



ADMILSON RIBEIRO TOSCANO DE BRITO

**VARIABILIDADE GENÉTICA DE
POPULAÇÕES DE FEIJOEIRO CONDUZIDAS
POR DIFERENTES MÉTODOS**

LAVRAS - MG

2010

ADMILSON RIBEIRO TOSCANO DE BRITO

**VARIABILIDADE GENÉTICA DE POPULAÇÕES DE FEIJOEIRO
CONDUZIDAS POR DIFERENTES MÉTODOS**

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

Orientador
Dr. João Bosco dos Santos

LAVRAS - MG

2010

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

Brito, Admilson Ribeiro Toscano de.

Variabilidade genética de populações de feijoeiro conduzidas por diferentes métodos / Admilson Ribeiro Toscano de Brito. – Lavras : UFLA, 2010.

96 p. : il.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2010.

Orientador: João Bosco dos Santos.

Bibliografia.

1. RAPD. 2. Coeficiente de adaptabilidade. 3. Populações segregantes. 4. Frequência alélica. 5. Herdabilidade restrita. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 631.53

ADMILSON RIBEIRO TOSCANO DE BRITO

**VARIABILIDADE GENÉTICA DE POPULAÇÕES DE FEIJOEIRO
CONDUZIDAS POR DIFERENTES MÉTODOS**

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

APROVADA em 05 de agosto de 2010.

Dra. Ângela de Fátima Barbosa Abreu	UFLA
Dr. César Augusto Brasil Pereira Pinto	UFLA
Dr. Diogo Gonçalves Neder	UFRPE
Dr. Samuel Pereira de Carvalho	UFLA

Dr. João Bosco dos Santos
Orientador

LAVRAS- MG

2010

*Aos meus pais, Racine Zloccovick Toscano de Brito (in memoriam) e Angélica
Ribeiro de Brito, onde tudo começou e todos os meus familiares que sempre
estiveram comigo.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao meu primeiro e principal orientador, Deus, Ser supremo, rico em bondade e misericórdia, que está sempre nos abençoando, iluminando e protegendo, obrigado Senhor!

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Biologia (DBI), pela oportunidade concedida para a realização do doutorado.

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

Aos professores do Departamento de Biologia da UFLA, pelos ensinamentos transmitidos e pela ímpar oportunidade de aprendizagem.

Ao Professor Dr. João Bosco dos Santos pela orientação, paciência, amizade, compreensão, dedicação, profissionalismo e seus ensinamentos que foram de grande relevância para a realização deste trabalho e crescimento profissional.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) e ao Colégio Agrícola Dom Agostinho Ikas (CODAI), pela liberação e apoio.

Aos Professores Marcelo Apolinário, Sílvia Maria, Silvana, Rommel, Suely Alves, Luiz Augusto, Djalma, Dea, Francisco Bahia, José de Carvalho, Ricardo Wagner, Roberto, Juarez e Maria das Graças da UFRPE/CODAI pela amizade e constante incentivo em todas as horas.

Ao amigo Lamartine da Nóbrega Filho e seu filho Lamartine da Nóbrega Neto (*in memoriam*) pela amizade, companheirismo e pelos bons momentos vividos e eternizados.

Aos amigos e colegas da UFLA e do Laboratório de Biologia, Fernanda, Mônica, Zelinha, Paulinho, Felipe, Flávia, Monike, Ana Luiza, Larissa, Zé Luís, Diogo, Eduardo, Osnil e tantos outros pelo companheirismo e bons momentos de estudo e descontração.

A todos os funcionários, prestadores de serviços e demais pessoas da UFLA que de forma direta ou indireta contribuíram e ajudaram na realização deste trabalho.

Aos amigos Dora, Silvio, Lourdes e Zé Maria pela consideração, carinho, atenção, amizade e apoio desde o início em Lavras.

Aos amigos de longos tempos, Didinho, Sérgio, Sílvio, Zinho, Tony, Bira, Ester, Eruleide, Nona, Beta, Loura, Valdo, Neni, Ronaldo, Galego e tantos outros que fizeram e fazem parte da pessoa que hoje sou.

Aos meus irmãos e eternos amigos Bela, Jairo, Tota, Racine e Alexandre pela convivência, apoio, compreensão, carinho, amor e principalmente por existirem em minha vida.

À companheira de diversas jornadas, tristezas, alegrias e de grandes lutas e muitas conquistas, Maria de Jesus.

Aos amados filhos Admilson Júnior, Ana Clara e Anne Maria.

De forma carinhosa e especial a Taydiana, pelo carinho, pela atenção, pela paciência, pela força, e principalmente pela convivência e apoio em todos os momentos difíceis.

Enfim, à toda minha amada família, centro de toda a minha existência, fonte de inspiração e amor, onde busco forças para transpor obstáculos e alimentar minha alma.

RESUMO

A obtenção de plantas que reúnam o maior número possível de alelos favoráveis e que confere melhor adaptação às condições ambientais é sem dúvida o objetivo primordial da maioria dos programas de melhoramento. Na seleção de genótipos superiores deve-se considerar vários caracteres conjuntamente e, principalmente, identificar o melhor método para condução dessas populações segregantes. A condução de populações segregantes é considerada a fase mais crítica, laboriosa e onerosa de um programa de melhoramento. Por isso, os objetivos deste trabalho foram: verificar o efeito de diferentes métodos de condução da população segregante de feijoeiro nas alterações das frequências alélicas e genotípicas de marcadores RAPD; estimar parâmetros genéticos com informações de marcadores; verificar se eles explicam a variação na produtividade de grãos. Para isso foram utilizados os dados obtidos por meio de marcadores RAPD, referentes a 56 progênies conduzidas pelo método genealógico, 55 pelo método da população, 61 pelo método "bulk" dentro de progênies F_2 , 58 pelo método "bulk" dentro de progênies F_3 e 62 pelo método de Descendência de uma Única Semente (SSD), resultantes do cruzamento Carioca x Flor de Mayo, e avaliados quanto à produtividade de grãos em F_4 e F_5 por Raposo (1999). Foram identificadas as proporções fenotípicas por loco em F_4 e testadas aquelas que se desviaram a partir das frequências esperadas. Foram estimadas também as frequências alélicas, os coeficientes de adaptabilidade acumulados de F_2 a F_4 de AA e aa, e os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito (h^2) por loco RAPD. Constatou-se que todos os métodos de condução de população segregante sofreram alterações particulares nas frequências alélicas e que a seleção natural atuou com mais intensidade no método do "bulk", preservando seu potencial para liberação do máximo de variabilidade genética.

Palavras-chave: RAPD. Frequência alélica. Herdabilidade restrita. Coeficiente de adaptabilidade. Condução de populações.

ABSTRACT

The production of lines that meet the highest possible number of favorable alleles that provide better adaptation to environmental conditions is undoubtedly the primary purpose of most breeding programs. In the selection of superior genotypes several characters should be considered, and especially identify the best method for conducting the segregating populations. Conducting the segregating populations is the most critical, laborious and costly phase to a breeding program. Therefore, the objectives were: determining the effect of different methods of conducting the segregating population in changing the allele and genotype frequencies of RAPD; estimating genetic parameters using marker informations and check if they explain the variation in grain yield. We used RAPD data from 56 progenies conducted by the pedigree method, 55 progenies conducted by the traditional bulk method or population method, 61 progenies conducted by the method "bulk" within F_2 progenies, 58 progenies conducted by the method "bulk" within F_3 progenies and 62 progenies conducted by the method single seed (SSD). All progenies are derived from the Carioca x Flor de Mayo, and evaluated for grain yield in the F_4 and F_5 by Raposo (1999). We identified the phenotypic proportion per locus in F_4 generation and tested those who deviated from the expected frequencies. We also estimated the allele frequencies, the coefficients of accumulated adaptability from F_2 to F_4 of AA and aa, and the narrow sense coefficient of heritability (h^2_r) per RAPD locus. It was found that all methods of conducting segregating population had particular effect on changing the allele frequencies. Also natural selection acted on the bulk method, preserving its potential to release the maximum genetic variability like happened when it was evaluated through grain yield.

Keywords: RAPD. Allele frequency. Narrow sense heritability. Coefficient of adaptability. Conducting populations.

SUMÁRIO

	CAPÍTULO 1	11
1	INTRODUÇÃO	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO	13
2.1	Aspectos gerais sobre o feijão	13
2.2	Aspectos botânicos da cultura	14
2.3	Origem, domesticação e diversidade	16
2.4	Melhoramento do feijoeiro	18
2.4.1	Método de condução das populações segregantes	19
2.4.2	Método genealógico	20
2.4.3	Método da população	21
2.4.4	Método descendência de uma única semente	23
2.4.5	Método “bulk” dentro de progênies	24
2.5	Eficiência dos métodos de condução da população segregante	25
2.6	Marcadores em genética e melhoramento	25
2.7	Marcadores moleculares	28
2.8	O RAPD no melhoramento do feijoeiro	30
2.9	Efeito da seleção natural em populações segregantes	31
	REFERÊNCIAS	38
	CAPÍTULO 2 Variabilidade genética de populações de feijoeiro conduzidas por diferentes métodos	48
1	INTRODUÇÃO	50
2	MATERIAL E MÉTODOS	52
2.1	Local de condução do experimento	52
2.2	Material Vegetal	52
2.3	Análise RAPD	53
2.4	Análise de dados moleculares	53
2.4.1	Estimativa das frequências alélicas observadas	53
2.4.2	Estimativa das frequências teóricas genotípicas e fenotípicas	54
2.4.3	Teste da alteração das frequências fenotípicas nas populações segregantes	55
2.4.4	Estimativa dos coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada e média	55
2.4.5	Estimativa da herdabilidade no sentido restrito (h^2_r) por loco	56
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	57
4	CONCLUSÃO	78
	REFERÊNCIAS	79
	ANEXOS	83

CAPÍTULO 1

1 INTRODUÇÃO

O aumento de produtividade das espécies cultivadas mais conhecidas tem sido o principal responsável no atendimento à demanda crescente de alimentos e outros produtos agrícolas no mundo. Vários fatores contribuíram para esse aumento e nesse sentido o melhoramento genético merece destaque. Na história do melhoramento de plantas o homem vem praticando seleção desde o início da agricultura. No entanto, o melhoramento como ciência desenvolveu-se de forma mais acentuada a partir do século XX, graças ao uso dos conhecimentos de genética. Em consequência, a partir do uso da ciência no melhoramento, foram conseguidos ganhos mais significativos em menor tempo. Dentro desse contexto, tem-se, o feijão (*Phaseolus vulgaris L.*) que é uma das culturas mais difundidas no mundo, representando metade dos grãos das leguminosas consumidas, sendo uma das principais fontes calórico-protéica para uma população de mais de 500 milhões de pessoas, com predominância para as regiões menos desenvolvidas do planeta (CARVALHO et al., 2008; ELIAS et al., 2007).

No melhoramento dessa cultura normalmente se fazem cruzamentos biparentais visando combinar alelos favoráveis em descendentes recombinantes. A seleção das progênies recombinantes, especialmente para os caracteres quantitativos, é feita em gerações avançadas de autofecundação. Para se chegar a essas gerações há diversos procedimentos de condução da população segregante, entre eles tem-se: método da população ou “bulk”, genealógico, “bulk” dentro de progênies e Descendência de uma Única Semente (SSD). Cada método leva a alterações na constituição genética da população, não só pelo efeito de amostragem, mas principalmente, pelas intensidades variáveis que as seleções

natural e artificial atuam (FEHR, 1987; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993; RODRIGUES; SANTOS, 2006).

Nesse contexto é importante identificar o método de condução da população segregante que libera maior variabilidade para assegurar maior sucesso com a seleção de linhagens. Essa avaliação normalmente é feita por meio dos caracteres agronômicos das linhagens derivadas dos diferentes métodos para se julgar qual é o mais promissor (RAPOSO, 1999). Entretanto, essa avaliação depende de se testar grande número de progênies em experimentos com repetições. Alternativamente, pode-se ter idéia da constituição genética da população segregante, conduzida por diferentes métodos, utilizando-se de informações de marcadores de DNA, especialmente os marcadores de QTLs dos caracteres de interesse. Tais marcadores, ao amostrar o genoma, podem fornecer informações sobre a população, relacionadas aos caracteres de interesse e ao potencial da população para seleção.

Dentre os marcadores moleculares baseados em PCR (Polymerase Chain Reaction), o RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) apresenta vantagem por aliar baixo custo, alto grau de polimorfismo e simplicidade, viabilizando obter grande número de bandas. O problema de repetibilidade desse marcador é minimizado com a escolha de bandas fortes e com padrões comuns em vários genótipos, sob as mesmas condições de reação.

Com base no exposto, este trabalho teve como principais objetivos:

- a) Verificar o efeito de diferentes métodos de condução da população segregante nas alterações das frequências alélicas e genóticas de marcadores RAPD;
- b) Estimar parâmetros genéticos com informações de marcadores e verificar se eles explicam parte das variações na produtividade de grãos.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Aspectos gerais sobre o feijão

O feijoeiro (*Phaseolus vulgaris L.*), domesticado no México há 7 (sete) mil anos (VIEIRA, 1967), tem sua importância tão antiga que relatos históricos de cerca de 1.000 a.C., fazem referências aos feijões na Idade do Bronze, na Suíça, entre os Hebraicos e ruínas da antiga Tróia revelaram evidências de que o feijão era o prato favorito dos robustos guerreiros troianos (YOKOYAMA, 2002).

A distribuição dos feijões pelo mundo é atribuída, pela maioria dos pesquisadores, à ocorrência das guerras, visto que este alimento fazia parte essencial da dieta dos soldados em marcha. A difusão do uso e cultivo desta espécie para as mais remotas regiões do planeta foi auxiliada pelos grandes exploradores, após o descobrimento da América (ZIMMERMANN; TEIXEIRA, 1996).

Atualmente, o feijão é um dos alimentos mais importantes para a maioria das populações dos países em desenvolvimento por ser a principal fonte de proteína e de valor mais acessível. Devido a sua ampla adaptação, ele é cultivado e consumido em todos os continentes, principalmente no Continente Americano, sendo um dos componentes principais da dieta alimentar. Daí o seu destaque sob o ponto de vista econômico e principalmente social.

No Brasil, ao compor a dieta básica da população, tanto do ponto de vista social quanto econômico, a cultura é extremamente importante. Segundo Lollato, Sepulcri e Demarchi (2001), o consumo anual por habitante, que na década de 70 girava em torno de 27 kg, caiu para 15 kg /habitante nos anos 80 e na década de 90 mostrava lenta recuperação, chegando a 17,3 kg/habitante/ano. Nos últimos 10 anos, a área cultivada tem permanecido acima de 5 (cinco)

milhões de hectares, produzindo em média 2,6 milhões de toneladas, das quais 80-85% são de feijão de cor. No feijão de cor, o Brasil é auto-suficiente. No feijão preto, a produção nacional é insuficiente para suprir o consumo, estando centralizada nos estados do Rio de Janeiro, Paraná e Rio Grande do Sul, sendo por isto costumeiramente importado, principalmente da Argentina. Além do Paraná, que é o principal Estado produtor, os outros produtores importantes são: Bahia, Minas Gerais, São Paulo e Santa Catarina.

2.2 Aspectos botânicos da cultura

O feijão comum pertence à classe Magnoliopsida, subclasse Rosidae, ordem Fabales e família Fabaceae (SILVA; COSTA, 2003). É uma espécie diplóide, com $2n = 2x = 22$ cromossomos (SINGH; SINGH; SINGH, 1991). O gênero *Phaseolus* é originário do Continente Americano (SINGH, 2001a) e compreende 50 espécies (DEBOUCK, 1991; ZIZUMBO-VILLARREAL et al., 2005).

Destas, apenas cinco foram domesticadas: feijão comum (*P. vulgaris* L.), feijão de lima (*P. lunatus* L.), feijão ayocote (*P. coccineus* L.), feijão tepari (*P. acutifolius* A. Gray) (GEPTS; DEBOUCK, 1991; SINGH, 2001a), e *P. dumosus* (antigo *P. polyanthus* Greeman) (GEPTS, 2005).

As espécies de *Phaseolus* estão distribuídas em todo o mundo e, além de cultivadas nos trópicos, também se desenvolvem em zonas temperadas dos hemisférios Norte e Sul (SILVA; COSTA, 2003). Entre elas, *P. vulgaris* L. é a mais cultivada, ocupando mais de 85% da área de produção semeada com todas as espécies de *Phaseolus* no mundo (SINGH, 2001b).

O feijoeiro pode ser plantado em locais variando de 52° de latitude norte a 32° de latitude sul e mesmo a altitudes superiores a 3.000 m. Porém, adapta-se melhor às zonas altas dos trópicos e às zonas temperadas, podendo ser cultivado

nos trópicos úmidos, semi-áridos e até mesmo em regiões de clima frio, com período vegetativo que pode variar de menos de 70 a mais de 200 dias (SCHOONHOVEN; VOYSEST, 1991).

