding**, Berlin, v. 101, n. 1, p. 143-154, 1988.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2. ed. Lavras: UFLA, 2005. 322 p.

RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília: EMBRAPA Informação Tecnológica, 2002. 975 p.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.

SCOTT, A. J.; KNOTT, M. A. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. **Biometrics**, Washington, v. 30, n. 3, p. 507-512, Sept. 1974.

SINGH, S. P. et al. Selection for seed yield in Andean intra-gene pool and Andean x Middle American inter-gene pool populations of common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 127, n. 3, p. 437-444, Feb. 2002.

SINGH, S. P.; GUTIERREZ, 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, July 1984.

SINGH, S. P.; URREA, C. A. Inter- and intraracial hybridization and selection for seed yield in early generations of common bean, *Phaseolus vulgaris* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, n. 1, p. 31-137, Feb. 1995.

CAPÍTULO 3

**Epistasia em cruzamentos de linhagens de feijoeiro de mesmo conjunto
gênico e de conjuntos gênicos diferentes**

RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo investigar a ocorrência de epistasia em cruzamentos de linhagens de feijoeiro de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes por meio do triple test cross- TTC. Foram utilizadas quatro linhagens elite adaptadas às condições de cultivo brasileiras, sendo duas pertencentes ao conjunto gênico Andino (ESAL 686 e BRS Radiante) e duas pertencentes ao conjunto gênico Mesoamericano (BRSMG Majestoso e BRS Valente). Quatro populações segregantes foram obtidas: “A” (ESAL 686 × BRS Radiante), “B” (BRSMG Majestoso × BRS Valente), “C” (BRS Radiante × BRSMG Majestoso) e “D” (BRS Valente × ESAL 686). Uma amostra aleatória de plantas F_2 de cada população foi retrocruzada para os pais e para a F_1 obtendo assim três tipos de progênie em cada planta (L_1 , L_2 e L_3) seguindo o TTC de Kearsey e Jinks (1968). Depois de obtidas as sementes da geração “ F_1 ” do TTC estas foram semeadas em campo visando sua multiplicação e posterior avaliação na geração “ F_2 ”. Na safra de inverno de 2011 os três tipos de progênies de cada população foram avaliados em experimentos contíguos. Avaliou-se a produtividade de grãos e a massa de 100 grãos. A epistasia foi detectada para ambos os caracteres, entretanto a ocorrência foi diferente entre as populações. Para produtividade de grãos a epistasia foi detectada somente nos cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes (populações “C” e “D”). Já para massa de 100 grãos a epistasia foi significativa nas populações oriundas de genitores de diferentes conjuntos gênicos assim como em uma população de mesmo conjunto gênico. Os componentes de variância indicaram predomínio da variância de dominância, entretanto podem estar viesados pela ocorrência da epistasia e ligação.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*. Melhoramento de plantas. Triple Test Cross.

ABSTRACT

This study aimed to investigate the occurrence of epistasis in crosses of common bean lines of the same gene pool and different gene pools through triple test cross-TTC. We used four inbred lines adapted to growing conditions in Brazil, two belonging to the Andean gene pool (ESAL 686 and BRS Radiante) and two belonging to the Mesoamerican gene pool (BRSMG Majestoso and BRS Valente). Four populations were obtained: "A" (ESAL 686 × BRS Radiante), "B" (BRSMG Majestoso × BRS Valente), "C" (BRS Radiante × BRSMG Majestoso) and "D" (BRS Valente × ESAL 686). A random sample of F₂ plants of each population was backcrossed to the parents and the F₁ to obtain three types of progeny on each plant (L₁, L₂ and L₃) following the TTC of Kearsy and Jinks (1968). After obtaining the seeds of generation "F₁" of TTC were sown in the field aiming their multiplication in the generation and subsequent evaluation "F₂". In the winter season of 2011 the three types of progeny from each population were evaluated in contiguous trials. We evaluated the yield and 100-grain mass. Epistasis was detected for both characters, though the occurrence was different populations. For grain yield epistasis was detected only in crosses between lines of different gene pools (populations "C" and "D"). As for weight of 100 grains epistasis was significant in populations derived from parents of different gene pools as well as a population of the same gene pool. The components of variance indicated a predominance of dominance variance, but may be biased by the occurrence of epistasis and linkage.

Keywords: *Phaseolus vulgaris*. Plant breeding. Triple Test Cross.

1 INTRODUÇÃO

Informações a respeito do controle genético dos caracteres são fundamentais a fim de auxiliar os melhoristas na definição de estratégias mais eficientes. No caso do feijoeiro a grande maioria dos caracteres de interesse como produtividade de grãos, porte da planta, tamanho dos grãos, são quantitativos, ou seja, controlados por grande número de genes com pronunciada influência do ambiente. Nesses casos o estudo do controle genético é feito principalmente por meio da estimativa de componentes de média e variância (RAMALHO et al., 2012). Grande parte dos estudos de controle genético em feijoeiro têm sido realizados desconsiderando a ocorrência de epistasia. No entanto, alguns trabalhos têm apontado que sua ocorrência é frequente em caracteres quantitativos em várias espécies (HOLLAND, 2001), inclusive no feijoeiro (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011).

