

**MAPEAMENTO DE QTLs PARA
CARACTERES DO FEIJOEIRO POR MEIO
DE MICROSSATÉLITES**

FLAVIA FRANÇA TEIXEIRA

2004

FLAVIA FRANÇA TEIXEIRA

**MAPEAMENTO DE QTLs PARA CARACTERES DO FEIJOEIRO POR
MEIO DE MICROSSATÉLITES**

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

Orientador
Prof. Dr. João Bosco dos Santos

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
2004

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

Teixeira, Flavia França

Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de
microsatélites / Flavia França Teixeira. -- Lavras: UFLA, 2004.

189 p. : il.

Orientador: João Bosco dos Santos.

Tese (Doutorado) – UFLA.

Bibliografia.

1. Feijao. 2. Microsatélite. 3. Cruzamento. 4. Seleção.
5. Melhoramento genético vegetal. 6. Marcador molecular. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-635.65223

FLAVIA FRANÇA TEIXEIRA

**MAPEAMENTO DE QTLS PARA CARACTERES DO FEIJOEIRO POR
MEIO DE MICROSSATÉLITES**

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

APROVADA em 13 de dezembro de 2004.

Prof^ª. Dr^ª. Cláudia Teixeira Guimarães - Embrapa Milho e Sorgo

Prof. Dr. Eduardo Bearzoti - UFLA

Prof. Dr. Leonardo Cunha Melo - Embrapa Arroz e Feijão

Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho - UFLA

Prof. Dr. João Bosco dos Santos
UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL

DEDICO

À minha família que me acompanhou em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

À minha família, pela compreensão e paciência.

À Universidade Federal de Lavras, pela qualidade de ensino e oportunidade do curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio e suporte financeiro para a realização do curso.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, pelo apoio, pela liberação para a conclusão do curso, pelos experimentos conduzidos e pela utilização do laboratório.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais e sua equipe de Lambari pela condução dos experimentos.

Ao Departamento de Biologia, seus professores e funcionários pela amizade, incentivo e ensinamento.

Aos colegas da Embrapa Milho e Sorgo, pela paciência, sugestões, incentivo e amizade.

Aos colegas do Laboratório de Genética Molecular e do GEN, pelo companheirismo.

Aos membros da banca examinadora da tese, pela contribuição para o aprimoramento do trabalho e pela amizade.

Ao Professor João Bosco, pela orientação, amizade, ensinamento, compreensão e pela confiança na conclusão do meu curso.

Ao Professor Magno, por todos esses anos de orientação, pela amizade e pelo excelente exemplo de Professor e Pesquisador.

Ao Dr. Antonio Carlos pela orientação nas análises estatísticas.

Ao Dr. Israel pelo auxílio na condução e avaliação dos experimentos em Sete Lagoas.

À Dra. Cláudia pela orientação nas análises de QTL.

Ao Lamartine, Wanderson, Ubiraci e Miguel, pelo valioso auxílio no laboratório.

À Cintia, Mariana, Silvia e ao Leo, pela hospitalidade e amizade.

Aos melhoristas da Embrapa Milho e Sorgo, pela forma atenciosa que me receberam na equipe e por me incentivarem a concluir o curso.

Aos grandes amigos e colegas Ângela, Beth, Cíntia, Dea, Heitor, Isabel, LÍlian, Ramiro e Xavier por fazerem com que os locais onde trabalhei fossem de completa amizade e confiança.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL	i
GENERAL ABSTRACT	iii
CAPÍTULO I	1
1 INTRODUÇÃO GERAL	2
2 REFERENCIAL TEÓRICO	3
2.1 Controle genético de caracteres no feijoeiro.....	3
2.2 Marcadores moleculares e sua aplicação no melhoramento de plantas	8
2.3 Marcadores microssatélites.....	11
2.4 Eficiência da seleção assistida por marcadores moleculares	14
2.5 Interação genótipos por ambientes.....	18
2.6 Mapeamento e identificação de QTLs	20
2.7 Mapeamento e identificação de QTLs em feijoeiro.....	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
CAPÍTULO II - ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS DE CARACTERES AGRONÔMICOS DO FEJJOEIRO EM FAMÍLIAS DO CRUZAMENTO JALO EEP 558 X SMALL WHITE	59
RESUMO	60
ABSTRACT	61
1 INTRODUÇÃO	62
2 MATERIAL E MÉTODOS	64
2.1 Material genético	64
2.2 Avaliações fenotípicas e estimação de parâmetros genéticos.....	64
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	73
3.1 Peso de 100 sementes	73
3.2 Porte da planta	80
3.3 Produtividade de grãos.....	85
3.4 Reação ao oídio.....	90