O feijoeiro comum apresenta folhas trifolioladas alternas; a inflorescência é um rácimo que pode ser axilar ou terminal. As plantas são classificadas, basicamente, de acordo com o hábito de crescimento, podendo este ser determinado ou indeterminado. O hábito de crescimento é definido pelo crescimento do caule e hábito de florescimento da planta, entre outras características. As plantas de hábito de crescimento determinado desenvolvem inflorescência no ápice do caule e dos ramos laterais, apresentam número limitado de nós, e o florescimento ocorre do ápice para a base da planta. Nas plantas de hábito de crescimento indeterminado, os meristemas apicais do caule e dos ramos laterais continuam vegetativos durante o florescimento, que ocorre da base para o ápice da planta, e as inflorescências se desenvolvem nas axilas das folhas (SILVA, 2005). Os hábitos de crescimento podem ser classificados em quatro tipos principais: tipo I, plantas de crescimento determinado e arbustivo; tipo II, plantas de crescimento indeterminado e guia curta; tipo III, plantas de crescimento indeterminado e guia longa; e tipo IV, semelhante ao tipo III, porém, com plantas mais volúveis e com internódios mais longos (SANTOS; GAVILANES, 2006).

Quanto ao porte da planta, este pode ser ereto, quando o caule possui posição vertical e o ângulo formado com os ramos é inferior a 90°; semi-ereto, o caule mantém a posição vertical, porém o ângulo ultrapassa os 90°; e prostrado, o caule apresenta-se inclinado, tendendo a prostrar-se sobre o solo, e o ângulo formado pelo caule e os ramos atinge aproximadamente 120° (SILVA, 2005).

A flor é do tipo papilionácea, apresenta cálice gamossépalo e campanulado, e corola composta por cinco pétalas: uma mais externa e maior denominada estandarte; duas laterais menores, chamadas asas; e duas inferiores,

fusionadas, denominadas quilha. A disposição de seus órgãos reprodutores favorece a autofecundação; as anteras são deiscentes e estão situadas no mesmo nível do estigma e envolvidas completamente pela quilha; a polinização ocorre no momento ou pouco antes da antese, o que caracteriza a cleistogamia na espécie (SANTOS; GAVILANES, 2006). Apesar de ser uma espécie autógama, pode apresentar taxa de fecundação cruzada de aproximadamente 3%, e dependendo de fatores, como umidade ambiental, temperatura, distância de semeadura entre as cultivares, coincidência e duração do período de florescimento, atividade de insetos polinizadores e tamanho de flor, pode atingir valores mais elevados (MARQUES JÚNIOR; RAMALHO, 1995).

Em relação à cor, a flor pode ser branca, rosa ou violeta, uniforme para toda a corola ou desuniforme, apresentando estandarte e asas com diferente coloração ou intensidade de cor (SILVA, 2005).

O fruto é um legume, denominado vagem, constituído de duas valvas unidas por duas suturas. A semente do feijoeiro é exalbuminosa, ou seja, sem albume. O tegumento das sementes apresenta ampla diversidade de cores, variando do preto ao branco, bege, amarelo, marrom, vermelho, róseo, podendo ter coloração uniforme ou apresentar estrias, manchas ou pontuações; e ser opaco, brilhoso ou de brilho intermediário com presença ou ausência de halo (DEBOUCK, 1991; SANTOS; GAVILANES, 2006; SILVA, 2005).

2.3 Origem, domesticação e diversidade

Formas silvestres de feijoeiro comum são consideradas como ancestrais das atuais formas cultivadas. Ocorrem em regiões montanhosas do norte do México (Chihuahua) ao norte da Argentina (San Luis), em altitudes de 500 a 2.000 m. As formas silvestres de feijão comum foram descritas inicialmente, nos Andes, por Burkart em 1941, 1943 e 1952 e, na Guatemala, por MacBryde em

1947 (GEPTS; DEBOUCK, 1991). As formas silvestres produzem híbridos viáveis com as formas cultivadas e, portanto, são consideradas como pertencentes à mesma espécie biológica.

Informações baseadas em dados moleculares, como isoenzimas, faseolina (SINGH; SINGH; SINGH, 1991) e marcadores (ALZATE-MARIN et al., 2005) indicam que o conjunto gênico de *P. vulgaris* L. consiste de dois grupos principais, o Mesoamericano, que inclui populações no México, América Central e Colômbia, e o Andino, que inclui populações no sul do Peru, Bolívia e norte da Argentina (DEBOUCK et al., 1993).

Um terceiro grupo de feijões silvestres, encontrado no Equador e norte do Peru, parece ser intermediário entre os grupos Mesoamericano e Andino, tanto em termo geográfico quanto molecular. Este grupo apresenta uma combinação de isoenzimas dos outros dois grupos e um tipo de faseolina (I) não encontrado em outros materiais de feijão silvestre ou cultivado (DEBOUCK et al., 1993). Kami et al. (1995) relatam que a variabilidade em informação de seqüência de DNA para o locus faseolina sugere também que as populações Mesoamericanas e Andinas são derivadas das populações intermediárias. E que, seguindo a dispersão dos feijões silvestres da área central no Equador e no norte do Peru para as direções norte e sul, dois grupos distintos geograficamente foram estabelecidos, nos quais a diversificação ocorreu em nível molecular e fenotípico.

Embora a separação geográfica não tenha ainda sido datada, as populações Andinas e Mesoamericanas estão separadas por tempo suficiente para o isolamento reprodutivo parcial baseado na complementação de pares de genes (SINGH; MOLINA, 1996).

Estudos indicam que a divergência entre os feijões Andinos e Mesoamericanos ocorreu anteriormente à domesticação. A espécie possui múltiplos locais de domesticação por toda sua extensão de distribuição na

América do Sul Andina e América Central (SINGH; SINGH; SINGH, 1991), sendo a Bolívia possivelmente um centro de domesticação primária do grupo Andino (BEEBE et al., 2001). Dentre as principais características que distinguem os feijões cultivados Mesoamericanos e Andinos, estão o tamanho da semente e o tipo de proteína faseolina presente na semente. O grupo Andino é caracterizado por apresentar sementes de tamanho médio, grande e faseolinas do tipo T, C, H, e A. O tipo mesoamericano caracteriza-se por apresentar sementes pequenas (peso de 100 sementes com peso menor ou igual a 25 g) e faseolinas do tipo S, Sb, Sd e B (SINGH; SINGH; SINGH, 1991).

O germoplasma de *P. vulgaris* foi classificado por Singh, Singh e Singh (1991), com base em critérios morfológicos e ecológicos, em seis raças ecogeográficas: raças Chile, Nueva Granada e Peru, de origem Andina; e raças Durango, Jalisco e Mesoamérica, de origem Mesoamericana. Entretanto, Beebe et al. (2000) relataram que um grupo de acessos de plantas trepadeiras da Guatemala não foi agrupado com nenhuma raça definida anteriormente, indicando a existência de diversidade adicional dentro das raças Mesoamericanas.

Algumas dessas raças têm sido dispersas para outros continentes ou regiões, incluindo o Brasil, tal que a produção de feijão é agora muito mais importante fora dos centros de domesticação que dentro destes (GEPTS, 2005).

2.4 Melhoramento do feijoeiro

O aumento de produtividade das espécies cultivadas mais importantes, como o feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.), tem sido o principal responsável por atender à demanda crescente de alimentos e outros produtos agrícolas no mundo. Vários fatores contribuíram para esse aumento, com destaque para o melhoramento genético (VENCOVSKY; RAMALHO, 2000).

O melhoramento genético do feijoeiro no Brasil é realizado principalmente por instituições públicas, concentrando-se nas Regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste. Alguns objetivos são comuns aos programas, destacando-se boa qualidade comercial e culinária dos grãos; resistência a doenças, especialmente antracnose e mancha angular, porte ereto e alta produtividade (CARNEIRO, 2002).

O feijoeiro comum é considerado uma espécie autógama, pois apresenta taxas de fecundação cruzada inferiores a 5%, ou seja, há predomínio da autopolinização e deste modo, nos programas de melhoramento dessa cultura, busca-se a obtenção de linhas homozigotas com características superiores às existentes em cultivo. Considerando que se deseja reunir alelos favoráveis presentes em vários genótipos, o melhoramento do feijoeiro baseia-se principalmente na hibridação de cultivares e/ou linhagens com a finalidade de gerar populações segregantes, nas quais se procede à seleção das melhores linhagens (ROCHA et al., 2009; ZIMMERMANN et al., 1996).

Quando o objetivo é a seleção para caracteres de alta herdabilidade, ela pode ser realizada massalmente em F_2 . Porém, a maioria dos caracteres agrônomicos é de controle genético quantitativo e a seleção é mais eficiente quando se avaliam progênies em experimentos com repetição. Assim, a população segregante deve ser conduzida, por autofecundação, às gerações mais avançadas até F_4 ou F_5 . Para a condução da população há vários procedimentos.

2.4.1 Método de condução das populações segregantes

A condução das populações segregantes é considerada a fase mais crítica, trabalhosa e onerosa de um programa de melhoramento (ALMEIDA; KIIHL; ABDELNOOR, 1997; MALLMANN; SANTURIO; WENTZ, 1994) e seu objetivo é selecionar no final do processo genótipos homozigóticos, em

todos os locos (linhagens), com alelos favoráveis no maior número de locos possíveis (ABREU, 1997). Fouiloux e Bannerot (1988) classificaram esses métodos de condução de populações segregantes em duas categorias distintas. A primeira categoria é aquela que não separa as fases de endogamia e seleção, e já a partir da geração F_2 quando já existe variabilidade, inicia-se a seleção, que continua no decorrer das sucessivas gerações de endogamia. Um método que se inclui nesta categoria, é o genealógico (pedigree). A segunda categoria é aquela que separa essas duas fases, ou seja, a seleção só se inicia após a maioria dos locos estar em homozigose e, nessa categoria inclui-se os métodos da população (“bulk”), Descendência de uma Única Semente (SSD – Single Seed Descent) e o método do “bulk” dentro de progênies (CARNEIRO, 2002; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMAN, 1993).

2.4.2 Método genealógico

Também descrito como método do pedigree, foi proposto por Hjaman Nilson, mas foi Love, em 1927, o primeiro a apresentar uma descrição completa do método (BORÉM, 1997; RAPOSO, 1999).

O princípio do método genealógico é a seleção individual de plantas, na população segregante, bem como a avaliação de cada progênie separadamente. Os indivíduos selecionados são avaliados pelo teste de progênie e, desta forma, a seleção é feita baseando-se no genótipo desses indivíduos. O método inicia-se a partir da geração F_2 , que deve ser conduzida em condições representativas de cultivo. As plantas F_2 que se apresentam fenotipicamente superiores são selecionadas e os descendentes de cada uma constituem uma progênie $F_{2,3}$, que é semeada em linha. Nesta geração, procede-se a avaliação visual das progênies superiores e das melhores plantas dentro dessas progênies. Cada planta $F_{2,3}$, selecionada, será conduzida em fileiras na próxima geração ($F_{3,4}$). O processo se

repete nas demais gerações até que se atinja o nível esperado de homozigose, em geral em F_5 ou F_6 . Ao final do processo colhem-se as linhagens individualmente e elas serão então avaliadas em experimentos com repetição (CARNEIRO, 2002). A variabilidade entre progênies aumenta e dentro de progênies diminui, por isso, no método genealógico só se justifica a seleção dentro de progênies até a geração F_5 (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2003; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993). Esse método provavelmente é o mais empregado pelos melhoristas de plantas autógamas e apresenta uma série de vantagens, tais como: controle do grau de parentesco entre as seleções, descarte de indivíduos inferiores de gerações precoces e utilização de dados obtidos para estudo genético. Esse método também apresenta desvantagens, tais como a exigência de uma elevada demanda de mão-de-obra e campo experimental, principalmente para a identificação de cada planta selecionada. Sua principal desvantagem é o fato de que a seleção é feita apenas visualmente, o que requer pessoal altamente qualificado, além de caracteres de alta herdabilidade e pouco influenciados pelo ambiente, para que o método se mostre eficiente (BORÉM, 1997; CARNEIRO, 2002; CUTRIM; RAMALHO; CARVALHO, 1997; SILVA et al., 1994). Sobretudo, vale lembrar que a grande parcela de trabalho para a identificação da genealogia de cada planta não resulta em grande benefício prático, já que o principal objetivo é a seleção de linhagens que reúnam os fenótipos desejáveis. Salvo quando se trata de estudos sobre a constituição genética e origem das populações (FEHR, 1987).

2.4.3 Método da população

Também conhecido como método “bulk”, foi inicialmente proposto por Nilson-Ehle, em 1908 na Suécia, para a cultura do trigo (ELLIOTT, 1958). Primeiramente, percebeu-se que o método permitia o cultivo de grandes

populações sem muito esforço, aumentando assim a oportunidade de selecionarem plantas com alta produtividade. Esse método encontra-se descrito em vários estudos de métodos de melhoramento, como por exemplo Allard (1971), Borém (1997), Carneiro (2002), Elliott (1958) e Fehr (1987).

O desenvolvimento desse método inicia-se com o cruzamento de dois ou mais genitores selecionados, conforme os objetivos do programa. As plantas F_1 são conduzidas de forma a produzir muitas sementes. As sementes F_2 são agrupadas e utilizadas para a obtenção da população F_2 (“bulk aberto), que deve ser tão grande quanto possível. Colhem-se sementes F_3 em um só lote e elas são utilizadas para se obter a geração seguinte. O procedimento é repetido até que se obtenha o nível de homozigose desejada (F_6 ou F_7), dependendo do melhorista e da natureza do cruzamento. Assim, o método baseia-se na associação entre a capacidade de competição ou agressividade dos indivíduos e a produtividade, pois as gerações segregantes submetem seus integrantes a uma competição, devido à pressão de seleção natural, havendo pequena ou nenhuma seleção artificial (BORÉM, 1997).

A seleção natural, dependendo do caráter pode atuar na direção desejada dos melhoristas (CORTE, 1999; GONÇALVES, 2000; RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2003; RODRIGUES, 2004). Nesse processo, durante a condução das gerações segregantes é recomendado praticar seleção artificial em caracteres de alta herdabilidade, ajudando assim a atuação da seleção natural (GONÇALVES, 2000).

As principais vantagens desse método são: economia da mão-de-obra; baixo custo; possibilidade de condução de um grande número de populações; e aumento da proporção de indivíduos mais adaptados e competitivos (ALLARD, 1971). Como desvantagens, podem ser citados: a inadequação para espécies cujo produto comercial não seja a semente; a impossibilidade de uso da casa de vegetação para acelerar o processo; o não controle do pedigree; e riscos de

perdas de genótipos desejáveis com baixa capacidade de competição, além das perdas de combinações genóticas devido à amostragem (BORÉM, 1997).

2.4.4 Método descendência de uma única semente

O método SSD (Single Seed Descent ou Descendente de uma Única Semente), consiste em técnica de avanço de gerações, após cruzamento, coletando-se uma semente por planta, sem efetuar seleção nas gerações iniciais de autofecundações, para aumento de homozigidade nos descendentes e obtenção de linhagens.

A principal característica desse método é a redução do tempo requerido para a obtenção de linhagens homozigóticas, por meio do avanço das gerações fora da época normal de semeadura da cultura durante todo ano. Nesse método, o processo de avaliação de seleção de genótipos só se inicia após a obtenção das linhagens em homozigose. Os indivíduos podem ser conduzidos em casa de vegetação, uma vez que apenas uma semente por plantas é utilizada para se obter a geração seguinte. Portanto, uma das principais características desse método é a separação da fase de aumento da homozigose da fase de seleção. Assim, as populações segregantes não precisam ser conduzidas no ambiente similar ao qual a futura cultivar será utilizada (BORÉM, 1997). Esse método consiste basicamente em tomar de cada planta da geração F_2 , uma única semente para formar a geração seguinte, geralmente até F_6 ou F_7 (CASTANHEIRA, 2001).

As vantagens desse método são: o fornecimento de máxima variância genética entre linhagens na população final; possibilidade de atingir o nível desejado de homozigose rapidamente; fácil condução com a não exigência de um registro de genealogia; pode ser conduzido fora da área de adaptação; requer pouca mão de obra e pequena área de plantio; colheita rápida com menos esforço. E suas principais desvantagens são: menos opção de seleção nas

gerações precoces; e não atuação da seleção natural. Entretanto, no Brasil pressupondo a existência de irrigação, o feijão pode ser cultivado durante todo o ano na maioria das regiões. Desta forma, a principal vantagem deste método em relação a outros, que é o avanço rápido das gerações, deixa de existir (BORÉM, 1997; CARNEIRO, 2002).