Dentre os delineamentos utilizados no estudo do controle genético de caracteres quantitativos que permitem a detecção de interações não alélicas destaca-se o Triple Test Cross - TTC proposto por Kearsey e Jinks (1968). Este delineamento corresponde a uma extensão do delineamento III de Comstock e Robinson (1952) e tem sido utilizado em várias espécies como milho (KHAN; MCNEILLY, 2005), arroz (LI et al., 2008) e soja (BARONA; COLOMBARI FILHO; GERALDI, 2009).

No feijoeiro, não existem muitos relatos a respeito da ocorrência de epistasia. Um estudo recente foi conduzido por Moreto, Ramalho e Bruzi (2011) com o intuito de estudar o controle genético de alguns componentes da produção de grãos no cruzamento de uma linhagem do conjunto gênico Andino com uma do conjunto gênico Mesoamericano. Constatou-se que a epistasia foi significativa para produção de grãos, número de grãos por planta e número de vagens por planta. Segundo os autores a epistasia pode ser uma das causas do

baixo desempenho de progênies do cruzamento de linhagens Andinas e Mesoamericanas. Entretanto não se tem informações a respeito da ocorrência de epistasia em cruzamentos de linhagens de mesmo conjunto gênico. Sendo importante verificar se a ocorrência de epistasia é diferente em cruzamentos de linhagens de mesmo conjunto gênico e de conjuntos gênicos diferentes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Linhagens utilizadas

Nesse trabalho foram utilizadas quatro linhagens elite de feijoeiro adaptadas as condições de cultivo brasileiras, sendo duas linhagens pertencentes ao conjunto gênico Andino: ESAL 686 e BRS Radiante; e duas linhagens pertencentes ao conjunto gênico Mesoamericano: BRS Valente e BRSMG Majestoso. As principais características das linhagens encontram-se descritas na Tabela 1.

Tabela 1 Principais características das linhagens de feijoeiro utilizadas

Linhagem	Tipo de grão	Massa de 100 grãos (g)	Ciclo médio (dias)	Hábito*
ESAL 686	Jalo	40	75	I
BRS Radiante	Rajado	42	75	I
BRSMG Majestoso	Carioca	26	85	III
BRS Valente	Preto	22	90	II

*I: Crescimento determinado, porte ereto; II: Indeterminado com guias curtas, porte ereto; III: Indeterminado com guias longas, porte semi-ereto a prostrado

2.2 Híbridações e obtenção das progênies do TTC

Foram obtidas quatro populações, duas envolvendo genitores de mesmo conjunto gênico: “A”(ESAL 686 × BRS Radiante) e “B” (BRS Valente × BRSMG Majestoso) e duas envolvendo genitores de conjuntos gênicos diferentes: “C” (P₁ BRSMG Majestoso × BRS Radiante) e “D” (ESAL 686 × BRS Valente). As sementes F₁ foram obtidas em casa de vegetação. Posteriormente foram semeadas em campo para obtenção da geração F₂.

Uma amostra representativa das plantas F₂ de cada uma das quatro populações foi cultivada em vasos em casa de vegetação e retrocruzadas para os

respectivos pais (P_1 e P_2): “A” (P_1 - ESAL 686 e P_2 - BRS Radiante); “B” (P_1 - BRSMG Majestoso e P_2 - BRS Valente); “C” (P_1 - BRSMG Majestoso e P_2 - BRS Radiante) e “D” (P_1 - BRS Valente e P_2 - ESAL 686), e para a F_1 de cada cruzamento conforme preconizado pelo TTC de Kearsey e Jinks (1968). Para facilitar a identificação dos cruzamentos, as plantas F_2 foram utilizadas como fêmeas. Já as plantas dos pais e da F_1 foram cultivadas em canteiros próximos à casa de vegetação de onde eram retiradas as flores recém abertas com o pólen (genitores masculinos). Dessa forma em cada planta F_2 foram obtidos os retrocruzamentos com os pais, P_1 (L_1) e P_2 (L_2) e com a F_1 (L_3) gerando $3n$ progênes, em que “ n ” refere-se ao número de plantas F_2 retrocruzadas com os testadores (Pais e F_1). Esse número foi diferente em cada população: “A” (33), “B” (28), “C” (23) e “D” (16).

Como o número de sementes na geração “ F_1 ” dos retrocruzamentos era insuficiente para proceder à avaliação em campo, obteve-se a segunda geração dos retrocruzamentos ($L_{1\otimes}$, $L_{2\otimes}$, $L_{3\otimes}$).

2.3 Experimento de campo - avaliação da segunda geração do TTC

A avaliação das quatro populações foi realizada na safra de inverno de 2011. As $3n$ progênes de cada população (“A”: 99; “B”: 84; “C”: 69 e “D”: 48) foram avaliadas em experimentos dispostos em blocos casualizados com três repetições. Os quatro experimentos foram dispostos lado a lado no campo. A parcela experimental foi composta por duas linhas de dois metros de comprimento, com 40 plantas. O espaçamento entre linhas foi de 0,6m. No plantio foi aplicada uma dose de 300 kg ha^{-1} do fertilizante formulado 08 - 28 - 16 de N, P_2O_5 e K_2O respectivamente, e no estágio V3 (primeiro trifólio expandido) aplicou-se 50 kg ha^{-1} de uréia. A irrigação por aspersão foi utilizada sempre que necessário. O controle de plantas invasoras foi feito com a aplicação

de herbicidas registrados para a cultura e não foram aplicados fungicidas e inseticidas.

Os caracteres avaliados foram: produtividade de grãos (g parcela) e massa de 100 grãos (g).