3.5 Reação à mancha angular.....	92
3.6 Associação entre caracteres	96
4 CONCLUSÕES.....	97
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	98
CAPÍTULO III - MAPEAMENTO DE QTLs PARA CARACTERES DO FEIJOEIRO USANDO MARCADORES MICROSSATÉLITES	100
RESUMO.....	101
ABSTRACT.....	102
1 INTRODUÇÃO.....	103
2 MATERIAL E MÉTODOS	105
2.1 Genotipagem.....	105
2.2 Construção do mapa genético	106
2.3 Mapeamento de QTLs	107
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	109
3.1 Mapa de ligação	109
3.2 Identificação de QTLs	115
3.2.1 Identificação de QTLs para peso de 100 sementes.....	116
3.2.1.1 Método da regressão múltipla.....	116
3.2.1.2 Método do mapeamento por intervalo composto.....	118
3.2.1.3 Considerações finais sobre o peso de 100 sementes.....	120
3.2.2 Identificação de QTLs para porte da planta.....	122
3.2.2.1 Método da regressão múltipla.....	122
3.2.2.2 Método do mapeamento por intervalo composto.....	123
3.2.2.3 Considerações finais sobre porte da planta.....	124
3.2.3 Identificação de QTLs para produtividade de grãos	125
3.2.3.1 Método da regressão múltipla.....	125
3.2.3.2 Método do mapeamento por intervalo composto.....	126
3.2.3.3 Considerações finais sobre produtividade de grãos	127
3.2.4 Identificação de QTLs para reação ao oídio	128
3.2.4.1 Método da regressão múltipla.....	128
3.2.4.2 Método do mapeamento por intervalo composto.....	129
3.2.5 Identificação de QTLs para reação à mancha angular	129
3.2.5.1 Método da regressão múltipla.....	129
3.2.5.2 Método do mapeamento por intervalo composto.....	131

3.2.5.3 Considerações finais sobre reação à mancha angular	133
3.2.6 Considerações sobre as análises de QTL	134
4 CONCLUSÕES	135
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	136
ANEXOS	139

RESUMO GERAL

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de microssatélites**. 2004. 189 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.¹

A identificação de QTLs é o passo inicial para aplicação da seleção assistida por marcadores moleculares em programas de melhoramento. O feijoeiro conta com mapa molecular de boa saturação, QTLs identificados e marcadores SSR. Porém, esses marcadores foram disponibilizados para o feijoeiro recentemente e por essa razão, até o momento, poucos QTLs foram associados aos marcadores SSR. O objetivo desse trabalho foi avaliar, em diversas condições ambientais no Estado de Minas Gerais, famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White quanto ao peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos, reação à mancha angular e ao oídio, estimar parâmetros genéticos, mapear e identificar QTLs para esses caracteres usando marcadores SSR. Com os resultados dessas avaliações foi possível inferir que as famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White apresentaram diferenças significativas para os caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação ao oídio e à mancha angular e porte da planta. Sendo que os genitores foram altamente divergentes para o peso de 100 sementes e para reação à mancha angular sendo obtidas elevadas estimativas de herdabilidade para esses caracteres, o que mostrou o potencial da seleção fenotípica. O efeito do ambiente mostrou influenciar a expressão dos caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta, assim como a interação genótipos por ambientes, exceto para o porte onde não foi encontrado o efeito dessa interação. A decomposição da interação genótipos por ambientes mostrou o predomínio da porção complexa da interação para todos esses caracteres, embora no caso do peso de 100 sementes e da reação à mancha angular tenham sido obtidas estimativas das correlações de Pearson e Spearman com valores intermediários. A reação à mancha angular foi inversamente correlacionada com o peso de 100 sementes e diretamente correlacionada com o porte da planta. Empregando-se $LOD = 3,90$ e a função de Kosambi foi obtido um mapa com 400,1 cM com 24 marcadores, dispostos em oito grupos de ligação com comprimento médio de 50,01 cM e com distância média entre marcadores de 25,01 cM. Foram identificados QTLs associados ao

¹ Comitê Orientador: João Bosco dos Santos – UFLA (Orientador).

peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta. Sendo os mais estáveis e associados a maiores percentuais da variação fenotípica foram os QTLs envolvidos na expressão do peso de 100 sementes e na reação à mancha angular. Destacam-se os marcadores: BM152 e BM210, associados ao peso de 100 sementes; X80051 associado à produtividade de grãos e; BM210 e BM146 associados à reação à mancha angular.