2.4.5 Método “bulk” dentro de progênies

Este método foi primeiramente, proposto por Frey (1954), e associa os métodos genealógicos e da população. Com isso esperava-se diminuir o efeito de amostragem, que é um problema comum no método da população e, também tornar o método genealógico mais barato e menos trabalhoso (RAPOSO, 1999).

Por esse método, pode-se obter plantas individuais a partir da população base, e cada planta dará origem a uma progênie. As sementes provenientes de cada progênie serão misturadas e com elas se obtêm a próxima geração de endogamia. Na Universidade Federal de Lavras, esse método é empregado no melhoramento de feijoeiro com algumas modificações. Uma delas, está relacionada com a abertura do “bulk” (obtenção de progênies), que é feita na geração F_2 ou F_3 (CASTANHEIRA, 2001).

A principal vantagem deste método é a redução nas perdas por amostragem e outro fator vantajoso é que a seleção é feita baseada em resultados experimentais e não apenas visualmente. Além do mais, a seleção das progênies é feita utilizando-se experimentos conduzidos por mais de uma geração e em diversos locais. Em síntese, a seleção é feita baseada na performance média das progênies obtidas de vários experimentos. Isso atenua o efeito da interação genótipos x ambientes (RAMALHO; SANTOS; ZIMERMAM, 1993). Sua principal desvantagem é o grande trabalho envolvido em experimentos com

repetição e como consequência pode-se ter problemas com a representabilidade da variabilidade gerada no cruzamento (CASTANHEIRA, 2001).

O método do “bulk” dentro de progênies deve ser preferencialmente utilizado em cruzamentos promissores, envolvendo genitores igualmente adaptados e quando se deseja maior atenção no avanço das gerações (RAPOSO, 1999).

2.5 Eficiência dos métodos de condução da população segregante

Como foi visto nos itens anteriores, os diferentes métodos foram propostos visando corrigir eventuais problemas observados nos métodos já existentes (genealógico e “bulk”). Todavia, uma forma de avaliar a eficiência dos métodos de condução da população segregante é determinar a variabilidade liberada por cada um, bem como o número de progênies que apresentam maior produtividade de grãos como investigado por Melo, Santos e Ferreira (2004) e Raposo (1999). De acordo com esses autores, não aconteceram diferenças marcantes entre os métodos quanto à obtenção de progênies superiores. Desde que sejam conduzidos corretamente, todos possibilitam sucesso com a seleção. Porém, quando se considerou as estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, a facilidade e flexibilidade de condução, os métodos da população e SSD foram os mais vantajosos.

2.6 Marcadores em genética e melhoramento

O homem vem praticando a seleção de plantas desde o início da agricultura, porém até o final do século XIX, esta era realizada empiricamente. Com os avanços da genética no século XX, o melhoramento de plantas tornou-se

uma ciência, resultando em ganhos mais efetivos em relação aos que haviam sido atingidos até então.

Mesmo com a comprovada eficiência das técnicas clássicas de melhoramento, refletida pelos contínuos ganhos genéticos em produtividade obtidos ao longo de vários anos para várias culturas (MATOS, 2005), novas técnicas podem ser utilizadas para aumentar a eficiência dos programas de melhoramento.

O uso de marcadores em genética e melhoramento remonta ao início do Século XX, com os trabalhos pioneiros de: Bateson e Punnett (1905) que, estudando ervilhas, indicaram a possibilidades de ligação entre os genes que controlam a cor da pétala e o tamanho do grão; Morgan (1910) demonstrou que havia uma exceção na segregação independente postulada por Mendel. Haldane, Sprunt e Haldane (1915) comprovaram a existência de genes ligados em animais e; Emerson, Beadle e Fraser (1935) com a construção do primeiro mapa genético em plantas para o milho. Esses estudos pioneiros formaram o embasamento para a utilização dos marcadores moleculares no melhoramento de plantas. Se um marcador de fácil identificação fenotípica estiver fisicamente ligado, a pequena distância, a um alelo que controla um fenótipo de interesse agrônômico, a seleção desta marca resulta na seleção indireta do alelo de interesse.

Sax (1923) sugeriu que marcadores poderiam ser usados nos estudos de caracteres quantitativos, associando pigmentação do tegumento com o tamanho da semente do feijoeiro. Décadas mais tarde, Thoday (1961) se baseou no fato de que marcadores estão espalhados por todo o genoma de uma espécie, e supôs que seria possível mapear todos os genes que determinam características quantitativas.

A diferença entre caracteres quantitativos e qualitativos é baseada na magnitude do efeito da substituição alélica. Se a razão entre o efeito da substituição e a variação fenotípica total é pequena, diz-se que o caráter é

quantitativo. Por outro lado, se o efeito da substituição alélica é grande em relação à variação fenotípica total, diz-se que o caráter é qualitativo (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998).

Caracteres de controle monogênico são relativamente fáceis de serem mapeados (TANKSLEY, 1993), porém a existência destes na natureza é rara. Isso se deve às macro mutações que são, em sua maioria, deletérias, e tendem a ser eliminadas por seleção natural. Assim, a variação fenotípica para a maioria dos caracteres se deve a mutações em locos de pequeno efeito que produzem variação contínua. Nesses casos, o controle genético se deve aos poligenes e seu estudo envolve a genética quantitativa e a estatística para obter diversas estimativas como o número de genes que controlam determinado caráter, a interação alélica predominante e a herdabilidade.

A partir da década de 1980, com o surgimento dos marcadores de DNA, inúmeros trabalhos foram feitos visando utilizá-los para auxiliar no melhoramento. Isso ocorreu basicamente porque, até então, o melhoramento somente vinha sendo feito com base nas avaliações fenotípicas e, como se sabe, o efeito do ambiente pode representar a maior parcela do fenótipo em vários caracteres de interesse (SANTOS et al., 2010).

Ferreira e Grattapaglia (1998) afirmam que a integração efetiva de metodologias moleculares ao processo de melhoramento representa o principal desafio dessa área do conhecimento e que além da identificação de locos para caracteres quantitativos, os marcadores moleculares possibilitam várias aplicações no melhoramento de plantas. Dudley (1997) e Lanza, Guimarães e Shuster (2000) destacaram ainda, o estudo da diversidade genética, a seleção de genitores, o agrupamento de germoplasma de acordo com sua similaridade, o fingerprinting, a proteção de cultivares, pureza genética de sementes, e, análise e caracterização genética de indivíduos aparentados.

2.7 Marcadores moleculares

Os avanços nas técnicas moleculares, na bioinformática e na genética quantitativa têm contribuído de forma sinérgica para o atual nível de conhecimentos sobre a estrutura genética de várias espécies cultivadas e silvestres. Assim, várias são as aplicações dos marcadores moleculares, tanto para auxiliar programas de melhoramento, quanto para estudos de variabilidade genética, identificação e proteção de cultivares, avaliação da pureza genética das cultivares, mapeamento genético e ampliação dos conhecimentos nas organizações dos genomas (LANZA; GUIMARÃES; SHUSTER, 2000).

Por marcador molecular define-se todo e qualquer fenótipo molecular oriundo de um gene expresso (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998), tal como isoenzimas, ou segmentos específicos de DNA (regiões expressas ou não do genoma). Após a confirmação da segregação, de acordo com as leis básicas da herança Mendeliana, um marcador molecular é adicionalmente definido como marcador genético.

Diversas técnicas de biologia molecular estão hoje disponíveis para detecção de variabilidade genética ao nível de seqüência de DNA, ou seja, para detecção de polimorfismo. Estas técnicas permitem a obtenção de um número elevado de marcadores moleculares cobrindo todo o genoma dos organismos, sendo de grande potencial para avaliação da diversidade genética e na manutenção dos bancos de germoplasma.

A escolha de genitores e o planejamento dos cruzamentos são etapas de fundamental importância para o sucesso de um programa de melhoramento (BORÉM, 1997). Estas etapas podem ser auxiliadas por meio de marcadores moleculares, que fornecem aos melhoristas informações genéticas adicionais e mais detalhadas dos genótipos, aumentando a probabilidade de obtenção de cultivares superiores.

A identificação e seleção de genitores superiores são etapas críticas em espécies perenes, como fruteiras e essências florestais, uma vez que o tempo para a obtenção de uma cultivar melhorada é bastante longa. O desenvolvimento de marcadores moleculares de DNA proporcionou um grande impulso para a determinação da variabilidade genética dentro e entre espécies de um mesmo gênero, determinação da conservação e ordem de genes em espécies de gêneros diferentes (sintenia) e em estudos genômicos mais elaborados identificando genes específicos.

A primeira técnica de visualização de fragmentos de DNA foi descrita por Southern (1975), derivando a técnica conhecida por Polimorfismo no Comprimento de Fragmentos de Restrição (RFLP - Restriction Fragment Length Polymorphism) (BOTSTEIN et al., 1980). Mais tarde, surge uma nova técnica denominada Minissatélites ou Locos de Sequências Adjacentes que se Repetem em Número Variável (VNTR - Variable Number of Tandem Repeats) (JEFFREY; WILSON; THEIN, 1985). Com o surgimento da técnica de Reação de Polimerase em Cadeia (PCR - Polymerase Chain Reaction) (MULLIS; FALOONA, 1987), aliou-se o poder da informação gerada por marcadores moleculares e a rapidez da técnica baseada em ciclos contínuos de desnaturação e amplificação das fitas de DNA mediados pela enzima DNA polimerase em pontos específicos do genoma, determinados pelo anelamento de primers (seqüência de nucleotídeos de tamanho pequeno, variando geralmente entre 20 a 30 bases) específicos de seqüência complementares a este ponto. Várias outras técnicas utilizam o princípio da técnica de PCR, tais como os marcadores do tipo: Polimorfismo de Fragmentos Aleatórios e Amplificados de DNA (RAPD - Random Amplified Polymorphic DNA) (WILLIAMS et al., 1990); Regiões Amplificadas de Sequências Caracterizadas (SCAR - Sequence Characterized Amplified Regions) (PARAN; MICHELMORE, 1993); Microsatélites ou Sequência Simples Repetidas (SSR - Simple Sequence Repeats) (LITT; LUTTY,

1989); Polimorfismo de Comprimento de Fragmentos Amplificados (AFLP - Amplified Fragment Length Polymorphism) (VOS et al., 1995) e os Polimorfismos de Base Única (SNP's - Single Nucleotide Polymorphisms) (COLLINS; BROOKS; CHAKRAVARTI, 1998). A técnica RFLPs foi utilizada em um grande número de estudos de caracterização de cultivares (AUTRIQUE et al., 1996; GEBHARDT et al., 1989; O'DONOUGHUE et al., 1994). Isso se deve à sua alta consistência e repetibilidade na obtenção dos resultados, embora seja um procedimento complexo e não automatizável.

A técnica de RAPD foi desenvolvida por dois grupos nos Estados Unidos (WILLIAMS et al., 1990), e dentre as técnicas apresentadas é a de menor custo, simples e de fácil implementação. Esta, contudo, tem a desvantagem de apresentar repetibilidade baixa e pouco consistente de um laboratório para o outro, o que dificulta a comparação de dados obtidos em diferentes locais. É importante salientar que quando são tomados os cuidados de se usarem as mesmas condições de amplificação e de se usarem somente as bandas mais fortes, o RAPD é tão confiável quanto o RFLP (HEUN; HELENTJARIS, 1993) e ISSR - Intersimple Sequence Repeat (LIMA, 2010).

Atualmente, novos marcadores eficientes e confiáveis vêm sendo também amplamente usados como o microssatélite e o AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) ou Polimorfismo de Comprimentos de Fragmentos Amplificados (GUIMARÃES et al., 2007).

2.8 O RAPD no melhoramento do feijoeiro

Na década de 1980 e principalmente 1990, entre as ferramentas biotecnológicas surgidas e que passaram a ser utilizadas no melhoramento do feijoeiro, destacam-se os marcadores de DNA.

Entre os marcadores de DNA, o que primeiro se destacou foi a técnica do RAPD por possibilitar análise genômica, sem a necessidade do prévio conhecimento das seqüências do organismo sob estudo (LABORDA, 2003). Marcadores RAPD são tecnicamente mais simples que outros tipos de marcadores, como SSR, RFLP, entre outros, facilitando o estudo de um grande número de locos, e fornecendo uma amostragem aleatória maior (WILLIAMS et al., 1990).

Desta forma, o emprego desses marcadores pode ser indicado, também, como uma forma de ‘etiquetar’ os alelos de interesse e auxiliar na seleção dos mesmos quando a seleção fenotípica for ineficiente (SILVA; SANTOS, 2001).

Além da identificação de alelos, o RAPD tem sido amplamente usado para o estudo da diversidade genética, dado o considerável polimorfismo identificado entre genótipos, e tem permitido identificar cultivares em algumas oportunidades como em cevada (PENNER; ZHENG; BAUM, 1998; TINKER; FORTIN; MATHER, 1993), em arroz (MACKIEL, 1995) e em feijão (DUARTE; SANTOS; MELO, 1999; VASCONCELOS et al., 1996).

É importante salientar, contudo, que a diversidade genética estimada por marcadores de DNA não é eficiente para escolha de genitores, porque nesse caso se deseja aqueles contrastantes para um caráter particular, como produtividade de grãos (YOUSEF; JUVIK, 2001) e não se observa correlação entre diversidade e capacidade de combinação relativas à produtividade de grãos, tanto envolvendo cultivares muito diversas (DUARTE; SANTOS; MELO, 1999) quanto cultivares mais aparentadas (MACHADO et al., 2000).

2.9 Efeito da seleção natural em populações segregantes

No melhoramento de plantas autógamas existem várias opções de métodos de melhoramento (BORÉM, 1997; FEHR, 1987; MENDES, 2009;

RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993). Atualmente, o mais amplamente utilizado é a hibridação, que visa à combinação em um mesmo indivíduo de dois ou mais fenótipos desejáveis que estejam em indivíduos diferentes. Portanto, na condução de um programa de melhoramento por hibridação, há algumas decisões a serem tomadas, tais como a escolha dos genitores (ABREU, 1997; BAENZIGER; PETERSON, 1991), como combinar esses genitores e como conduzir as populações segregantes (BORÉM, 1997; FEHR, 1987; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993; VIEIRA; BORÉM; RAMALHO, 1999).

Em uma população segregante, nas suas sucessivas gerações de endogamia, é possível verificar que a cada geração por autofecundação, há uma redução de 50% na frequência dos locos em heterozigose. Desta forma, na geração F_2 , 50% dos locos estão em heterozigose e 50% estão em homozigose. Na F_3 , a frequência de heterozigotos passa a ser 25%, enquanto que a de homozigotos passa para 75%, e assim, sucessivamente. O que se faz necessário enfatizar é que a probabilidade de selecionar uma linhagem com todos os alelos favoráveis nas primeiras gerações segregantes é muito pequena, sobretudo se o caráter for controlado por vários genes. Desse modo, a seleção só é iniciada após a maioria dos locos estarem em homozigose, isto é, a partir da geração F_5 . Na ausência de seleção, na geração F_∞ a população será apenas constituída de genótipos homozigotos (AA e aa, considerando um gene com dois alelos), com a frequência de 50% de cada alelo.

Entre as vantagens do método da população, a mais evidente é a facilidade de condução, pois não são necessárias anotações, nem colheita individual de plantas. Uma outra vantagem é a flexibilidade, isto é, se numa dada safra o melhorista tem grande número de progênies a serem avaliadas, pode-se postergar a abertura do “bulk” por uma ou mais gerações sem alterar suas propriedades genéticas. Uma terceira vantagem é a ação da seleção natural,

a qual pode atuar, contribuindo para a manutenção dos indivíduos mais adaptados, isto é, com maior produção de sementes (GONÇALVES, 2000).

Por algum tempo, questionou-se se a ação da seleção natural se dava no sentido que os melhoristas desejavam. Um dos primeiros trabalhos para evidenciar a ação da seleção natural na mistura de plantas foi conduzido por Harlan e Martini (1938) com cevada. Eles verificaram grande variação na adaptação, em função da proporção de sementes colhidas de cada cultivar na mistura, nos diferentes locais e a rapidez com que uma ou mais cultivares se tornaram dominantes em certas localidades com a conseqüente eliminação das demais. Depreende-se que a seleção natural foi muito efetiva no avanço da mistura de linhas de cevada.

O que interessa, entretanto, é o efeito da seleção natural em uma população segregante, que é o que ocorre no método da população. Um trabalho de maior duração nesse aspecto também foi realizado com cevada, sendo conduzido desde 1929 (ALLARD, 1988; SOLIMAN; ALLARD, 1991). Os autores iniciaram com um composto denominado CCII, proveniente de um dialelo de 28 cultivares, resultando em 387 híbridos F_1 , que foram misturados. Cerca de 15.000 sementes eram semeadas a cada geração em bloco isolado. Em torno de 400.000 sementes eram colhidas por geração, sendo uma parte armazenada e a outra parte misturada para ser utilizada na semeadura do ciclo seguinte.