2.4 Análise do TTC / Delineamento III

Primeiramente foi realizada a análise do delineamento III para cada caráter em cada população, segundo Jinks e Perkins (1970) considerando ausência de epistasia. O resumo do quadro de análise assim como as esperanças dos quadrados médios encontra-se descrito na Tabela 2.

Tabela 2 Resumo do quadro de análise de variância do Delineamento III segundo Jinks e Perkins (1970)

FV	GL	QM	E (QM)
Repetições (r)	r-1		
Testadores (test)	t-1		
Soma ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} + \bar{L}_{3i}$)	n-1	QM ₁	$\sigma_e^2 + 3r\sigma_{soma}^2$
Diferença ($\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{21}$)	n-1	QM ₂	$\sigma_e^2 + r\sigma_{diferença}^2$
Erro	$(3n-1) \times (r-1)$	QM ₃	σ_e^2

Como foi utilizada a segunda geração dos retrocruzamentos a esperança da variância da soma (σ_{soma}^2) neste caso permanece igual ao delineamento original, ou seja: $\sigma_{soma}^2 = 1/8a^2 (1/4 \sigma_A^2)$. Por outro lado a variância da diferença (σ_{dif}^2) passa a ser: $1/32d^2 (1/8 \sigma_D^2)$ (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; POONI; JINKS; POONI, 1980).

A variância aditiva, de dominância assim como o grau médio de dominância foram estimados respectivamente por: $\hat{\sigma}_A^2 = 4 \times \hat{\sigma}_{soma}^2$; $\hat{\sigma}_D^2 = 8 \times \hat{\sigma}_{dif}^2$

e $GMD = \sqrt{(2 \times \sigma_D^2) / \sigma_A^2}$. Também foram estimados os intervalos de confiança para os componentes de variância segundo Ramalho, Ferreira e Oliveira (2005).

Posteriormente, com as médias da análise do delineamento III (Anexo), procedeu-se a análise do TTC conforme Kearsey e Jinks (1968).

3 RESULTADOS

A análise de variância segundo o delineamento III para produtividade de grãos e massa de 100 grãos, nas quatro populações é apresentada na Tabela 3. As estimativas de acurácia variaram de 83% a 94,02% para produtividade de grãos e de 95,60% a 99,70% para massa de 100 grãos, evidenciando boa precisão experimental.

A média de produtividade de grãos variou entre as populações (Tabela 3). As populações oriundas do cruzamento de linhagens de mesmo conjunto gênico (“A” e “B”) apresentaram média superior às populações oriundas do cruzamento de linhagens de conjuntos gênicos diferentes.

Para o caráter massa de 100 grãos, a população oriunda de genitores do conjunto gênico Andino apresentou maior média (38,81g) enquanto que a menor média foi a da população oriunda de genitores do conjunto gênico Mesoamericano (25,51g). As populações oriundas de linhagens de conjuntos gênicos diferentes apresentaram médias intermediárias às populações de mesmo conjunto gênico.

A fonte de variação “testadores” foi significativa em todas as populações para massa de 100 grãos, entretanto isso não ocorreu para produtividade de grãos nas populações oriundas do cruzamento de genitores de mesmo conjunto gênico (“A” e “B”). A variação na “soma” ($\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} + \bar{L}_{3i\otimes}$), que estima os efeitos aditivos, foi significativa ($P \leq 0,05$) para ambos os caracteres em todas as populações. Já a variação na diferença ($\bar{L}_{1i\otimes} - \bar{L}_{2i\otimes}$), que estima os efeitos de dominância, não foi significativa na população “A” para ambos os caracteres e na população “B” para produtividade de grãos.

Tabela 3 Resumo da análise do delineamento III para produtividade de grãos (g parcela⁻¹) e massa de 100 grãos (g) em quatro populações de feijoeiro

População	FV	GL	QM	
			Prod.	M100
A) ESAL 686 × BRS Radiante	Testadores	2	17013,7 ^{ns}	33,63 ^{**}
	Soma ($\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} + \bar{L}_{3i\otimes}$)	32	18096,4 [*]	10,73 ^{**}
	Diferença ($\bar{L}_{1i\otimes} - \bar{L}_{2i\otimes}$)	32	7191,9 ^{ns}	4,81 ^{ns}
	Erro	196	10582,67	4,23
	Acurácia (%)		86,59	95,60
	Média (g)		568,02	38,81
B) BRS Valente × BRSMG Majestoso	Testadores	2	4926,23 ^{ns}	28,31 ^{**}
	Soma ($\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} + \bar{L}_{3i\otimes}$)	27	30235,43 [*]	6,96 ^{**}
	Diferença ($\bar{L}_{1i\otimes} - \bar{L}_{2i\otimes}$)	27	21629,93 ^{ns}	3,39 ^{**}
	Erro	166	17662,33	1,34
	Acurácia (%)		83,00	98,26
	Média (g)		537,01	25,51
C) BRSMG Majestoso × BRS Radiante	Testadores	2	48261,69 ^{**}	407,93 ^{**}
	Soma ($\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} + \bar{L}_{3i\otimes}$)	22	15856,55 [*]	45,55 ^{**}
	Diferença ($\bar{L}_{1i\otimes} - \bar{L}_{2i\otimes}$)	22	15484,66 [*]	13,42 ^{**}
	Erro	136	9254,43	5,58
	Acurácia (%)		94,00	99,40
	Média (g)		450,12	31,20
D) ESAL 686 × BRS Valente	Testadores	2	40863,59 ^{**}	486,33 ^{**}
	Soma ($\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} + \bar{L}_{3i\otimes}$)	15	17182,93 [*]	100,74 ^{**}
	Diferença ($\bar{L}_{1i\otimes} - \bar{L}_{2i\otimes}$)	15	22302,52 ^{**}	18,04 ^{**}
	Erro	94	9328,56	3,59
	Acurácia (%)		94,02	99,70
	Média (g)		395,28	29,56

*, ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade; ^{ns} Não significativo

A maioria das estimativas dos componentes de variância apresentou o limite inferior do intervalo de confiança positivo, o que indica que as estimativas podem ser consideradas diferentes de zero com 95% de probabilidade (Tabelas 4 e 5). A exceção foi a estimativa da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) na população “A” para produtividade de grãos que foi negativa e pode ser interpretada como nula. De maneira geral a amplitude dos intervalos de confiança foi maior para as estimativas da variância de dominância, sobretudo para o caráter produtividade de grãos. A grande amplitude de variação reflete a baixa precisão de algumas estimativas principalmente no caso da estimativa de $\hat{\sigma}_D^2$ para produtividade de grãos na população “B”.

Para produtividade de grãos, as estimativas de $\hat{\sigma}_A^2$ foram maiores nas populações “B” e “D”. Entretanto, não houve diferença expressiva entre as populações. Os intervalos de confiança apresentam sobreposição indicando que as estimativas podem não diferir entre si. Por outro lado, as estimativas de $\hat{\sigma}_D^2$ apresentaram diferenças mais pronunciadas entre as populações. As populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes (“C” e “D”) apresentaram estimativas superiores à das populações “A” e “B” (Tabela 4).

Para massa de 100 grãos, a diferença entre as populações baseada nas estimativas dos componentes de variância foi maior. As populações “C” e “D” apresentaram maiores estimativas de $\hat{\sigma}_A^2$ e $\hat{\sigma}_D^2$ (Tabela 5).

Para produtividade de grãos, constatou-se que as estimativas de $\hat{\sigma}_D^2$ foram superiores às estimativas de $\hat{\sigma}_A^2$ nas populações “C” e “D” (Tabela 4). Para massa de 100 grãos esse fato ocorreu nas populações “B” e “C” (Tabela 5). As estimativas do grau médio de dominância (*GMD*) variaram de 0,00 a 4,45 para produtividade de grãos e de 1,03 a 2,09 para massa de 100 grãos.

Tabela 4 Estimativas dos componentes de variância para produtividade de grãos (g parcela⁻¹) em quatro populações de feijoeiro

	População A	População B	População C	População D
$\hat{\sigma}_A^2$	3339,44	5588,04	2934,27	3490,83
LI ¹	1301,17	2177,30	1053,29	1120,25
LS ²	20087,83	33614,31	24230,17	48528,73
$\hat{\sigma}_D^2$	-9041,92	10580,27	16613,95	34597,24
LI ¹	-3523,06	2105,99	5963,74	13480,32
LS ²	-54390,07	10773107,60	137191,95	208116,21
$\hat{\sigma}_G^2$	3339,44	16168,31	19548,22	38088,07
$\hat{\sigma}_e^2$	10582,7	17662,33	9254,44	9328,56
\hat{GMD}	0,00	1,95	3,36	4,45

¹LS: Limite inferior e ²LS: Limite superior do Intervalo de confiança com 95% de probabilidade

Tabela 5 Estimativas dos componentes de variância para massa de 100 grãos (g) em quatro populações de feijoeiro

	População A	População B	População C	População D
$\hat{\sigma}_A^2$	2,89	2,52	17,76	43,16
LI ¹	1,45	1,43	9,95	23,14
LS ²	8,35	5,47	39,95	107,37
$\hat{\sigma}_D^2$	1,52	5,44	20,88	38,56
LI ¹	0,31	2,68	9,15	13,53
LS ²	1541,40	16,87	86,65	118,58
$\hat{\sigma}_G^2$	4,43	7,98	38,64	81,72
$\hat{\sigma}_e^2$	4,23	1,34	5,57	3,59
\hat{GMD}	1,03	2,09	1,53	1,34

¹LS: Limite inferior e ²LS: Limite superior do Intervalo de confiança com 95% de probabilidade

O resumo da análise do TTC segundo Jinks e Perkins (1970) é apresentado na Tabela 6. Para produtividade de grãos, a epistasia foi detectada nas populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes. Na população “C” somente a epistasia do tipo aditivo × aditivo [*i*] foi significativa,

enquanto que na população “D” tanto a epistasia aditivo \times aditivo [i], quanto aditivo \times dominante e dominante \times dominante [$j+l$] foram significativas. Nas populações oriundas do cruzamento de genitores de mesmo conjunto gênico (“A” e “B”) não foi detectada epistasia.

Para a massa de 100 grãos a epistasia foi significativa nas populações “B”, “C” e “D”. O desdobramento da epistasia mostrou que na população “B” ambos os tipos foram significativos. Já nas populações “C” e “D” apenas a epistasia do tipo aditivo \times dominante e dominante \times dominante [$j+l$] foi significativa.