GENERAL ABSTRACT

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapping of QTLs for common bean traits using microsatelites markers.** 2004. 189 p. Thesis (Doctorate in Genetics and Plant Breeding) - Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.¹

The identification of QTLs is the initial step in the application of the selection assisted by molecular markers in breeding programs. The common bean counts on molecular map with good saturation, QTLs identified and SSR markers. However until the moment, there is few QTLs linked to SSR markers, therefore the identification of these markers for the common bean is recent. The objective of this work was to evaluate, in diverse environments of Minas Gerais State, segregating families derived from the cross of Jalo EEP 558 and Small White lines, by 100-seed weight, plant architecture, grain yield, reaction of angular leaf spot and oidium, and estimate genetic parameters, mapping and identifying QTLs for these characters using SSR markers. It was possible to infer that the segregating families presented significant differences for all characters, and the genitors were highly divergent for 100-seed weight and angular leaf spot reaction. High heritability estimates were obtained for 100-seed weight and angular leaf spot reaction. The effect of the environment influenced the expression of the characters, as well as of the genotype x environments interaction, except for the plant architecture. The decomposition of the genotype x environments interaction showed the predominance of the complex portion for all characters. In the case of 100-seed weight and the angular leaf spot reaction estimates of Pearson and Spearman correlations were of moderate values. Reaction to angular leaf spot showed negative correlation with 100-seed weight and positive correlation with plant architecture. Using LOD score of 3.90 and the Kosambi function a map with 400,01 cM counted on 24 markers placed on eight linkage groups with average length of 50.01 cM and 25,01 cM of average distance between markers. Using the methods of the multiple linear regression through the stepwise procedure and the mapping for composed interval, it was possible to associate SSR markers to QTLs for the averages of 100-seed weight, plant architecture, grain yield and angular leaf spot reaction. The QTLs more steady and associated to high proportion of genetic variance were detected for 100-seed weight and angular leaf spot reaction. The markers BM152 and BM210 are distinguished for had been associated to the QTLs for 100-seed

¹ Guidance Committee: João Bosco dos Santos - UFLA (Major Professor).

weight, the X80051 marker was associated to the grain yield and the markers BM210 and BM146 were associated to angular leaf spot reaction.

CAPÍTULO I

1 INTRODUÇÃO GERAL

Diversos estudos já foram conduzidos visando a elucidação do controle genético de caracteres de importância agrônômica do feijoeiro. A seleção praticada pelos melhoristas visa a obtenção de genótipos superiores e quando são enfocados caracteres quantitativos, o ganho em cada ciclo de seleção é pequeno. Isso ocorre devido à dificuldade de se selecionar indivíduos geneticamente superiores com base na manifestação fenotípica quando se tem grande número de genes segregantes e baixa herdabilidade. O emprego dos marcadores moleculares no estudo do controle genético de caracteres de herança quantitativa visa fornecer uma ferramenta alternativa para a seleção de indivíduos superiores. Os marcadores são usados para a identificação de regiões genômicas associadas aos caracteres quantitativos, conhecidos como QTLs. Dentre os marcadores baseados em PCR (*Polimerase Chain Reaction*), os microssatélites são vantajosos, por aliarem baixos custos ao alto polimorfismo e pela repetibilidade dos resultados. O objetivo desse trabalho foi mapear o genoma do feijoeiro utilizando marcadores microssatélites e identificar QTLs que controlam o peso de 100 sementes, a produtividade de grãos por planta e a reação à mancha angular e ao oídio, visando fornecer informações sobre o controle genético dessas características.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Controle genético de caracteres no feijoeiro

A maioria dos caracteres de importância agrônômica no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), tais como: porte e ciclo da planta, produtividade de grãos e seus componentes primários e reação a patógenos têm herança quantitativa. Isso se deve ao controle poligênico da expressão desses caracteres e/ou à acentuada influência ambiental. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos para essas características já foram obtidas. Por outro lado, em função da grande diversidade da cultura e de suas condições de cultivo, é possível detectar a carência de informações e a necessidade de se conduzir estudos visando ampliar os conhecimentos sobre estes parâmetros (Ramalho et al., 1993).