Visando verificar as trocas nas frequências alélicas que ocorreram com a seleção natural, após alguns anos de condução da população, foi avaliado o desempenho de todas as gerações até então obtidas nos anos de 1960/66, 1965/69 e 1976/82. Os resultados referentes às avaliações realizadas por mais de 50 gerações foram apresentados por Allard (1988), que relata o efeito das sucessivas gerações em vários caracteres, comparando-os com uma cultivar testemunha. Entre os 11 caracteres quantitativos, a maior ênfase foi dada à

produtividade de grãos, peso de 1.000 sementes e número de dias para o florescimento.

As produções de grãos das populações avaliadas por mais de cinquenta gerações apresentaram um ganho de aproximadamente 1% por geração. No caso do peso de 1.000 sementes, os resultados acompanharam o da produtividade de grãos, especialmente até a vigésima geração, quando então se estabilizaram. A partir daí, o aumento no número de sementes por planta foi o que explicou os incrementos na produtividade de grãos. No que se refere ao ciclo, o efeito não foi muito pronunciado. Detectou-se um aumento de apenas três dias no número de dias para o início do florescimento nas sucessivas gerações. Allard (1988), salientou que a seleção natural atuou preferencialmente sobre indivíduos com maior estabilidade de produção, isto é, aqueles que mantiveram produtividade tanto em condições favoráveis quanto em condições menos favoráveis.

Outros caracteres foram avaliados, entre eles o peso de espiguetas, comprimento da espiguetas, densidade da espiguetas, comprimento da arista, número de grãos por espiguetas, tamanho do grão, altura de planta, largura e área da penúltima folha e diâmetro do colmo. Para isso, eram utilizadas 300 plantas ao acaso por geração. Nas avaliações, constatou-se que os caracteres peso da espiguetas e número de sementes por espiguetas foram os que mais sofreram a ação da seleção natural, especialmente até a geração F_{20} . Pequenos acréscimos foram observados nas características comprimento da arista, largura e área da penúltima folha e diâmetro do colmo, decréscimo no comprimento da espiguetas e aumento na densidade de espiguetas ocorreram lentamente. As espiguetas foram quase 10% menores e mais compactadas na média das últimas gerações do que nas gerações iniciais. Mudanças na altura média das plantas foram pequenas até quase a geração F_{25} , quando então começou a aumentar, ocorrendo aí um acréscimo de 5% até a geração F_{53} . Assim, conclui-se que a seleção

natural atuou diferentemente sobre cada caráter, principalmente quanto à intensidade.

Hamblin e Morton (1977), estudando o controle genético dos caracteres: produção de sementes, número de sementes por planta, número de sementes por vagem e peso de sementes, utilizaram os cruzamentos das cultivares de *Phaseolus vulgaris*: Panameno x Cuarentano, Panameno x Masterpiece, Panameno x Tenderwhite e Masterpiece x Tenderwhite, cujas populações foram conduzidas pelo método da população. Concluíram que a condução das populações em “bulk” resultou em pequenas alterações nas populações de alta produção e aumento dos valores fenotípicos nas populações de baixa produção.

O trabalho realizado por Corte (1999), visou verificar se a seleção natural atua na direção desejada pelos melhoristas, utilizando para isso seis populações segregantes de feijoeiro e as respectivas linhagens genitoras (ESAL 686, Manteigão Fosco, Carioca MG, Milionário e Ouro). Elas foram avaliadas em experimentos conduzidos da geração F₂ até a F₁₈, pelo método da população, em três locais de Minas Gerais: Lavras, Lambari e Patos de Minas, e em três épocas de semeadura durante o ano. Constatou-se que a seleção natural atuou em todas as populações segregantes, nos três locais, contribuindo com aumento na produtividade de grãos, em média de 2,4% por geração, em relação à média da população inicial avaliada.

Com o avanço das gerações, Gonçalves (2000) utilizando as mesmas populações segregantes de Corte (1999), observou que as plantas de hábito determinado, provavelmente por serem menos competitivas, foram sendo gradativamente eliminadas. Concluindo-se assim que, se o objetivo é obter linhagens de hábito determinado, em população que estiver segregando para esse caráter, o método do “bulk” não deve ser utilizado. No caso do peso de 100 grãos, os resultados foram semelhantes ao do hábito de crescimento, ou seja, a proporção de grãos grandes foi drasticamente reduzida com o avanço das

gerações, como relatado por Hamblin (1975). Relatou-se ainda que a seleção natural atuou no sentido de preservar as plantas com maior produtividade, em média de 5,2% por geração, em relação à população inicial.

Pirola et al. (2002), utilizando a população proveniente do cruzamento de ESAL 686 x Carioca MG, avançadas pelo método da população até F_{14} , em três locais do Estado de Minas Gerais, Lavras, Lambari e Patos de Minas, constataram que a variância da interação progênies x locais foi de grande magnitude, e inclusive bem superior à variância genética entre as progênies. Ficou evidenciado que durante a condução das populações segregantes pelo método da população, a seleção natural atuou, preservando os indivíduos mais adaptados para o ambiente em que ocorreu o avanço das populações. Havendo, então, a necessidade dos melhoristas avançarem as populações segregantes em ambientes diferentes, visando à obtenção de linhagens que associem bom desempenho e maior adaptação aos ambientes de cultivo em que se destacaram.

Uma decisão importante do melhorista é com relação ao momento de se iniciar a avaliação das progênies, ou seja, a abertura do “bulk”. Silva e Costa (2003), avaliando progênies F_2 , F_8 e F_{24} , do cruzamento ESAL 686 x Carioca MG, em três épocas de semeadura (safra do inverno de 2001, safra das águas de 2001 e safra da seca de 2002), verificou que a maior produtividade média foi obtida, independentemente da safra, entre as progênies derivadas de plantas F_{24} e essa superioridade foi de 20% em relação às progênies derivadas de plantas F_2 . Constatou-se a ação da seleção natural, preservando os indivíduos que deram origem às progênies mais produtivas e que o efeito da seleção natural não se restringiu apenas às primeiras gerações de avanço da população pelo método do “bulk”.

Quando o método da população é comparado com outros métodos de melhoramento, é possível perceber que ele é mais eficiente, principalmente quando se observam os ganhos para maior produtividade de grãos, devido

somente à seleção natural, que variaram de 2,4% a 5,2% por geração (CORTE, 1999; GONÇALVES, 2000). Comparando com os ganhos obtidos com a seleção artificial, eles variaram de 1,9% a 2,6% por ciclo (ABREU et al., 1994; RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2003).

Estudos realizados em alelos distintos, genótipos multilocos, aloenzimas, fragmentos de restrição e microssatélites permitem fazer as inferências e também deduzir sobre as mudanças genéticas ocorridas ao longo do processo de seleção natural das populações (ALLARD, 1999). Segundo esse autor, as análises de marcadores moleculares levam a importantes conclusões a respeito dos mecanismos genéticos envolvidos no processo de melhoramento e adaptação.

Descobriu-se que mudanças nas frequências dos alelos e dos genótipos multilocos detectados por eletroforese, tanto nos parentes selvagens quanto nas cultivares, permitem uma explicação mais precisa sobre a adaptação que estas plantas sofreram ao longo das gerações. Isso por um lado permite que a análise genética da evolução da adaptação inerente às características quantitativas sejam interpretadas na seleção (ALLARD, 1999).

Rodrigues (2004), analisando o efeito da seleção natural em feijoeiro, por meio de marcadores SSRs, afirma que a seleção natural afetou todos os locos segregantes de microssatélites, os alelos do genitor mais adaptado tiveram suas frequências aumentadas em 29 dos 30 locos e que a intensidade da seleção natural, nas gerações em que ela ocorreu, foram particulares em cada loco. O autor infere ainda que a seleção natural atua ao longo de todo genoma.

Também pela natureza de distribuição aleatória, o RAPD, permite amostrar o genoma para se conhecer a constituição genética de populações segregantes, inclusive detectar o efeito da seleção natural mesmo no caso de marcador dominante (HARDY, 2003).

REFERÊNCIAS

ABREU, A. F. B. **Predição do potencial genética de populações segregantes do feijoeiro utilizando genitores inter-raciais**. 1997. 80 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1997.

ABREU, A. F. B. et al. Progresso do melhoramento genético do feijoeiro nas décadas de setenta e oitenta nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 1, p. 105-112, jan. 1994.

ALLARD, R. W. Genetic changes associate with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progeniors. **Journal of Heredity**, Baltimore, v. 79, n. 4, p. 225-238, June/Aug. 1988.

_____. **Princípios de melhoramento genético das plantas**. São Paulo: E. Blucher, 1971. 381 p.

_____. **Principles of plant breeding**. New York: J. Wiley, 1999. 254 p.

ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A. S.; ABDELNOOR, R. V. Melhoramento da soja. In: SIMPÓSIO SOBRE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 5., 1997, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 1997. p. 11-55.

ALZATE-MARIN, A. L. et al. Seleção assistida por marcadores visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 4, p. 333-342, jul./ago. 2005.

AUTRIQUE, E. et al. Genetic diversity in durum wheat based on RFLPs, morphological traits and coefficient of parentage. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 3, p. 735-742, June 1996.

BAENZIGER, P. S.; PETERSON, C. J. Genetic variation: its origin and use for breeding self-pollinated species. In: STALKER, H. T.; MURPHY, J. P. (Ed.). **Plant breeding in the 1990's**. Raleigh: North Carolina State University, 1991. p. 69-100.

BATESON, W.; PUNNETT, R. C. Experimental studies in the physiology of heredity. **Reports to Evolution Committee of the Royal Society**, London, v. 2, p. 1-131, 1905.

BEEBE, S. et al. Diversity and origin of Andean landraces of common bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 3, p. 854-862, June 2001.

_____. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 1, p. 264-273, Jan. 2000.

BORÉM, A. **Melhoramento de plantas**. Viçosa, MG: UFV, 1997. 453 p.

BOTSTEIN, D. et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 32, n. 2, p. 314-331, Apr. 1980.

CARNEIRO, J. E. S. **Alternativas para obtenção e escolha de populações segregantes no feijoeiro**. 2002. 134 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2002.

CARVALHO, M. F. et al. Caracterização da diversidade genética entre acessos crioulos de feijão (*Phaseolus vulgaris L.*) coletados em Santa Catarina por marcadores RAPD. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 6, p. 1522-1528, nov./dez. 2008.

CASTANHEIRA, A. L. M. **Marcadores RAPD na avaliação do potencial de métodos de condução de população segregante de feijão**. 2001. 76 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001.

COLLINS, F. S.; BROOKS, L. D.; CHAKRAVARTI, A. A DNA polymorphism discovery resource for research on human genetic variation. **Genome**, Ottawa, v. 8, n. 6, p. 1229-1231, Dec. 1998.

CORTE, H. R. **Comportamento de populações segregantes de feijão, avançadas pelo método do "bulk", por dezessete gerações**. 1999. 95 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

CUTRIM, V. dos A.; RAMALHO, M. A. P.; CARVALHO, A. M. Eficiência da seleção visual na produtividade de grãos de arroz (*Oryza sativa L.*) irrigado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 32, n. 6, p. 601-606, jun. 1997.

DEBOUCK, D. G. Systematics and morphology. In: SCHOONHOVEN, A. van; VOYSEST, O. (Ed.). **Common beans: research for crop improvement**. Wallingford: CAB International, 1991. p. 55-118.

DEBOUCK, D. G. et al. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in northwestern South America. **Economic Botany**, Bronx, v. 47, n. 4, p. 408-423, 1993.

DUARTE, J. M.; SANTOS, J. B. dos; MELO, L. C. Genetic divergence among common bean cultivars from different races based on RAPD markers. **Genetic and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 3, p. 419-426, June 1999.

DUDLEY, J. W. Quantitative genetics and plant breeding. **Advances in Agronomy**, New York, v. 59, n. 1, p. 1-23, Jan. 1997.

ELIAS, H. T. et al. Variabilidade genética em germoplasma tradicional de feijão-preto em Santa Catarina. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 10, p. 1443-1449, out. 2007.

ELLIOT, F. C. **Plant breeding and cytogenetics**. New York: McGraw-Hill Book, 1958. 395 p.

EMERSON, R. A.; BEADLE, Q. W.; FRASER, A. C. A summary of linkage studies in maize. **Cornell University's Agricultural Experimental Station Memoir**, New York, v. 180, p. 1-83, 1935.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. New York: Macmillan, 1987. 536 p.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. 3. ed. Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 1998. 220 p.

FOUILLOUX, G.; BANNEROT, H. Selection methods in the common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resousers of *Phaseolus vulgaris* beans: their maintenance, domestication, evolution and utilization**. Netherlands: Kluwer Academic, 1988. p. 503-542.

FREY, K. J. The use of F₂ lines in predicting the performance of F₃ selections in two barley cross. **Agronomy Journal**, Madison, v. 46, p. 541-544, 1954.

GEBHARDT, C. et al. Identification of 2n breeding lines and 4n varieties of potato (*Solanum tuberosum*, ssp. *tuberosum*) with RFLP-fingerprints. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 78, n. 1, p. 16-22, Jan. 1989.

GEPTS, P. Management of germplasm and pre-breeding in common bean. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 8., 2005, Goiânia. **Anais...** Goiânia: UFG, 2005. p. 1200-1210.

GEPTS, P.; DEBOUCK, D. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: SCHOONHOVEN, A. van; VOYSEST, O. **Common bean: research for crop improvement**. Cali: CIAT, 1991. v. 1, p. 7-53.

GONÇALVES, F. M. A. **Seleção natural em populações segregantes do feijoeiro**. 2000. 98 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

GUIMARÃES, D. E. D. et al. Adipocitocinas: uma nova visão do tecido adiposo. **Revista de Nutrição**, Campinas, v. 20, n. 5, p. 549-559, out. 2007.

HALDANE, J. B. S.; SPRUNT, A. D.; HALDANE, N. M. Reduplication in mice. **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 5, p. 133-140, 1915.

HAMBLIN, J. Effect of environment, seed size and competitive ability on yield and survival of *phaseolus vulgaris* L. genotypes in mixtures. **Euphytica**, Wageningen, v. 24, n. 3, p. 435-335, June 1975.

HAMBLIN, J.; MORTON, J. R. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (*phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 26, n. 1, p. 75-83, Feb. 1977.

HARDY, O. J. Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 1577-1588, June 2003.

HARLAN, H. V.; MARTINI, M. L. The effect of natural selection in a mixture of barley varieties. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 57, n. 3, p. 189-199, Aug. 1938.

HEUN, M.; HELENTJANIS, T. Inheritance of RAPDs in F₁ hybrids of corn. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 85, n. 8, p. 961-968, Aug. 1993.

JEFREY, A. J.; WILSON, V.; THEIN, S. L. Hypervariable minissatellite regions in human DNA. **Nature**, London, v. 314, n. 6006, p. 67-73, 1985.

KAMI, J. et al. Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. **Proceedings National Academy Science of the United State American**, Washington, v. 92, n. 2, p. 1101-1104, Feb. 1995.

LABORDA, P. R. **Diversidade genética entre linhagens de milho tropical: estudo com base em marcadores moleculares**. 2003. 103 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.

LANZA, M. A.; GUIMARÃES, C. T.; SHUSTER, I. Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 21, n. 204, p. 97-108, maio/jun. 2000.

LIMA, R. S. N. **Estimativa da diversidade genética entre clones de Capim-elefante (*P. purpureun Schum*) baseado em marcadores de DNA (RAPD e ISSR)**. 2010. 93 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal do Norte Fluminense, Campos dos Goitacazes, 2010.

LITT, M.; LUTY, A. A hypervariable microsatellite revealed by in vitro amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 44, n. 3, p. 397-401, Mar. 1989.

LOLLATO, M. A.; SEPULCRI, O.; DEMARCHI, M. **Cadeia produtiva do feijão: diagnóstico e demandas atuais**. Londrina: IAPAR, 2001. 48 p.

MACHADO, C. F. et al. Efficient of genetic distance based on RAPD markers for choosing parents of common bean. **Journal of Genetics Breeding**, Rome, v. 54, n. 2, p. 252-258, 2000.

MACKILL, D. J. Classifying japonic rice cultivars with RAPD markers. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 3, p. 889-394, Mar. 1995.

MALLMANN, C. A.; SANTURIO, J. M.; WENTZ, I. Aflatoxinas: aspectos clínicos e toxicológicos em suínos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 24, n. 3, p. 635-643, jul./set. 1994.

MARQUES JÚNIOR, O. G.; RAMALHO, M. A. P. Determinação da taxa de fecundação cruzada de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) nas diferentes épocas de semeadura em Lavras, MG. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 19, n. 3, p. 339-341, 1995.

MATOS, J. W. de. **Análise crítica do programa de melhoramento genético do feijoeiro da UFLA no período de 1974 a 2004**. 2005. 116 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2005.