Tabela 6 Resumo da análise do Triple Test Cross para produtividade de grãos (g parcela⁻¹) e massa de 100 grãos (g) em quatro populações de feijoeiro

População	FV	GL	QM	
			Prod.	M100
A) ESAL 686 \times BRS Radiante	Epistasia $(\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} - 2 \times \bar{L}_{3i\otimes})$	33	10812,68 ^{ns}	4,87 ^{ns}
	Epistasia [i] (aa)	1	11920,74 ^{ns}	0,37 ^{ns}
	Epistasia [$j+l$] (ad e dd)	32	10778,05 ^{ns}	5,01 ^{ns}
	Erro	196	10582,7	4,23
B) BRS Valente \times BRSMG Majestoso	Epistasia $(\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} - 2 \times \bar{L}_{3i\otimes})$	28	8761,75 ^{ns}	5,34 ^{**}
	Epistasia [i] (aa)	1	4626,45 ^{ns}	53,20 ^{**}
	Epistasia [$j+l$] (ad e dd)	27	8914,91 ^{ns}	3,57 ^{**}
	Erro	166	17662,33	1,34
C) BRSMG Majestoso \times BRS Radiante	Epistasia $(\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} - 2 \times \bar{L}_{3i\otimes})$	23	15836,94 [*]	15,40 ^{**}
	Epistasia [i] (aa)	1	48847,85 [*]	16,18 ^{ns}
	Epistasia [$j+l$] (ad e dd)	22	14336,44 ^{ns}	15,37 ^{**}
	Erro	136	9254,435	5,58
D) ESAL 686 \times BRS Valente	Epistasia $(\bar{L}_{1i\otimes} + \bar{L}_{2i\otimes} - 2 \times \bar{L}_{3i\otimes})$	16	27562,29 ^{**}	20,00 ^{**}
	Epistasia [i] (aa)	1	58539,01 ^{**}	2,57 ^{ns}
	Epistasia [$j+l$] (ad e dd)	15	25497,18 ^{**}	21,16 ^{**}
	Erro	94	9328,558	3,59

*, ** Significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade; ^{ns} Não significativo

4 DISCUSSÃO

No caso do feijoeiro, obter sementes da geração F_1 dos três retrocruzamentos em número suficiente para se ter condições de avaliar as progênies no campo é uma tarefa muito difícil. A opção é utilizar progênies F_2 dos retrocruzamentos ($L_{1\otimes}$; $L_{2\otimes}$ e $L_{3\otimes}$).

A utilização de progênies F_2 do TTC não altera a detecção da epistasia bem como a estimação da variância aditiva, entretanto o coeficiente que multiplica a variância de dominância passa a ser 1/8 ao passo que quando se avalia a F_1 do TTC é 1/2 (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011; POONI; JINKS; POONI, 1980). Esse fato contribui para que a estimativa da variância de dominância possa apresentar um viés mais acentuado. Na literatura existem relatos da utilização da “ F_2 ” do TTC de Kearsey e Jinks (1968) bem como de suas modificações em *Eragrostis tef* (TEFERA; PEAT, 1997), em soja (BARONA; COLOMBARI FILHO; GERALDI, 2009) e em feijão (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011).

Outro aspecto importante diz respeito ao número de plantas a serem amostradas na geração F_2 . Esse número pode variar de 20 a 40 plantas F_2 para obtenção de estimativas consistentes tanto dos efeitos aditivos quanto dos efeitos de dominância (KEARSEY, 1980). Nesse estudo o número de progênies de cada retrocruzamento (L_1 , L_2 e L_3) esteve dentro do intervalo considerado ideal nas populações: “A” (33), “B” (28) e “C” (23). Apenas na população “D” esse número foi inferior (16).

As estimativas dos componentes de variância indicaram a supremacia dos efeitos de dominância nas populações “C” e “D” para produtividade de grãos, e na população “B” para massa de 100 grãos (Tabelas 4 e 5). Com exceção da população “A”, as estimativas do grau médio de dominância (*GMD*)

foram superiores a 1,0; o que em princípio indica a ocorrência de sobredominância.

No entanto, antes de se inferir a respeito das interações alélicas presentes no controle dos caracteres por meio das estimativas dos componentes de variância alguns comentários são necessários. O primeiro deles é que as estimativas de σ_D^2 sempre estiveram associadas a grandes intervalos de confiança, em função do maior erro das estimativas, como já comentado.

Outro ponto importante diz respeito à presença de ligação. Considerando que os caracteres envolvidos são controlados por vários genes é esperado que ocorra ligação entre eles. Especialmente quando a ligação é em fase de repulsão, a variância de dominância tende a ser superestimada (KEARSEY; POONI, 1996). Esse fato, inclusive, já foi comprovado por Gardner e Lonquist (1959) em milho. Os autores obtiveram uma estimativa de *GMD* na geração F_2 de 1,59 para produtividade de grãos em milho utilizando o delineamento III. Posteriormente avançaram a mesma população por seis gerações de inter cruzamento ao acaso (F_8), a fim de que atingisse o equilíbrio, e obtiveram uma nova estimativa de 0,93.

Um último fato que pode contribuir para superestimar σ_D^2 é a presença de epistasia (POONI; JINKS; POONI, 1980). No presente caso a epistasia foi detectada em ambos os caracteres, mas sua ocorrência foi diferente nas populações. A epistasia mostrou-se mais importante nas populações oriundas de conjuntos gênicos diferentes (“C” e “D”). Essas populações foram as que apresentaram maiores estimativas de σ_D^2 . O predomínio da variância de dominância já foi observado em outras situações em que se utilizou o TTC. Em Tef (*Eragrostis tef*) isso ocorreu para produção de grãos, biomassa, índice de colheita e dias para maturação (TEFERA; PEAT, 1997). Já em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) esse fato foi observado para produção e número de grãos por planta

(MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2011).