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; FERREIRA, D. F. QTL mapping for common bean grain yield in different environment. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 4, n. 2, p. 135-144, Apr. 2004.

MENDES, F. F. **Estratégia de seleção de plantas eretas de feijão tipo carioca**. 2009. 92 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

MORGAN, T. H. Sex limited inheritance on *Drosophila*. **Science**, Washington, v. 32, p. 120-122, 1910.

MULLIS, K.; FALOONA, F. Specific Synthesis of DNA *in vitro* via a polymerase catalysed chain reaction. **Methods Enzimology**, Oxford, v. 55, n. 2, p. 335-350, 1987.

O'DONOUGHUE, L. S. et al. Relationships among North American oat cultivars based on restriction fragment length polymorphisms. **Crop Science**, Madison, v. 34, n. 6, p. 1251-1258, Dec. 1994.

PARAN, I.; MICHELMORE, R. W. Development of reliable PCR-based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. **Theoretical Applied and Genetics**, Berlin, v. 85, n. 4, p. 985-993, Aug. 1993.

PENNER, G. A.; ZHENG, Y.; BAUM, B. **Identification of DNA fingerprints for two-row barley cultivars registered in Canada**. Ottawa: Genome, 1998. 12 p.

PIROLA, L. H. et al. Natural selection and family x location in the common (dry) bean plant. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 25, n. 3, p. 343-347, Sept. 2002.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B. Genetic progress in common bean after four cycles of recurrent selection. **Bean Improvement Cooperative**, Amsterdam, v. 46, n. 1, p. 47-48, Jan. 2003.

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

RAPOSO, F. V. **Comparação de métodos de condução de populações segregantes de feijoeiro**. 1999. 72 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

ROCHA, F. da et al. Seleção de populações mutantes de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) para caracteres adaptativos. **Revista Biotemas**, Lages, v. 22, n. 2, p. 20-27, 2009.

RODRIGUES, T. B. **Efeito da seleção natural em alelos microssatélites (SSR) do feijoeiro e associação com QTLs de caracteres agrônômicos**. 2004. 90 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.

RODRIGUES, T. B.; SANTOS, J. B. Effect of natural selection on common bean (*Phaseolus vulgaris*) microsatellite alleles. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 29, n. 2, p. 345-352, Apr. 2006.

SANTOS, F. F. et al. **Feijão-de-vagem**. Disponível em: <<http://www.emater.df.gov.br/ecndicasind.html>>. Acesso em: 6 jun. 2010.

SANTOS, J. B. dos; GAVILANES, M. L. Botânica. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Ed.). **Feijão**: aspectos gerais e cultura no Estado de Minas Gerais. Viçosa, MG: UFV, 2006. p. 41-66.

SAX, K. The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. **Genetics**, Bethesda, v. 8, p. 552-560, 1923.

SCHOONHOVEN, A. van; VOYSEST, O. **Common beans**: research for crop improvement. Wallingford: CAB International, 1991. 980 p.

SILVA, H. D. et al. Efeito da seleção precoce para produtividade de grãos em populações segregantes do feijoeiro. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 8, n. 2, p. 181-185, abr./jun. 1994.

SILVA, H. T. **Descritores mínimos indicados para caracterizar cultivares/variedades de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Santo Antônio de Goiás: EMBRAPA-CNPAP, 2005. 32 p.

SILVA, H. T.; COSTA, A. O. **Caracterização botânica de espécies silvestres do gênero *Phaseolus* L. (*Leguminosae*)**. Santo Antônio de Goiás: EMBRAPA-CNPAP, 2003. 40 p.

SILVA, M. V. da; SANTOS, J. B. dos. Identificação de marcador RAPD ligado ao alelo *Co.4²* de resistência do feijoeiro comum ao agente causal da antractose. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 25, n. 5, p. 1097-1104, set./out. 2001.

SINGH, R. B.; SINGH, R. G.; SINGH, U. Hypermagnesemia following aluminium phosphide poisoning. **International Journal of Clinical Pharmacology, Therapy and Toxicology**, Saint Louis, v. 29, n. 2, p. 82-85, May 1991.

SINGH, S. P. Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 6, p. 1659-1675, Dec. 2001a.

_____. Patterns of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, New York, v. 45, n. 1, p. 379-396, Feb. 2001b.

SINGH, S. P.; MOLINA, A. Inheritance of crippled trifoliolate leaves occurring in interracial crosses of common bean and its relationship with hybrid dwarfism. **The Journal of Heredity**, Washington, v. 87, n. 6, p. 464-469, Dec. 1996.

SOLIMAN, K. M.; ALLARD, R. W. Grain yield of composite cross populations of barley: effects of natural selection. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 3, p. 705-708, May/June 1991.

SOUTHERN, E. M. Detection of specific sequences among DNA fragments separated by gel electrophoresis. **Journal of Molecular Biology**, London, v. 98, p. 503-517, 1975.

TANKSLEY, S. D. Mapping polygenes. **Annual Reviews of Genetics**, Palo Alto, v. 27, p. 205-233, Sept. 1993.

THODAY, J. M. Location of polygenes. **Nature**, London, v. 191, n. 4786, p. 368-370, July 1961.

TINKER, N. A.; FORTIN, M. G.; MATHER, D. E. Random amplified polymorphic DNA and pedigree relationships in spring barley. **Theoretical Applied and Genetics**, Berlin, v. 85, n. 8, p. 976-984, Sept. 1993.

VASCONCELOS, M. J. et al. Genetic diversity of the common bean *Phaseolus vulgaris* L. determined by DNA-based molecular markers. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 19, n. 3, p. 447-451, June 1996.

VENCOVSKY, R.; RAMALHO, M. A. P. Contribuições do melhoramento genéticos de plantas no Brasil. In: PATERNIANI, E. (Ed.). **Agricultura brasileira e pesquisa agropecuária**. Brasília: EMBRAPA Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000. p. 57-89.

VIEIRA, C. **O feijoeiro comum**: cultura, doenças e melhoramento. Viçosa, MG: UFV, 1967. 220 p.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa, MG: UFV, 1999. p. 273-349.

VOS, P. et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 23, n. 21, p. 4407-4414, Nov. 1995.

WILLIAMS, J. G. K. et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 18, n. 22, p. 6531- 6535, Nov. 1990.

YOKOYAMA, L. P. **Tendências de mercado e alternativas de comercialização do feijão**. Santo Antônio de Goiás: EMBRAPA-CNPAP, 2002. 4 p. (EMBRAPA-CNPAP. Comunicado Técnico, 43).

YOUSEF, G. G.; JUVIK, J. A. Comparison of phenotypic and marker-assisted selection for quantitative traits in sweet-corn. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 3, p. 645-653, May/June 2001.

ZIMMERMANN, M. J. de O. et al. Melhoramento genético e cultivares. In: ARAÚJO, R. S. et al. (Ed.). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFOS, 1996. p. 224-273.

ZIMMERMANN, M. J. de O.; TEIXEIRA, M. G. Origem e evolução. In: ARAÚJO, R. S. et al. (Coord.). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFOS, 1996. p. 57-70.

ZIZUMBO-VILLARREAL, D. et al. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedydomesticated complexes of common bean in a mesoamerican region. **Crop Science**, Madison, v. 45, n. 6, p. 1073-1083, Aug. 2005.

CAPÍTULO 2

Variabilidade genética de populações de feijoeiro conduzidas por diferentes métodos

RESUMO

A obtenção de plantas que reúnam o maior número possível de alelos favoráveis e que confere melhor adaptação às condições ambientais é sem dúvida o objetivo primordial da maioria dos programas de melhoramento. Na seleção de genótipos superiores deve-se considerar vários caracteres conjuntamente e, principalmente, identificar o melhor método para condução dessas populações segregantes. A condução de populações segregantes é considerada a fase mais crítica, laboriosa e onerosa de um programa de melhoramento. Por isso, os objetivos deste trabalho foram: verificar o efeito de diferentes métodos de condução da população segregante de feijoeiro nas alterações das frequências alélicas e genotípicas de marcadores RAPD; estimar parâmetros genéticos com informações de marcadores; verificar se eles explicam a variação na produtividade de grãos. Para isso foram utilizados os dados obtidos por meio de marcadores RAPD, referentes a 56 progênies conduzidas pelo método genealógico, 55 pelo método da população, 61 pelo método “bulk” dentro de progênies F_2 , 58 pelo método “bulk” dentro de progênies F_3 e 62 pelo método de Descendência de uma Única Semente (SSD), resultantes do cruzamento Carioca x Flor de Mayo, e avaliados quanto à produtividade de grãos em F_4 e F_5 por Raposo (1999). Foram identificadas as proporções fenotípicas por loco em F_4 e testadas aquelas que se desviaram a partir das frequências esperadas. Foram estimadas também as frequências alélicas, os coeficientes de adaptabilidade acumulados de F_2 a F_4 de AA e aa, e os coeficientes de herdabilidade no sentido restrito (h^2) por loco RAPD. Constatou-se que todos os métodos de condução de população segregante sofreram alterações particulares nas frequências alélicas e que a seleção natural atuou com mais intensidade no método do “bulk”, preservando seu potencial para liberação do máximo de variabilidade genética.

Palavras-chave: RAPD. Frequência alélica. Herdabilidade restrita. Coeficiente de adaptabilidade. Condução de populações.

ABSTRACT

The production of lines that meet the highest possible number of favorable alleles that provide better adaptation to environmental conditions is undoubtedly the primary purpose of most breeding programs. In the selection of superior genotypes several characters should be considered, and especially identify the best method for conducting the segregating populations. Conducting the segregating populations is the most critical, laborious and costly phase to a breeding program. Therefore, the objectives were: determining the effect of different methods of conducting the segregating population in changing the allele and genotype frequencies of RAPD; estimating genetic parameters using marker informations and check if they explain the variation in grain yield. We used RAPD data from 56 progenies conducted by the pedigree method, 55 progenies conducted by the traditional bulk method or population method, 61 progenies conducted by the method "bulk" within F₂ progenies, 58 progenies conducted by the method "bulk" within F₃ progenies and 62 progenies conducted by the method single seed (SSD). All progenies are derived from the Carioca x Flor de Mayo, and evaluated for grain yield in the F₄ and F₅ by Raposo (1999). We identified the phenotypic proportion per locus in F₄ generation and tested those who deviated from the expected frequencies. We also estimated the allele frequencies, the coefficients of accumulated adaptability from F₂ to F₄ of AA and aa, and the the narrow sense coefficient of heritability (h^2_r) per RAPD locus. It was found that all methods of conducting segregating population had particular effect on changing the allele frequencies. Also natural selection acted on the bulk method, preserving its potential to release the maximum genetic variability like happened when it was evaluated through grain yield.

Keywords: RAPD. Allele frequency. Narrow sense heritability. Coefficient of adaptability. Conducting populations.

1 INTRODUÇÃO

O melhoramento do feijoeiro vem proporcionando a obtenção de cultivares melhoradas há várias décadas. O sucesso no final do programa de melhoramento do feijoeiro por meio da hibridação depende da média do caráter e da magnitude da variabilidade gerada pelas populações segregantes. A magnitude dessa variabilidade é função da diversidade genética dos genitores e também dos métodos de condução das populações segregantes. Portanto, a escolha adequada dos genitores e também do método pelo qual será conduzida a população segregante, asseguram a obtenção de linhagens superiores com a seleção. Dentre os vários métodos para a condução das populações segregantes, são preferencialmente empregados o método genealógico (pedigree), método de população (“bulk”), descendência de uma única semente (SSD-Single Seed Descent) e “bulk” dentro de progênies derivadas de plantas F_2 e de plantas F_3 .

Em alguns programas de melhoramento a escolha do método muitas vezes é feita pelo hábito de seu uso em vez de critérios científicos. A escolha do método mais eficiente de condução da população segregante pode ser feita por meio da avaliação da variabilidade das linhagens após o avanço da população por várias gerações. Embora seja esse o procedimento em que se avalia a variabilidade real liberada pelos diferentes procedimentos de condução e, para cada caráter de interesse, ele possui a desvantagem de demandar muito tempo e trabalho experimental. Uma alternativa é avaliar a variabilidade liberada pelos diferentes procedimentos de condução, por meio da constituição genética da população baseada em marcador molecular aleatório como o RAPD, Random Amplified Polymorphic DNA (MELO; SANTOS; FERREIRA, 2004; WILLIAM; TAIT; INNES, 1991) ou preferencialmente marcadores ligados a QTLs (Quantitative Trait Loci) de caracteres de interesse (HARDY, 2003).

Os objetivos deste trabalho foram verificar o efeito de diferentes métodos de condução da população segregante nas alterações das frequências alélicas e genotípicas de marcadores RAPD, estimar parâmetros genéticos com informações de marcadores e verificar se eles explicam variação na produtividade de grãos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de condução do experimento

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação experimental e no laboratório de genética molecular do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, município de Lavras, localizada na Região Sul do Estado de Minas Gerais, a 910 metros de altitude, 21° 58' S de latitude e 45° 22' W de longitude.

2.2 Material Vegetal

Foram utilizadas 292 progênies, derivadas de um cruzamento biparental cujos genitores foram Carioca e Flor de Mayo. Essas progênies foram obtidas e avaliadas quanto a produtividade de grãos por Raposo (1999), no campo experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA) e na Estação Experimental da EPAMIG (Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais), em Patos de Minas, localizada na região do Alto São Francisco, a 856 metros de altitude, 18°35' S de latitude e 46°31' de longitude.

A população Carioca x Flor de Mayo foi conduzida por meio dos diferentes métodos de condução das populações segregantes até a geração F₄. Nesta geração, foram tomadas de 100 a 121 plantas ao acaso e as progênies F_{4:5} foram avaliadas em F₅, com base na produtividade de grãos, sendo selecionadas as mais produtivas em cada método de condução, para a comparação dos mesmos. Entre as progênies utilizadas, dos diferentes métodos de condução da população segregante, 56 foram obtidas pelo método genealógico, 55 pelo

método da população, 62 pelo método SSD, 61 pelo método “bulk” dentro de progênies F_2 e 58 pelo método “bulk” dentro de progênies F_3 .

2.3 Análise RAPD

A análise RAPD foi realizada por Castanheira (2001). O DNA de cada progênie foi extraído de uma mistura equitativa de folhas jovens provenientes de 16 plantas por progênie $F_{4;6}$.

Foram utilizados 23 primers decanucleotídeos adquiridos junto a Operon Technologies (Califórnia, EUA). Os fragmentos de DNA foram separados em gel de agarose (1,2%), tratados com brometo de etídeo, visualizados em transiluminador de luz ultravioleta e fotografados. As bandas polimórficas foram classificadas como fracas, médias ou intensas baseando-se na resolução e grau de amplificação por meio de avaliação visual. As bandas polimórficas, geradas por esses primers, identifica um ou mais QTLs responsáveis pela produção de grãos, dias para florescimento, peso de 100 sementes e reação aos agentes causais do oídeo e mancha angular (MELO, 2000).

Durante a avaliação dos géis, cada banda polimórfica foi tratada como um caráter único. Foi elaborado uma matriz de 0 e 1, a partir da codificação da presença (1) e ausência (0) de 42 bandas polimórficas (ANEXOS 1A, 1B, 1C e 1D), presentes nas progênies provenientes de cada método de condução de população segregante.

2.4 Análise de dados moleculares

2.4.1 Estimativa das frequências alélicas observadas

Foram estimadas as frequências do alelo dominante (A) e recessivo (a) para cada loco RAPD (banda), na população segregante ($F_{4;6}$), obtida por cada

método de condução. As estimativas foram obtidas a partir da expressão (HARDY, 2003):

$$f^{aa} = (1 - f^A)^2(1 - I) + (1 - f^A) I$$

Em que: f^{aa} é a frequência do fenótipo recessivo, f^A é a frequência do alelo dominante (A); I é o coeficiente de endogamia da geração $F_4=0,75$ (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 1998).

Como a população segregante foi obtida a partir do cruzamento de duas linhagens, espera-se a presença de dois alelos por loco e a frequência do alelo recessivo $(a)=1-f^A = f^a$.

2.4.2 Estimativa das frequências teóricas genotípicas e fenotípicas

Considerando que a taxa de cruzamento (t) do feijão na região de Lavras é inferior a 0,005 (JUNQUEIRA NETO; LASMAR FILHO, 1971; MARQUES JÚNIOR; RAMALHO, 1995; ORTEGA, 1974; PEREIRA FILHO; CAVARANI, 1984; RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993), as frequências genotípicas foram estimadas por meio das expressões (ALLARD; JAIN; WORKMAN, 1968):

$$\begin{aligned} \text{Freq.}(AA) &= f_{AA}^{(n+1)} = s \left[f_{AA}^{(n)} + 0,25 f_{Aa}^{(n)} \right] + t \left[f_{AA}^{(n)} + 0,5 f_{Aa}^{(n)} \right]^2 \\ \text{Freq.}(Aa) &= f_{Aa}^{(n+1)} = s \left[0,5 f_{Aa}^{(n)} \right] + 2t \left[f_{AA}^{(n)} + 0,5 f_{Aa}^{(n)} \right] \left[f_{aa}^{(n)} + 0,5 f_{Aa}^{(n)} \right] \\ \text{Freq.}(aa) &= f_{aa}^{(n+1)} = s \left[f_{aa}^{(n)} + 0,25 f_{Aa}^{(n)} \right] + t \left[f_{aa}^{(n)} + 0,5 f_{Aa}^{(n)} \right]^2 \end{aligned}$$

Em que n corresponde a geração F_3 e s corresponde a taxa de autofecundação igual a 0,995.

Portanto, as frequências fenotípicas esperadas em F_4 são:

$$f^A = f_{AA}^4 + f_{Aa}^4 \quad \text{e} \quad f^{aa} = f_{aa}^4$$

2.4.3 Teste da alteração das frequências fenotípicas nas populações segregantes

As proporções fenotípicas observadas (f_o) foram comparadas com as frequências fenotípicas esperadas para cada banda RAPD da população, derivada de cada método de condução, pelo teste χ^2 (MENEZES JÚNIOR; RAMALHO; ABREU, 2008), em que $\chi^2 = \frac{\sum (f_o - f_E)^2}{f_E}$, utilizando-se como hipótese $H_0 = f_o = f_E$. As f_o correspondem ao número de progênies com o fenótipo dominante (quando = 1, correspondente a presença de banda RAPD) e com o fenótipo recessivo (quando = 0, correspondente a ausência da banda RAPD). A f_E corresponde a f^{AA} para o fenótipo dominante e f^{aa} para o recessivo, assumindo ausência de fatores que alteram as frequências genotípicas.

2.4.4 Estimativa dos coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada e média

Considerando o coeficiente de adaptabilidade relativa sobre o genótipo AA como ω_1 , sobre o genótipo aa como ω_3 e sobre o genótipo Aa como $\omega_2 = 1,0$, foram estimados os coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada de F_2 a F_4 por meio das expressões (ALLARD; HANSCH, 1964):

$$\omega_1 = \frac{O_1 [0,5sH + 2t(P + 0,5H)(R + 0,5H)]}{O_2 [s(P + 0,25H) + t(P + 0,5H)^2]}$$

$$\omega_3 = \frac{O_3 [0,5sH + 2t(P + 0,5)(R + 0,5H)]}{O_2 [s(R + 0,25H) + t(R + 0,5H)^2]}$$

Em que, P e O₁: correspondem às proporções de AA nas gerações n e n+1, respectivamente; H e O₂: proporções de Aa nas gerações n e n+1; R e O₃: proporções de aa nas gerações n e n+1.

As proporções genótípicas da geração n são as esperadas em F₃ na ausência de fatores que alteram as frequências genótípicas. Já em F₄⁽ⁿ⁺¹⁾ são as frequências genótípicas observadas, obtidas a partir das proporções fenotípicas observadas. Como o RAPD tem herança dominante e de acordo com Allard e Hansche (1964) que consideraram ω₂=1,0, a frequência observada para Aa foi considerada a mesma esperada f₂^{A-}. Assim, a frequência observada para AA foi obtida extraíndo-se f₂^{A-} da frequência observada do fenótipo dominante.

2.4.5 Estimativa da herdabilidade no sentido restrito (h_r²) por loco

Visando conhecer a variabilidade liberada em cada método de condução da população segregante, foi estimada a h_r² para cada loco RAPD por meio da seguinte expressão (HARDY, 2003):

$$h_r^2 = \frac{2\sqrt{I^2 + 4(1-I)(1-f^{A-})} + I}{1 + I\sqrt{I^2 + 4(1-I)(1-f^{A-})} + 2 - I}$$

Em que:

h_r^2 = Herdabilidade no sentido restrito;

I = Coeficiente de endogamia da geração F₄ = 0,75 (RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993);

f^{A-} = Frequência da classe de genótipos correspondente ao fenótipo dominante.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dos 23 primers utilizados por Castanheira (2001), selecionados a partir de estudo realizado por Melo (2000), foram geradas 42 bandas polimórficas nos genitores Carioca, da raça Mesoamericana e Flor de Mayo, da raça Jalisco (Tabela 1). As matrizes de 0 e 1, obtidas para cada método de condução da população segregante, a partir do padrão de bandas de todas as progênes, encontram-se nos ANEXOS 1A, 1B, 1C e 1D.

Tabela 1 Primers utilizados, número de bandas polimórficas nos genitores, grupo de ligação onde ocorrem as bandas e respectivos tamanhos (CASTANHEIRA, 2001; MELO; SANTOS; FERREIRA, 2002)

BANDAS POLIMÓRFICAS					
PRIMERS	CARIOCA	FLOR DE MAYO	TOTAL	GRUPOS DE LIGAÇÃO	TAMANHO (Pares de base)
OPB 18	1	0	1	*	-
OPE 20	0	1	1	1	891
OPF 10	0	1	1	1	1000
OPG 04	1	1	2	*	-
OPG 16	1	2	3	4	676
OPG 19	1	1	2	4	851
OPH 03	3	0	3	1	955
OPI 06	0	1	1	2	480
OPI 07	1	2	3	*	-
OPJ 04	1	1	2	*	-
OPM 06	2	2	4	3	575
OPN 02	1	1	2	4	436
OPN 07	2	2	4	5	1698
OPN 10	0	1	1	3	851
OPO 02	0	2	2	*	-
OPO 10	1	0	1	4	525
OPO 12	2	0	2	4	1412
OPO 13	1	0	1	4	1698
OPO 19	1	0	1	5	851
OPO 20	0	1	1	2	741
OPR 12	0	1	1	*	-
OPS 10	1	1	2	5	562
OPW 11	0	1	1	*	-

*Não identificado o grupo de ligação ao qual pertence

É importante frisar que as 42 bandas apresentaram herança monogênica como esperado (MELO, 2000), além de serem marcadores de QTLs da produtividade de grãos, dias para florescimento, peso de 100 sementes, reação a mancha angular e oídio. Além disso, nota-se que esses marcadores ocorrem em pelo menos cinco cromossomos do feijoeiro, o que permite informar sobre a variabilidade de vários caracteres de interesse agroeconômicos.

Tabela 2 Porcentagem de progênies com o fenótipo dominante (presença de banda) derivadas dos genitores Carioca ou Flor de Mayo e com fenótipo recessivo (ausência de banda) nos diferentes métodos

MÉTODO DE CONDUÇÃO	GENITORES (%)			
	CARIOCA		FLOR DE MAYO	
	Presença	Ausência	Presença	Ausência
Genealógico	44,15	46,90	55,85	53,10
População	43,79	47,14	56,21	57,86
“Bulk” F₂	45,62	44,50	54,38	55,50
“Bulk” F₃	44,91	45,83	55,09	54,17
SSD	45,83	44,20	54,17	55,80
MÉDIA	44,86	45,72	55,14	55,28

As frequências médias de locos (bandas) herdados da cultivar Carioca, melhor adaptada, em relação à Flor de Mayo, estão apresentadas na Tabela 2. Em relação a esses valores, os diversos métodos de condução de população utilizados nesse experimento praticamente não diferiram em relação às proporções médias desses fenótipos nos genitores. Entretanto, quando se considera essas proporções por progênie e por método de condução, observa-se que a menor amplitude de proporção de bandas herdadas da cultivar Carioca, em relação a cultivar Flor de Mayo, ocorreu com o método genealógico (ANEXO 1A) (CASTANHEIRA, 2001). Esses resultados eram esperados, conforme salientado por Raposo (1999), devido à maior dificuldade de condução da população por esse método, além de impedir a atuação da seleção natural. De

forma antagônica, no método da população (ANEXO 1B) (CASTANHEIRA, 2001) ocorreu a maior amplitude dessas proporções.

Considerando os resultados do χ^2 observados em cada um dos cinco métodos de condução de população segregante (Tabelas 3 a 7), pode-se observar que a seleção natural e artificial ou alterações devido a amostragem certamente atuaram em todos os métodos. Isso ocorreu porque na ausência desses fatores, as proporções fenotípicas esperadas em F₄ são 0,5625 com bandas e 0,4375 sem bandas.

Tabela 3 Frequências fenotípicas, mais significativas, observadas e estimativas de χ^2 por loco, com desvio de segregação, no Método Genealógico

LOCOS	FREQUÊNCIAS FENOTÍPICAS		QUI-QUADRADO ^{1/}
	A	Aa	
1	0,821	0,179	15,256***
4	0,768	0,232	9,596**
5	0,429	0,571	4,082*
7	0,768	0,232	9,596**
9	0,393	0,607	6,549*
14	0,750	0,250	8,000**
18	0,750	0,250	8,000**
22	0,982	0,018	40,073***
24	0,768	0,232	9,596**
27	0,357	0,643	9,596**
28	0,821	0,179	15,256***
29	0,786	0,214	11,338***
34	0,714	0,286	5,243*
35	0,714	0,286	5,243*
36	0,804	0,196	13,224***
38	0,911	0,089	27,592***
40	0,375	0,625	8,000**
41	0,857	0,143	19,755***
42	0,357	0,643	9,596**

^{1/} *=P<0,05; **=P<0,01; ***=P<0,001

Observa-se que a frequência de locos alterados foi diferente no método genealógico, “bulk” dentro de F₂, SSD, “bulk” dentro de F₃ e população (“bulk”). Das 42 bandas derivadas dos 23 primers, pode ser observado (Tabela

8) que o método de SSD alterou as proporções fenotípicas no maior número de locos (23), seguido do “bulk” dentro de F₂ (20), genealógico (19), “bulk” dentro de F₃ (17) e o método da população (12).

Tabela 4 Frequências fenotípicas, mais significativas, observadas e estimativas de χ^2 por loco, com desvio de segregação, no Método da População

LOCOS	FREQUÊNCIAS FENOTÍPICAS		QUI-QUADRADO ^{1/}
	A ₋	Aa	
4	0,764	0,236	8,898*
7	0,745	0,255	7,365*
9	0,382	0,618	7,184*
22	0,745	0,255	7,365*
26	0,309	0,691	14,113*
32	0,327	0,673	12,163**
33	0,709	0,291	4,735*
34	0,782	0,218	10,576**
36	0,745	0,255	7,365*
37	0,418	0,582	4,590*
38	0,818	0,182	14,367**
40	0,418	0,582	4,590*

1/ *=P<0,05; **=P<0,01; ***=P<0,001

Tabela 5 Freqüências fenotípicas, mais significativas, observadas e estimativas de χ^2 por loco, com desvio de segregação, observados no Método “bulk” dentro de progênes F₂

LOCOS	FREQUÊNCIAS FENOTÍPICAS		QUI-QUADRADO ^{1/}
	A	Aa	
4	0,8525	0,1475	23,147***
7	0,7049	0,2951	5,923*
9	0,4262	0,5738	5,460*
15	0,6721	0,3115	4,100*
17	0,7049	0,2951	5,923*
18	0,4426	0,5574	4,327*
21	0,6885	0,3115	4,735*
22	0,8852	0,1148	28,571***
23	0,7705	0,2295	12,127***
24	0,9016	0,0984	31,501***
25	0,7213	0,2787	7,256**
26	0,3934	0,6066	8,163**
28	0,4262	0,5738	5,460*
33	0,7869	0,2131	14,041***
34	0,8197	0,1803	18,304***
35	0,8033	0,1967	16,100***
36	0,8525	0,1475	23,147***
37	0,7705	0,2295	12,127***
38	0,8689	0,1311	25,787***
39	0,7049	0,2951	5,923*

1/ *=P≤0,05; **=P≤0,01; ***=P≤0,001

Tabela 6 Freqüências fenotípicas, mais significativas, observadas e estimativas de χ^2 por loco, com desvio de segregação, observados no Método “bulk” dentro de progênes F₃

LOCOS	FREQUÊNCIAS FENOTÍPICAS		QUI-QUADRADO ^{1/}
	A	Aa	
1	0,3966	0,6034	6,794**
4	0,8103	0,1897	15,066***
12	0,3448	0,6552	11,637***
15	0,7931	0,2069	13,052***
17	0,6897	0,3103	4,018*
22	0,9138	0,0862	30,195***
23	0,7241	0,2759	6,449*
24	1,0000	0,0000	46,794***
25	0,7241	0,2759	6,449*
26	0,2414	0,7586	25,243***
27	0,6897	0,3103	4,018*
28	0,8966	0,1034	27,311***
33	0,7586	0,2414	9,460**
36	0,9483	0,0517	36,399***
37	0,7241	0,2759	6,449*
38	0,9483	0,0517	36,399***
41	0,7414	0,2586	7,882**

1/ *=P<0,05; **=P<0,01;***=P<0,001

Tabela 7 Freqüências fenotípicas, mais significativas, observadas e estimativas de χ^2 por loco, com desvio de segregação, observados no Método SSD

LOCOS	FREQUÊNCIAS FENOTÍPICAS		QUI-QUADRADO ^{1/}
	A	Aa	
1	0,7419	0,2581	9,624**
2	0,3710	0,6290	10,875***
4	0,8387	0,1613	21,923***
7	0,7419	0,2581	9,624**
10	0,6774	0,3226	4,327*
14	0,6774	0,3226	4,327*
15	0,4032	0,5968	7,719**
20	0,4194	0,5806	6,358*
22	0,8548	0,1452	24,481***
23	0,8065	0,1935	17,243***
24	0,3710	0,6290	10,875***
27	0,7581	0,2419	11,311***
28	0,7097	0,2903	6,685**
29	0,4516	0,5484	4,073*
31	0,7097	0,2903	6,685**
32	0,7581	0,2419	11,311***
35	0,8226	0,1774	19,510***
36	0,9194	0,0806	36,163***
38	0,9516	0,0484	42,875***
39	0,6774	0,3226	4,327*
40	0,3710	0,6290	10,875***
41	0,7903	0,2097	15,120***
42	0,7097	0,2903	6,685**

^{1/} *= $P \leq 0,05$; **= $P \leq 0,01$; ***= $P \leq 0,001$

Tabela 8 Locos que sofreram influência da seleção e/ou alterações aleatórias nos diversos métodos de condução da população segregante

LOCOS	MÉTODOS				SSD
	GENEALÓGICO	BULK F ₂	BULK F ₃	POPULAÇÃO	
1	***		**		**
2					***
3					
4	**	***	***	**	***
5	*				
6					
7	**	*		**	**
8					
9	*	*		**	
10					*
11					
12			***		
13					
14	**				*
15		*	***		**
16					
17		*	*		
18	**	*			
19					
20				*	*
21		*			
22	***	***	***	**	***
23		***	*		***
24	**	***	***		***
25		**	*		
26		**	***	***	
27	**		*		***
28	***	*	***		**
29	***				*
30					
31					**
32				***	***
33		***	**	*	
34	*	***		***	
35	*	***			***
36	***	***	***	**	***
38	***	***	***	***	***
39		*			*
40	**			*	***
41	***		**		***
42	**				**
*	04	08	05	03	05
**	08	02	03	05	06
***	07	10	09	04	12
TOTAL	19	20	17	12	23

1/ * = P ≤ 0,05; ** = P ≤ 0,01; *** = P ≤ 0,001

Observa-se, portanto, que ocorreram alterações menos intensas nas frequências fenotípicas e em números de locos, provocadas pelo método da população. Nessas progênies, as proporções fenotípicas diferiram das esperadas em menor intensidade em comparação com os outros métodos. Alterações mais intensas ocorreram em alguns locos RAPD nas populações conduzidas pelo método genealógico, “bulk” dentro de progênies F_3 e SSD, que tiveram alguns fenótipos dominantes quase fixados (Tabelas 3, 6 e 7).

Como já salientado, em todos os métodos de condução de população segregante houve influência do efeito de seleções, tanto natural quanto artificial, e certamente também, alterações devidas ao acaso. Os locos 4, 22, 36, e 38, apresentaram diferenças significativas dos valores esperados em todos os métodos. Já os locos 3, 11, 13, 16, 19 e 30 apresentaram valores observados próximos dos valores esperados ou sem diferenças significativas, em todos os métodos.

Os locos 4, 22, 36 e 38 que apresentaram frequências alélicas divergentes das esperadas, em todos os métodos de condução de populações, devem estar relacionados positivamente com caracteres de interesse agroeconômicos, visto que os primers que amplificaram essas bandas (locos), se mostraram, na maioria, ligados a QTLs para produção de grãos, reação a mancha angular e oídio, peso de 100 sementes e florescimento (MELO, 2000). Entretanto, os locos que sofreram alterações nas proporções fenotípicas, específicas em cada população, são os mais informativos para se conhecer o potencial de cada método para a liberação da variabilidade. Além disso, nota-se que mesmo nos quatro locos que variaram em todos os métodos, essa variação foi também menos intensa no método de população, especialmente nos locos 22, 36 e 38. (Tabela 4).