As estimativas de componentes de variância em feijoeiro comumente encontradas na literatura apontam para predomínio de efeitos aditivos (RAMALHO et al., 2012). Moreto (2008) apresenta uma compilação de estimativas para os principais caracteres quantitativos do feijoeiro obtidos por meio de diferentes metodologias. Em todos os casos observou-se predomínio da variância aditiva. De acordo com Bernardo (2010) quando se utiliza o método dos quadrados mínimos, é esperado que haja predomínio da variância aditiva, a menos que ocorra epistasia, ligação ou sobredominância.

Conforme descrito por Kearsey e Jinks (1968) o TTC é um teste eficiente na detecção de interações não alélicas para os genes em que os pais diferem. Nesse trabalho não foi detectada epistasia para produtividade de grãos nos cruzamentos de genitores do mesmo conjunto gênico (“A” e “B”). Este fato pode ser explicado pela menor divergência genética entre as linhagens, o que torna mais difícil a detecção por parte do TTC. Para o caráter massa de 100 grãos a epistasia foi detectada nas populações “B”, “C” e “D”. Wolf e Hallauer (1997) comentam que a epistasia é mais facilmente detectada para caracteres menos complexos, visto que estes sofrem menor influência do ambiente.

O desdobramento da epistasia revelou que tanto a epistasia do tipo $[i]$ quanto do tipo $[j+l]$ foram significativos, entretanto houve diferença entre os caracteres e entre as populações (Tabela 6). No melhoramento de plantas autógamas, em princípio, o tipo de epistasia mais importante é o do tipo $[i]$, pois o desempenho de linhagens pode depender de interações do tipo aditivo \times aditivo, além disso, esse tipo de epistasia pode ser aproveitado pela seleção. Já a epistasia do tipo aditivo \times dominante e dominante \times dominante $[j+l]$ somente é aproveitada em espécies onde se explora a produção de híbridos, uma vez que a epistasia parece estar relacionada à ocorrência de heterose e depressão por endogamia (HOLLAND, 2001).

Embora a ocorrência de epistasia seja frequentemente relatada, sobretudo em plantas autógamas (HOLLAND, 2001) existem poucos relatos em feijoeiro. Um estudo recente foi conduzido por Moreto, Ramalho e Bruzi (2011). Os autores utilizaram o TTC de Kearsey e Jinks (1968) no cruzamento entre as linhagens Carioca MG (conjunto gênico Mesoamericano) e BRS Radiante (conjunto gênico Andino). Observou-se que a epistasia do tipo $[j]+[l]$ está presente no controle genético do número de grãos por planta e no número de vagens por planta. Já para produção de grãos por planta todos os tipos foram significativos.

A partir do cruzamento de linhagens de conjuntos gênicos diferentes, Johnson e Gepts (2002) mapearam QTL's para vários caracteres quantitativos. Observou-se que interações epistáticas entre QTL's explicaram boa parte da variação para caracteres como índice de colheita, dias para maturidade e produção de sementes, indicando que a epistasia desempenha papel importante no controle genético desses caracteres.

Vários estudos têm apontado que a epistasia pode ser responsável pelo baixo desempenho de progênies segregantes nos cruzamentos entre subgrupos da mesma espécie como no caso dos feijões Andinos e Mesoamericanos (JOHNSON; GEPTS, 1999; LI et al., 1997; SINGH; URREA, 1995). A hipótese seria de que combinações epistáticas presentes em cada conjunto gênico seriam responsáveis por caracteres relacionados à adaptação e quando essas combinações são desfeitas nos cruzamentos contribuem para o baixo desempenho da progênie.

Os resultados obtidos no presente trabalho concordam com os observados por Johnson e Gepts (2002) e Moreto, Ramalho e Bruzi (2011), de que a epistasia está presente no controle genético de caracteres associados à produtividade de grãos em cruzamentos de linhagens dos conjuntos gênicos Andino e Mesoamericano.

5 CONCLUSÕES

A epistasia está presente no controle genético da produção de grãos e da massa de 100 grãos em feijoeiro.

A ocorrência de epistasia foi diferente entre os caracteres e entre as populações.

Para produtividade de grãos a epistasia foi detectada somente nos cruzamentos entre linhagens de conjuntos gênicos diferentes (Populações “C” e “D”). E entre essas populações houve diferença quanto ao tipo de epistasia presente. Na população “C” apenas a epistasia do tipo aditivo \times aditivo foi significativa, enquanto que na população “D” ambos os tipos foram significativos.

Para massa de 100 grãos a epistasia foi detectada tanto nas populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes (“C” e “D”), quanto em uma das populações de mesmo conjunto gênico (“B”).

Nas populações oriundas de genitores de conjuntos gênicos diferentes (“C” e “D”), apenas a epistasia aditivo \times dominante e dominante \times dominante foi significativa.

Na população de mesmo conjunto gênico (“B”) tanto a epistasia aditivo \times aditivo, quanto aditivo \times dominante e dominante \times dominante foram significativos.

Nos casos em que a epistasia mostrou ser significativa, os componentes de variância podem estar viesados.

REFERÊNCIAS

BARONA, M. A. A.; COLOMBARI FILHO, J. M.; GERALDI, I. O. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 2, p. 313-318, jan. 2009.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd ed. Woodbury: Stemma, 2010. 400 p.