Como foi realizado um cruzamento biparental, as frequências alélicas esperadas em F_2 é de 0,5 em todos os 42 locos RAPD. Entretanto, os

procedimentos de condução da população segregante alteraram as proporções fenotípicas em número variável de locos, de 13 (população) a 23 (SSD) (Tabela 8). Na realidade, as alterações ocorreram nas frequências alélicas desses locos e refletiram nas alterações fenotípicas (Tabelas 9 a 13).

Constata-se que as proporções médias de presença e ausência da banda, no geral, se mantiveram, em relação às proporções dos genitores, para todos os métodos de 44,86% do Carioca, 55,14% Flor de Mayo (Tabela 2). Entretanto, observa-se nas Tabelas 9 a 13 que uma considerável quantidade de alelos para a presença de banda (A) alterou de frequência (36,6%) proveniente do genitor Carioca, que é o mais adaptado às condições do Sul de Minas Gerais e também a solos mais ácidos (SINGH, 1992). Porém, 37,8% dos alelos (A) que aumentaram de frequência também vieram do Flor de Mayo, que embora seja o menos adaptado às condições do Sul de Minas Gerais, é um genótipo que mostra alta capacidade de combinação com genótipos adaptados (ABREU, 1997). Esse resultado, sugere que a seleção natural exerceu um efeito importante nas alterações das frequências alélicas, como também constatado por Rodrigues e Santos (2006). Nesse caso, também o genitor Flor de Mayo contribui com alelos favoráveis para maior adaptação.

É necessário lembrar que as populações foram conduzidas até a geração F_4 , quando foram tomadas cerca de 120 progênies nos métodos da população, SSD e genealógico. Número equivalente de progênies foram tomados em F_2 no “bulk” dentro de F_2 e em F_3 no “bulk” dentro de F_3 (RAPOSO, 1999). Esse número de progênie é considerado adequado para amostrar a variabilidade genética de caracteres quantitativos como produtividade de grãos (FERREIRA, 1991; FOUILOX; BANNEROT, 1988). Essas progênies foram avaliadas em $F_{4:5}$ e selecionadas 64, com base na produtividade de grãos, que foram avaliados em $F_{4:6}$. Portanto, houve o efeito dessa seleção artificial, embora branda, em todas as populações.

Tabela 9 Frequências alélicas estimadas e coeficiente de adaptabilidade relativa acumulada de AA (ω_1) e aa (ω_3) no método Genealógico

Locos	Origem		Frequências Alélicas		Coeficiente de adaptabilidade	
	Carioca (C)	Flor de Mayo (F)	A	A	ω_1	ω_3
1	C		0,7783	0,2217	0,168544	0,04322
4	C		0,7171	0,2829	0,155579	0,05618
5	F		0,3703	0,6297	0,073468	0,13829
7	C		0,7171	0,2829	0,155579	0,05618
9	F		0,3370	0,6630	0,064825	0,14694
14	C		0,6972	0,3028	0,151258	0,0605
18	F		0,6972	0,3028	0,151258	0,0605
22	F		0,9764	0,0236	0,207439	0,00432
24	F		0,7171	0,2829	0,155579	0,05618
27	C		0,3042	0,6958	0,056181	0,15558
28	C		0,7783	0,2217	0,168544	0,04322
29	F		0,7373	0,2627	0,159901	0,05186
34	F		0,6580	0,3420	0,142614	0,06915
35	F		0,6580	0,3420	0,142614	0,06915
36	F		0,7577	0,2423	0,164223	0,04754
38	F		0,8853	0,1147	0,190152	0,02161
40	C		0,3206	0,6794	0,060503	0,15126
41	F		0,8203	0,1797	0,177187	0,03457
42	F		0,3042	0,6958	0,056181	0,15558
Correlação (r_{A, ω_1})=			0,9989			
Correlação (r_{a, ω_3})=			0,9989			

Tabela 10 Frequências alélicas estimadas e coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada de AA (ω_1) e aa (ω_3) no método de Populações

Locos	Origem Carioca (C) Flor de Mayo (F)	Frequências Alélicas		Coeficiente de adaptabilidade	
		A	A	ω_1	ω_3
4	C	0,7124	0,2876	0,154558	0,057203
7	C	0,6922	0,3078	0,150158	0,061603
9	F	0,3268	0,6732	0,062153	0,149607
20	C	0,3776	0,6224	0,075354	0,136407
22	F	0,6922	0,3078	0,150158	0,061603
26	F	0,2609	0,7391	0,044552	0,167208
32	C	0,2772	0,7228	0,048952	0,162808
33	F	0,6524	0,3476	0,141357	0,070404
34	F	0,7329	0,2671	0,158958	0,052803
36	F	0,6922	0,3078	0,150158	0,061603
37	C	0,3605	0,6395	0,070954	0,140807
38	F	0,7745	0,2255	0,167758	0,044002
40	C	0,3605	0,6395	0,070954	0,140807
Correlação (r_{A, ω_1})=		0,9997			
Correlação (r_{a, ω_3})=		0,9997			

Tabela 11 Freqüências alélicas estimadas e coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada de AA (ω_1) e aa (ω_3) no método “bulk” dentro de progênies F₂

Locos	Origem		Freqüências Alélicas		Coeficiente de adaptabilidade	
	Carioca (C)	Flor de Mayo (F)	A	A	ω_1	ω_3
	4	C		0,8147	0,1853	0,176054
7	C		0,6479	0,3521	0,140347	0,071413
9	F		0,3681	0,6319	0,072901	0,138859
15	C		0,6128	0,3872	0,132412	0,075381
17	F		0,6479	0,3521	0,140347	0,071413
18	F		0,3835	0,6165	0,076869	0,134892
21	C		0,6303	0,3697	0,13638	0,075381
22	F		0,8541	0,1459	0,183989	0,027772
23	C		0,7201	0,2799	0,156217	0,055544
24	F		0,8741	0,1259	0,187956	0,023804
25	C		0,6657	0,3343	0,144315	0,067446
26	F		0,3375	0,6625	0,064966	0,146794
28	C		0,3681	0,6319	0,072901	0,138859
33	F		0,7386	0,2614	0,160184	0,051576
34	F		0,4949	0,2237	0,168119	0,043642
35	F		0,7573	0,2427	0,164152	0,047609
36	F		0,8147	0,1853	0,176054	0,035707
37	C		0,7201	0,2799	0,156217	0,055544
38	F		0,8343	0,1657	0,180021	0,031739
39	C		0,6479	0,3521	0,140347	0,071413
Correlação (r_{A, ω_1})=			0,9320			
Correlação (r_{a, ω_3})=			0,9987			

Tabela 12 Frequências alélicas estimadas e coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada de AA (ω_1) e aa (ω_3) no método “bulk” dentro de progênies F₃

Locos	Origem Carioca (C) Flor de Mayo (F)	Frequências Alélicas		Coeficiente de adaptabilidade	
		A	A	ω_1	ω_3
1	C	0,3404	0,6596	0,065719	0,146042
4	C	0,7655	0,2345	0,165862	0,045899
12	F	0,2930	0,7070	0,053201	0,15856
15	C	0,7457	0,2543	0,161689	0,050071
17	F	0,6315	0,3685	0,136653	0,075107
22	C	0,8892	0,1108	0,190897	0,020863
23	F	0,6688	0,3312	0,144999	0,066762
24	F	1,0000	0,0000	1,0	0
25	C	0,6688	0,3312	0,144999	0,066762
26	F	0,2012	0,7988	0,028165	0,183595
27	C	0,6315	0,3685	0,136653	0,075107
28	C	0,8679	0,1321	0,186725	0,025036
33	F	0,7068	0,2932	0,153344	0,058417
36	F	0,9326	0,0674	0,199243	0,012518
37	C	0,6688	0,3312	0,144999	0,066762
38	F	0,9326	0,7070	0,199243	0,012518
41	F	0,6877	0,3123	0,149171	0,062589
Correlação (r_{A, ω_1})=		0,5641			
Correlação (r_{a, ω_3})=		0,7843			

Tabela 13 Freqüências alélicas estimadas e coeficientes de adaptabilidade relativa acumulada de AA (ω_1) e aa (ω_3) no método SSD

Locos	Origem	Freqüências Alélicas		Coeficiente de adaptabilidade	
		Carioca (C) Flor de Mayo (F)	A	A	ω_1
1	C	0,6883	0,3117	0,149306	0,062455
2	F	0,3169	0,6831	0,059527	0,152233
4	C	0,7985	0,2015	0,172726	0,039034
7	C	0,6883	0,3117	0,149306	0,062455
10	C	0,6184	0,3816	0,133692	0,078068
14	C	0,6184	0,3816	0,133692	0,078068
15	C	0,3466	0,6534	0,067334	0,144427
20	C	0,3616	0,6384	0,071237	0,140523
22	F	0,8175	0,1825	0,17663	0,035131
23	C	0,7610	0,2390	0,16492	0,046841
24	F	0,3169	0,6831	0,059527	0,152233
27	C	0,7062	0,2938	0,153209	0,058551
28	C	0,6530	0,3470	0,141499	0,070262
29	F	0,3920	0,6080	0,079044	0,132716
31	C	0,6530	0,3470	0,141499	0,070262
32	C	0,7062	0,2938	0,153209	0,058551
35	F	0,7796	0,2204	0,168823	0,042938
36	F	0,8961	0,1039	0,192243	0,019517
38	F	0,9368	0,0632	0,20005	0,01171
39	C	0,6184	0,3816	0,133692	0,078068
40	C	0,3169	0,6831	0,059527	0,152233
41	F	0,7425	0,2575	0,161016	0,050744
42	F	0,6530	0,3470	0,141499	0,070262
Correlação (r_A, ω_1)=		0,9989			
Correlação (r_a, ω_3)=		0,9989			

Assim, o fator que mais contribuiu para diferenciar os métodos de condução da população segregante foi a seleção natural, que teve seu maior efeito no método da população, atuando sobre a totalidade da variação genética desde a geração F_2 , seguido dos métodos “bulk” dentro de progênies F_3 e dentro de progênies F_2 . Nesses dois últimos, a seleção atuou somente dentro das progênies onde a variabilidade genética é menor do que entre elas (RAMALHO; VENCOVSKY, 1978). Finalmente, a seleção natural atuou com menor

intensidade no método genealógico, uma vez que na sua condução são feitas seleções artificiais visuais e portanto, são tomadas as progênes e/ou plantas que podem ter sofrido efeito da seleção natural. No método SSD a seleção natural provavelmente não teve oportunidade de atuar porque foi tomada uma semente de cada planta amostrada na F_2 e também das plantas descendentes até se obter a progênie $F_{4,5}$. Assim, nesses dois últimos métodos as oscilações nas frequências alélicas devem ter tido maior contribuição do acaso, especialmente no genealógico, dada a maior dificuldade de condução do mesmo (RAPOSO, 1999). Entretanto, no SSD, certamente também houve efeito de amostragem em razão de que uma única semente por planta não deve representar os descendentes da mesma (RAPOSO; RAMALHO; ABREU, 2000).

Nesse contexto, as estimativas dos coeficientes acumulados de adaptabilidade para os locos com desvio de segregação em relação ao esperado, não dizem respeito somente ao efeito da seleção natural, especialmente para os métodos genealógico e SSD (Tabelas 9 a 13). As estimativas de adaptabilidade, ω_1 e ω_3 , referem-se, respectivamente, aos genótipos AA e aa, ou mais especificamente às regiões genômicas a eles ligadas. Valores de ω_1 e ω_3 menores do que 1,0 indicam que os respectivos genótipos reduziram de frequência em relação ao Aa (ALLARD; HANSHER, 1964; HEDRICK, 1999). Exceto para o loco A na população conduzida pelo método “bulk” dentro de progênes F_3 , em que o alelo A derivado do genitor Flor de Mayo (Tabela 12) foi fixado, para todos os demais observou-se maior adaptabilidade do Aa. Esse predomínio do heterozigoto é uma forma da população reter variabilidade genética, mesmo em espécies com quase 100% de autofecundação como o feijão (ALLARD; WORKMAN, 1963). Na realidade, a manutenção da heterozigose ocorre até em gerações muito avançadas como F_{24} (RODRIGUES; SANTOS, 2006). Isso explica os ganhos elevados em produtividade de grãos, superiores aos conseguidos com a seleção artificial obtidas de populações conduzidas em

“bulk” em até F_{24} (CORTE, 1999; GONÇALVES, 2000; SILVA, 2003). As estimativas de ω_1 e ω_3 são na realidade funções das frequências alélicas como indicam as correlações das Tabelas (9 a 13).

Na comparação dos métodos de condução da população segregante, um ponto importante é identificar aquele que libera maior variabilidade útil para seleção. As estimativas da herdabilidade no sentido restrito, por loco do marcador, pode auxiliar nessa identificação, um vez que ela indica a parcela da variância fenotípica que é devida à variância genética aditiva (HARDY, 2003). Como a variância fenotípica do marcador é quase 100% genética, isso explica porque os valores de h_F^2 foram elevados (Tabela 14). Nota-se ainda que as h_F^2 são inversamente correlacionadas com as frequências dos alelos dominantes de todos os locos.

Considerando o valor médio de h_F^2 para todos os locos, o método “bulk dentro de F_3 ” possui o menor valor (0,9194) e o método da população o maior valor (0,9460). Médias proporcionais também são observadas para todos os métodos de condução da população, quando se consideram somente os locos com que alteraram as frequências alélicas em relação a 0,5. Nota-se ainda que a variação dos valores de h_F^2 por método de condução da população foi menor para o método da população. De acordo com a expressão da h_F^2 de Hardy (2003), o valor da herdabilidade para a frequência do fenótipo dominante de 0,5625 em F_4 , quando as frequências alélicas são 0,5, corresponde a 0,9492. Portanto, muito próximo do valor médio da h_F^2 para o método da população. Deduz-se assim, que o método da população é o que mostra maior potencial para liberar variabilidade genética.

Esses resultados são semelhantes aos obtidos por Raposo, Ramalho e Abreu (2000) que estimou a h^2 da produção média de grãos das progênies derivadas dos cinco métodos de condução da população segregante, em duas gerações, $F_{4.5}$ e $F_{4.6}$. Ele notou, que também o método da população se destaca

com uma $h^2 = 57,15\%$. Ele considerou ainda que os métodos “bulk” dentro de progênies F_2 ($h^2 = 53,36\%$) e F_3 ($h^2 = 40,64$) e também o SSD ($h^2 = 52,96\%$) foram equivalentes quanto a capacidade de liberação de variação genética. O método genealógico foi o que liberou menor variação da produção de grãos ($h^2 = 34,77\%$). Mais uma vez, nota-se que a seleção natural, que ocorreu principalmente na população conduzida em “bulk”, alterou as frequências alélicas visando maior adaptação, mas também preservou o máximo potencial de liberação de variabilidade. Isto é, manteve as frequências alélicas da maioria dos locos próximas de 0,5.

Embora o maior problema do “bulk” seja as oscilações devido as amostragens de uma geração para a outra, isso parece não ocorrer quando se usa população de pelo menos 2.000 indivíduos por geração, como procedeu Raposo (1999). Já no método genealógico, o grande número de anotações para identificação de progênies e indivíduos dentro de progênies, restringe o tamanho da população. Isso leva a mais oscilações em frequências alélicas aleatórias, principalmente porque as seleções visuais não são eficientes para caracteres quantitativos complexos como a produção de grãos (ABREU, 2010; MORETO et al., 2007; RAPOSO, 1999; SILVA, 2009).

O método SSD ao amostrar uma semente de cada planta para gerar a progênie, também leva a oscilações aleatórias nas frequências alélicas de grande número de locos. Porém, devido a facilidade de condução da população nas gerações segregantes e a preservação da representação das plantas F_2 na progênie, é o mais eficiente (RAPOSO, 1999) e dessa forma preserva também ampla variação genética, embora não permita a atuação da seleção natural (CASTANHEIRA, 2001; FEHR, 1987; RODRIGUES; SANTOS, 2006).

O método de “bulk” dentro de progênies F_2 e F_3 , em função do maior número de avaliações experimentais das progênies durante a condução da população, também restringe o número de progênies. Isso ocasiona também

alterações aleatórias em grande número de locos, embora permita a atuação parcial da seleção natural dentro das progênies, aliado à seleção artificial mais eficiente entre progênies (RAPOSO, 1999).

Tabela 14 Estimativas de herdabilidade no sentido restrito (h_r^2), por loco RAPD e frequência do alelo A nos diferentes métodos de condução da população segregante e correlação (r) dos valores de h_r^2 e as frequências dos alelos dominantes do marcador r_{A, h_r^2} . (Valores em negrito correspondem a locos com alterações significativas das frequências alélicas)

Locos	MÉTODO									
	GENEALÓGICO		POPULAÇÃO		“BULK” F ₂		“BULK” F ₃		SSD	
	(h_r^2)	(A)	(h_r^2)	(A)	(h_r^2)	(A)	(h_r^2)	(A)	(h_r^2)	(A)
1	0,8537	0,7783	0,9295	0,5565	0,9278	0,5614	1,0052	0,3404	0,8841	0,6883
2	0,9523	0,4911	0,9921	0,3776	0,9566	0,4786	0,9162	0,5949	1,0136	0,3169
3	0,9828	0,4041	0,9488	0,5011	0,9336	0,5446	0,9347	0,5414	0,9314	0,5511
4	0,8743	0,7171	0,8759	0,7124	0,8415	0,8147	0,8580	0,7655	0,8469	0,7985
5	0,9947	0,3703	0,9614	0,4651	0,9100	0,6128	0,9707	0,4384	0,9256	0,5677
6	0,9888	0,3871	0,9230	0,5753	0,9790	0,4147	0,9529	0,4893	0,9371	0,5346
7	0,8743	0,7171	0,8828	0,6922	0,8979	0,6479	0,9099	0,6131	0,8841	0,6883
8	0,9828	0,4041	0,9360	0,5379	0,9509	0,4949	0,9099	0,6131	0,9371	0,5346
9	1,0064	0,3370	1,0100	0,3268	0,9955	0,3681	0,9881	0,3889	0,9314	0,5511
10	0,9768	0,4212	0,9360	0,5379	0,9219	0,5784	0,9408	0,5238	0,9080	0,6184
11	0,9585	0,4734	0,9614	0,4651	0,9623	0,4624	0,9648	0,4552	0,9428	0,5182
12	0,9888	0,3871	0,9551	0,4830	0,9336	0,5446	1,0220	0,2930	0,9371	0,5346
13	0,9523	0,4911	0,9551	0,4830	0,9394	0,5279	0,9162	0,5949	0,9484	0,5020
14	0,8811	0,6972	0,9861	0,3948	0,9278	0,5614	0,9469	0,5065	0,9080	0,6184
15	0,9206	0,5820	0,9614	0,4651	0,9100	0,6128	0,8646	0,7457	1,0030	0,3466
16	0,9460	0,5089	0,9800	0,4122	0,9100	0,6128	0,9224	0,5769	0,9371	0,5346
17	0,9768	0,4212	0,9164	0,5943	0,8979	0,6479	0,9036	0,6315	0,9139	0,6014
18	0,8811	0,6972	0,9488	0,5011	0,9900	0,3835	0,9286	0,5591	0,9707	0,4384
19	0,9523	0,4911	0,9295	0,5565	0,9160	0,5955	0,9881	0,3889	0,9314	0,5511
20	0,9707	0,4384	0,9921	0,3776	0,9679	0,4464	0,9766	0,4218	0,9977	0,3616
21	0,9397	0,5270	0,9424	0,5194	0,9040	0,6303	0,9347	0,5414	0,9541	0,4859

Tabela 14, continuação

Locos	MÉTODO									
	GENEALÓGICO		POPULAÇÃO		“BULK” F ₂		“BULK” F ₃		SSD	
	(\hat{h}_F^2)	(A)	(\hat{h}_F^2)	(A)	(\hat{h}_F^2)	(A)	(\hat{h}_F^2)	(A)	(\hat{h}_F^2)	(A)
22	0,7889	0,9764	0,8828	0,6922	0,8285	0,8541	0,8170	0,8892	0,8406	0,8175
23	0,9334	0,5452	0,9031	0,6328	0,8733	0,7201	0,8908	0,6688	0,8595	0,7610
24	0,8743	0,7171	0,9098	0,6134	0,8219	0,8741	0,7814	1,0000	1,0136	0,3169
25	0,9768	0,4212	0,9424	0,5194	0,8918	0,6657	0,8908	0,6688	0,9256	0,5677
26	0,9646	0,4558	1,0333	0,2609	1,0062	0,3375	1,0545	0,2012	0,9484	0,5020
27	1,0180	0,3042	0,9488	0,5011	0,9566	0,4786	0,9036	0,6315	0,8780	0,7062
28	0,8537	0,7783	0,9098	0,6134	0,9955	0,3681	0,8240	0,8679	0,8962	0,6530
29	0,8675	0,7373	0,9676	0,4473	0,9846	0,3991	0,9224	0,5769	0,9870	0,3920
30	0,9585	0,4734	0,9098	0,6134	0,9452	0,5113	0,9224	0,5769	0,9484	0,5020
31	0,9888	0,3871	0,9921	0,3776	0,9394	0,5279	0,9589	0,4722	0,8962	0,6530
32	0,9707	0,4384	1,0276	0,2772	0,9679	0,4464	0,9347	0,5414	0,8780	0,7062
33	0,9076	0,6197	0,8964	0,6524	0,8670	0,7386	0,8778	0,7068	0,9428	0,5182
34	0,8944	0,6580	0,8690	0,7329	0,8544	0,7763	0,9347	0,5414	0,9198	0,5844
35	0,8944	0,6580	0,9614	0,4651	0,8607	0,7573	0,9099	0,6131	0,8532	0,7796
36	0,8606	0,7577	0,8828	0,6922	0,8415	0,8147	0,8029	0,9326	0,8147	0,8961
37	0,9646	0,4558	0,9981	0,3605	0,8733	0,7201	0,8908	0,6688	0,9256	0,5677
38	0,8182	0,8853	0,8549	0,7745	0,8350	0,8343	0,8029	0,9326	0,8015	0,9368
39	0,9270	0,5635	0,9614	0,4651	0,8979	0,6479	0,9162	0,5949	0,9080	0,6184
40	1,0122	0,3206	0,9981	0,3605	0,9336	0,5446	0,9589	0,4722	1,0136	0,3169
41	0,8397	0,8203	0,9676	0,4473	0,9394	0,5279	0,8843	0,6877	0,8657	0,7425
42	1,0180	0,3042	0,9921	0,3776	0,9509	0,4949	0,9824	0,4053	0,8962	0,6530
MÉDIA h^2	0,9330		0,9460		0,9200		0,9194		0,9204	
$s_{h_F^2}$	0,0035		0,0019		0,0024		0,0034		0,0121	
(r_{h_i, h_F^2})	-0,99992		0,99997		0,99995		0,9999		0,99991	
MÉDIA h^2 (*)	0,9003		0,9388		0,8994		0,8867		0,9064	

4 CONCLUSÃO

- a) As populações conduzidas pelos diferentes métodos provocaram alterações particulares nas frequências alélicas de parte dos locos RAPD, devido principalmente à seleção natural (“bulk”, “bulk” dentro de F_2 e “bulk” dentro de F_3), às alterações aleatórias (genealógico, SSD, “bulk” dentro de F_2 e “bulk” dentro de F_3) e seleção artificial (genealógico, “bulk” dentro de F_2 e “bulk” dentro de F_3)
- b) A seleção natural altera as frequências alélicas para maior adaptação, porém sempre preservando o potencial da população para liberar o máximo de variabilidade genética, como ocorreu no método do “bulk”.

REFERÊNCIAS

- ABREU, A. de F. B. **Predição de potencial genético de populações segregante do feijoeiro, utilizando genitores inter-raciais.** 1997. 79 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1997.
- ABREU, G. B. **Estratégias visando a melhoria da seleção massal.** 2010. 105 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2010.
- ALLARD, R. W.; HANSCH, P. E. Some parameters of population variability and their implications in plant breeding. **Advances in Agronomy**, New York, v. 16, p. 281-325, 1964.
- ALLARD, R. W.; JAIN, S. K.; WORKMAN, P. L. The genetics of in breeding populations. **Advances in Genetics**, New York, v. 14, p. 55-131, 1968.
- ALLARD, R. W.; WORKMAN, P. L. Population studies in predominantly self-pollinated species: IV., seasonal fluctuations in estimated of genetic parameters in lima bean populations. **Evolution**, Washington, v. 17, n. 4, p. 470-480, 1963.
- CASTANHEIRA, A. L. M. **Marcadores RAPD na avaliação do potencial de métodos de condução de população segregante de feijão.** 2001. 76 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001.
- CORTE, H. R. **Comportamento de populações segregantes de feijão, avançadas pelo método do “bulk”, por dezessete gerações.** 1999. 95 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.
- FEHR, W. R. **Principles of cultivar development.** New York: Macmillan, 1987. 536 p.
- FOUILLOUX, G.; BANNEROT, H. Selection methods in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resources of *Phaseolus vulgaris* beans.** Dordrecht: Kluwer Academic, 1988. p. 215-241.

GONÇALVES, F. M. A. **Seleção natural em populações segregantes do feijoeiro**. 2000. 98 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

HARDY, O. J. Estimation of pairwise relatedness between individuals and characterization of isolation-by-distance processes using dominant genetic markers. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 12, n. 6, p. 1577-1588, June 2003.

HEDRICK, P. W. **Genetics of populations**. Sudbary: Jones & Bartlett, 1999. 553 p.

JUNQUEIRA NETO, A.; LASMAR FILHO, J. Taxa de alogamia do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) em Lavras, Minas Gerais. **Agros**, Lavras, v. 1, n. 1, p. 19-21, jan. 1971.

MARQUES JÚNIOR, O. G.; RAMALHO, M. A. P. Determinação da taxa de fecundação cruzada de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) nas diferentes épocas de semeadura em Lavras, MG. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 19, n. 3, p. 339-341, 1995.

MELO, L. C. **Mapeamento de QTLs em feijoeiro, por meio de marcadores RAPD, em diferentes ambientes**. 2000. 148 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2000.

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; FERREIRA, D. F. Mapeamento de QTLs para florescimento do feijoeiro com marcadores RAPD em diferentes ambientes. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 26, n. 4, p. 768-779, jul./ago. 2002.

_____. QTLs mapping for common bean grain yield in different environment. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 4, n. 2, p. 135-144, Apr. 2004.

MENEZES JÚNIOR, J. A. N. de; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Seleção recorrente para três caracteres do feijoeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 67, n. 4, p. 833-838, 2008.

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

ORTEGA, V. S. Polinizacón cruzada natural de la caraota (*P. vulgaris* L.) en Venezuela. **Agromonia Tropical**, Maracay, v. 24, n. 3, p. 227-232, 1974.

PEREIRA FILHO, T. A.; CAVARANI, C. Taxa de hibridação natural do feijoeiro comum em Patos de Minas, Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 19, n. 9, p. 1181-1183, set. 1984.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, P. S. J. dos. Interação genótipos x épocas de semeadura, anos e locais na avaliação de cultivares de feijão nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 22, n. 2, p. 301-307, abr./jun. 1998.

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

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

RAPOSO, F. V. **Comparação de métodos de condução de populações segregantes de feijoeiro**. 1999. 72 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1999.

RAPOSO, F. V.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Comparação de métodos de condução de populações segregantes do feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 10, p. 1991-1997, out. 2000.

RODRIGUES, T. B.; SANTOS, J. B. Effect of natural selection on common bean (*Phaseolus vulgaris*) microsatellite alleles. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 29, n. 2, p. 345-352, Apr. 2006.

SILVA, G. S. da. **Progresso e variabilidade genética com a seleção recorrente para produtividade de grãos no feijoeiro**. 2009. 58 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

SILVA, N. O. **Seleção natural e a decisão do melhorista sobre o melhor momento de abrir o “bulk” na cultura do feijoeiro**. 2003. 56 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2003.

SINGH, S. P. Common bean improvement in the traces. **Plant Breeding Reviews**, New York, v. 10, n. 1, p. 199-219, 1992.

WILLIAMS, P. E. V.; TAIT, C. A. G.; INNES, G. M. Effects of the inclusion of yeast culture (*Saccharomyces cerevisiae* plus growth medium) in the diet of dairy cows on milk yield and forage degradation and fermentation patterns in the rumen of steers. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 69, n. 7, p. 3016-3026, Sept. 1991.

ANEXOS

Tabela 1A Matriz de 0 a 1 obtidas pelo padrão de bandas das progênies do método genealógico (CASTANHEIRA, 2001). Locus (L) na horizontal x Progênies (P) na vertical

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
CA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	
FM	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
2	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	
3	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
4	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
5	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1
6	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	
7	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0
8	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	
9	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
10	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	
11	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
12	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
13	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	
14	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
15	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	
16	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	
17	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	
19	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
20	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
21	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
23	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
24	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	
26	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	
27	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	

Tabela 1A, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42		
28	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1		
29	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
30	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
31	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0		
32	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
33	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1		
34	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
35	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
37	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	
40	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
41	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1		
42	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
43	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
44	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0		
45	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
47	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1		
48	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1		
49	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1		
51	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
52	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	
53	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
54	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
55	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
56	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	
57	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
58	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
59	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
60	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	

Tabela 1A, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
61	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	
62	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
63	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
64	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0

Tabela 1B Matriz de 0 a 1 obtidas pelo padrão de bandas das progênes do método da população (CASTANHEIRA, 2001). Locos (L) na horizontal x Progênes (P) na vertical

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42			
CA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0			
FM	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1			
01	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1			
02	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0			
03	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0			
04	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0			
05	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1			
07	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1			
08	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1		
09	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1			
10	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0			
11	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0		
12	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0			
13	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1		
14	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1		
16	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1		
18	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
20	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	
22	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	
23	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0		
24	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	
25	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	
26	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	
27	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
28	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	
30	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	
34	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	

Tabela 1B, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42			
35	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0			
36	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0		
37	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1		
38	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1		
39	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0		
41	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1		
42	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1		
43	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1		
44	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0		
45	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1			
46	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0		
47	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
48	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
49	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0		
50	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1		
51	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1		
52	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	
53	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
54	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	
55	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	
56	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
57	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0
58	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
59	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	
60	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	
61	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	
62	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	
63	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	
64	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1

Tabela 1C Matriz de 0 a 1 obtidas pelo padrão de bandas das progênies do método “bulk” dentro de progênies F2 (CASTANHEIRA, 2001). Locos (L) na horizontal x Progênies (P) na vertical

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42				
CA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0				
FM	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1		
01	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0		
02	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
03	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	
05	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
06	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	
07	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0		
08	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
09	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	
10	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
11	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
12	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
13	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	
14	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
15	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
17	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
18	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	
19	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
20	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
21	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
22	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
23	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	
24	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
25	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
26	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
27	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	

Tabela 1C, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42		
28	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0		
29	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
30	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	
31	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
32	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	
34	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	
35	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
36	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
37	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
38	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0		
39	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
40	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
41	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	
42	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1		
43	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
44	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0		
45	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
47	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
48	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
49	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
50	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	
51	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
52	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
53	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
54	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1		
55	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
56	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
57	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
58	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Tabela 1C, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42			
59	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0			
60	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0		
61	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0		
62	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1			
63	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1		
64	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1

Tabela 1D Matriz de 0 a 1 obtidas pelo padrão de bandas das progênies do método “bulk” dentro de progênies F3 (CASTANHEIRA, 2001). Locos (L) na horizontal x Progênies (P) na vertical

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42				
CA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0				
FM	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1			
01	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1			
02	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1			
03	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1			
04	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		
05	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1			
06	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	
07	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
08	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1		
09	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
10	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1		
11	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
12	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	
13	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
14	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
15	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
16	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1
17	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0		
19	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	
22	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0		
23	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
25	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	
26	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
27	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	
28	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	
29	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	

Tabela 1D, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42		
30	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
31	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0		
32	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
33	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0		
34	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
35	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	
36	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0		
37	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0		
38	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
39	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
40	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	
41	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	
42	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
43	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
44	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
45	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
46	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	
48	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
49	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
50	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1		
51	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	
52	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	
53	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
54	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	
55	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	
56	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0		
57	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	
58	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
59	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1

Tabela 1D, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
61	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
62	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	
63	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0

ANEXO 1E Matriz de 0 a 1 obtidas pelo padrão de bandas das progênes do método da SSD (CASTANHEIRA, 2001). Locos (L) na horizontal x Progênes (P) na vertical

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42			
CA	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0			
FM	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1			
01	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1			
02	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1		
03	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1		
04	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0			
05	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1		
06	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
08	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1			
09	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1			
10	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1		
11	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1		
12	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0		
13	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1		
14	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	
15	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0		
16	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0		
17	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	
18	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
20	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
21	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0		
22	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0		
23	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
24	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1		
25	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	
26	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1		
27	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0		
28	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1

Tabela 1E, continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
29	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	
30	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
31	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0
32	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	
33	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
34	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1
35	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	
36	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	
37	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	
38	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	
39	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1		
40	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	
41	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	
42	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
43	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	
44	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
45	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	
46	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1
47	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
48	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
49	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	
50	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
51	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
52	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1
53	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	
54	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
55	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	
56	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	
57	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1

Tabela 1E₂ continuação

P/L	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	
58	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	
59	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0
60	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0
61	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	
62	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	
63	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	
64	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0