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

GARDNER, C. O.; LONNQUIST, J. H. Linkage and the degree of dominance of genes controlling quantitative characters in maize. **Agronomy Journal**, Madison, v. 51, p. 524-528, 1959.

HOLLAND, J. B. Epistasia and plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, Madison, v. 21, n. 1, p. 27-82, Jan. 2001.

JINKS, J. L.; PERKINS, J. M. Detection and estimation of genotype environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. **Heredity**, London, v. 25, n. 2, p. 157-177, 1970.

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Role of epistasia in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 125, n. 1, p. 69-79, 2002.

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

KEARSEY, M. J. The efficiency of North Carolina Experiment III and the selfing, backcrossing series for estimating additive and dominance variation. **Heredity**, London, v. 45, p. 73-82, Dec. 1980.

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

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1996. 381 p.

KHAN, A. A.; MCNEILLY, T. Triple test cross analysis for salinity tolerance based upon seedling root length in maize (*Zea mays* L.). **Breeding Science**, Tokyo, v. 55, p. 321-325, Mar. 2005.

LI, L. et al. Dominance, overdominance and epistasis condition the heterosis in two heterotic rice hybrids. **Genetics**, Pittsburgh, v. 180, n. 3, p. 1725-1742, Nov. 2008.

LI, Z. et al. Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.). **Genetics**, Pittsburgh, v. 145, p. 453-465, Feb. 1997.

MORETO, A. L. **Epistasia em cruzamento de feijão Andino x Mesoamericano**. 2008. 67 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; BRUZI, A. T. **Epistasis in an Andean x Mesoamerican cross of common bean**. Disponível em: <<http://www.academicoo.com/artigo/epistasis-in-an-andean-x-mesoamerican-cross-of-common-bean>>. Acesso em: 10 dez. 2011.

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

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2. ed. Lavras: UFLA, 2005. 322 p.

SINGH, S. P.; URREA, C. A. Inter- and intraracial hybridization and selection for seed yield in early generations of common bean, *Phaseolus vulgaris* L. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, n. 1, p. 31-137, Feb. 1995.

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

WOLF, D. P.; HALLAUER, A. R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 3, p. 763-770, May/June 1997.

ANEXOS

Tabela 1A Médias de produtividade de grãos (g/parcela) e massa de 100 grãos (g) para a população “A” (P₁ - ESAL 686 × P₂ - BRS Radiante) segundo o TTC de Kearsley e Jinks (1968)

F ₂ (i)	Produtividade de grãos (g/parcela)			Massa de 100 grãos (g)		
	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}
1	725,33	652,67	759,00	38,86	37,40	39,37
2	573,33	555,00	571,67	38,57	36,71	36,40
3	470,00	620,00	528,33	37,90	36,97	37,40
4	571,67	463,33	483,33	38,73	38,90	39,02
5	565,00	546,67	451,67	40,78	38,24	39,31
6	670,00	618,33	526,67	36,81	38,00	36,93
7	498,33	578,33	515,00	34,64	39,46	38,95
8	516,67	481,67	541,67	34,47	38,36	38,30
9	595,00	600,00	595,00	39,44	39,55	38,90
10	508,33	578,33	490,00	37,79	38,15	39,11
11	568,67	559,00	568,67	39,50	41,10	39,20
12	592,33	559,00	504,67	38,98	39,50	37,13
13	411,67	591,67	583,33	39,29	42,04	38,47
14	538,33	465,00	543,33	37,21	39,04	37,63
15	686,67	621,67	632,00	40,02	40,67	40,78
16	486,67	558,33	496,67	33,24	37,63	39,46
17	553,33	565,00	515,00	38,62	39,40	38,92
18	587,67	569,67	598,67	38,14	39,38	38,53
19	581,00	629,00	594,33	39,01	38,79	38,86
20	537,67	649,67	411,33	35,88	39,75	38,41
21	567,67	570,67	587,33	38,37	39,25	37,06
22	513,33	608,33	516,67	40,54	42,01	38,24
23	648,33	605,00	545,00	38,57	40,15	40,04
24	521,67	461,67	591,67	38,46	38,57	40,79
25	526,67	635,00	631,67	38,03	40,00	39,59
26	606,67	670,00	441,67	39,10	40,89	36,06
27	595,67	603,67	563,00	37,56	39,03	38,32
28	566,67	590,00	600,00	40,04	38,71	40,15
29	551,67	615,00	520,00	36,81	39,76	37,07
30	508,33	526,67	625,00	40,78	42,43	41,01
31	575,33	627,00	678,00	37,56	41,48	41,44
32	590,67	637,67	575,33	40,11	40,26	39,29
33	533,33	628,33	663,33	38,73	39,31	39,09
Média	561,93	583,07	559,06	38,26	39,42	38,76
Total	18543,6	19241,3	18449,0	1262,53	1300,89	1279,24

Tabela 2B Médias de produtividade de grãos (g/parcela) e massa de 100 grãos (g) para a população “B” (P₁- BRSMG Majestoso × P₂ - BRS Valente) segundo o TTC de Kearsy e Jinks (1968)

F ₂ (i)	Produtividade de grãos (g/parcela)			Massa de 100 grãos (g)		
	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}
1	546,67	491,67	520,00	25,23	23,34	24,03
2	551,67	495,00	558,33	26,29	26,12	25,84
3	648,33	551,67	538,33	25,92	27,19	24,53
4	480,00	460,00	553,33	24,28	23,80	23,45
5	510,00	478,33	475,00	26,24	26,51	25,02
6	670,00	551,67	558,33	25,71	26,14	25,31
7	605,00	625,00	518,33	26,70	27,62	25,71
8	531,67	430,00	596,67	26,37	26,04	24,28
9	514,00	418,33	480,67	24,87	22,83	23,12
10	533,33	571,67	531,67	26,94	26,73	24,19
11	557,00	611,00	537,67	25,30	26,34	24,47
12	465,00	520,00	498,33	27,32	28,08	25,93
13	448,33	576,67	433,33	25,66	26,07	26,25
14	420,00	556,00	527,33	26,09	24,05	25,46
15	643,00	457,33	482,33	25,52	24,50	24,26
16	376,67	446,67	420,00	27,50	24,23	26,46
17	476,67	496,67	478,33	24,10	25,84	24,51
18	655,00	635,00	616,67	27,39	26,55	24,05
19	661,67	653,33	513,67	25,21	23,05	23,86
20	733,33	501,67	503,33	26,35	28,76	23,81
21	421,67	500,00	536,67	25,93	25,56	25,47
22	575,00	530,00	456,67	24,27	25,30	24,20
23	611,67	438,33	583,33	26,75	25,94	24,09
24	538,33	580,00	585,00	26,40	27,45	26,26
25	476,67	819,00	593,33	26,64	26,61	24,36
26	506,67	571,67	570,00	25,61	27,17	25,29
27	538,33	341,67	478,33	25,56	22,07	27,10
28	581,67	656,67	721,67	27,32	25,60	24,87
Média	545,62	534,46	530,95	25,98	25,70	24,86
Total	15277,33	14965,00	14866,67	727,46	719,47	696,18

Tabela 3C Médias de produtividade de grãos (g/parcela) e massa de 100 grãos (g) para a população “C” (P₁- BRSMG Majestoso × P₂ - BRS Radiante) segundo o TTC de Kearsey e Jinks (1968)

F ₂ (i)	Produtividade de grãos (g/parcela)			Massa de 100 grãos (g)		
	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}
1	502,33	486,67	483,67	27,68	26,00	32,77
2	420,00	421,67	356,67	29,97	36,58	31,62
3	396,67	463,33	328,33	31,86	38,35	33,06
4	441,67	541,67	488,33	33,38	36,05	29,34
5	406,67	588,33	443,33	28,11	32,77	30,19
6	397,33	538,00	339,67	23,64	30,94	29,09
7	489,33	423,33	410,00	29,98	30,56	27,13
8	565,00	516,67	658,33	32,38	35,26	33,47
9	315,00	558,33	330,00	29,09	31,61	31,10
10	495,00	441,67	391,67	26,32	34,77	27,49
11	440,00	513,33	328,33	31,05	37,43	34,33
12	355,00	485,00	513,33	34,32	34,93	33,84
13	395,00	473,33	463,33	28,20	35,53	32,86
14	448,33	517,33	494,33	26,56	35,31	31,31
15	436,67	555,00	466,67	25,86	32,04	23,96
16	445,00	520,00	436,67	29,15	34,27	32,94
17	438,33	476,67	335,00	26,27	34,37	31,18
18	432,33	490,00	363,33	28,00	30,74	26,94
19	506,67	425,00	416,33	27,97	34,28	30,85
20	498,33	475,00	351,67	31,10	38,50	31,08
21	330,00	368,33	488,33	29,97	34,13	36,25
22	465,33	431,33	409,00	27,41	27,37	29,21
23	555,00	320,00	556,67	28,45	35,66	28,42
Média	442,39	479,6	428,39	28,99	33,80	30,80
Total	10175,00	11030,00	9853,00	666,71	777,44	708,44

Tabela 4D Médias de produtividade de grãos (g/parcela) e massa de 100 grãos (g) para a população “D” (P₁ - BRS Valente × P₂ - ESAL 686) segundo o TTC de Kearsey e Jinks (1968)

F ₂ (i)	Produtividade de grãos (g/parcela)			Massa de 100 grãos (g)		
	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}	L _{1i}	L _{2i}	L _{3i}
1	421,33	321,67	521,67	25,19	27,16	34,13
2	436,67	280,00	391,67	27,96	32,22	25,98
3	468,33	278,33	266,67	24,29	34,77	26,43
4	443,33	426,67	343,33	24,53	31,59	27,21
5	340,00	330,00	405,00	24,02	33,22	29,62
6	515,00	308,33	391,67	23,96	31,49	29,23
7	405,00	511,67	260,00	28,14	33,47	28,95
8	485,00	444,67	478,00	22,62	33,54	27,45
9	449,67	427,33	438,00	25,41	31,48	30,57
10	273,33	440,00	246,67	25,22	36,56	31,77
11	451,67	298,33	430,00	26,56	33,36	30,80
12	515,00	375,00	340,00	24,06	31,62	23,86
13	386,67	553,33	243,33	30,20	38,68	29,03
14	278,33	368,33	345,00	29,19	32,98	30,17
15	465,33	422,00	500,67	37,98	39,19	41,63
16	466,67	518,33	266,67	24,33	24,06	23,15
Média	425,08	394,00	366,77	26,48	32,84	29,37
Total	6801,33	6304,00	5868,33	423,65	525,37	469,97