Algumas estimativas de herdabilidade para produtividade de grãos e seus componentes primários, ou seja, número de vagens por planta, número de sementes por vagem e peso de 100 sementes, foram apresentadas por Ramalho et al. (1993) (Tabela 1). Vale ressaltar que a herdabilidade pode ser estimada no sentido amplo, onde é considerada a variância genética total, e no sentido restrito, quando se considera apenas a porção aditiva da variância genética. Outro aspecto destacado pelos autores refere-se às estimativas de herdabilidade no sentido amplo em que foram utilizadas linhagens em estado avançado de endogamia, por essa razão a variância genética é toda aditiva e, assim, essas estimativas equivalem à herdabilidade no sentido restrito.

TABELA 1. Estimativas de herdabilidade (%) nos sentidos amplo (h^2_a) e restrito (h^2_r) para produtividade de grãos (PG), número de vagens por plantas (NV), número de sementes por vagens (NS) e peso da semente (PS) obtidas por diferentes métodos, populações, locais e anos (modificado de Ramalho et al., 1993).

Método Utilizado	h^2_a (%)				h^2_r (%)				Fonte
	PG	NV	NS	PS	PG	NV	NS	PS	
Progênies F ₅	17-56	65-66	41-47	51-73	-	-	-	-	Camacho et al. (1965)
Regressão F ₂ , F ₃	11	8	3	3	-	-	-	-	Coyne (1968)
Linhagens	60	88	66	94	-	-	-	-	Aggarwal & Singh (1973)
Dialélico	-	-	-	-	1	12	-	58	Chung & Stevenson (1973)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	25-30	32-42	73-76	64-81	Paniagua e Pinchinat (1976)
Dialélico	-	-	90	-	-	-	-	-	Tonguthaisri (1980)
Progênies F ₄ , RC ₁₁ , RC ₂₁	34	43	64	-	-	-	-	-	Davis & Evans (1977)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	-	-	-	86	Motto et al. (1978)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	-	29	38-42	33-37	Safari (1978)
Linhagens	4-46	22-36	11-44	-	-	-	-	-	Ramalho et al. (1979a)
Linhagens	28-45	32-48	44-55	29-62	-	-	-	-	Ramalho et al. (1979b)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	-	-	-	17-54	Reis et al. (1981)
Dialélico	46	87	84	99	24	80	80	98	Santos et al. (1985)
Dialélico	71	85	73	98	52	73	54	94	Santos et al. (1985)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	60	62	68	13	Santos et al. (1986)

“...continua...”

“TABELA 1. Continuação ...”

Método Utilizado	h^2_a (%)				h^2_r (%)				Fonte
	PG	NV	NS	PS	PG	NV	NS	PS	
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	23	86	81	99	-	-	-	-	Zimmermann et al. (1984)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	21	63	90	97	-	-	-	-	Zimmermann et al. (1984)
Dialélico	-	-	-	-	21	20	55	74	Nienhuis & Singh (1988)
Regressão F ₂ /F ₃	29	-	-	61	-	-	-	-	Singh et al. (1990)
P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁₁ , RC ₂₁	-	-	-	-	-	-	-	65,4	Mesquita (1989)
F ₂ , F ₃ , F ₄ , F ₅	13-74	-	-	27-88	-	-	-	-	Collicchio (1995)
S ₂ a S ₄	10,6-45,3	-	-	-	-	-	-	-	Gonçalves (1995)
F ₂ a F ₅	-	0,4-29,0	5,9-91,1	-	-	-	-	-	Souza (1993)
F ₂ , F ₃	-	-	-	42,2-91,6	-	-	-	-	Mendonça (2001)
F _{5:7}	18,5-52,4	-	-	-	-	-	-	-	Abreu (1997)
Linhagens Recombinantes	24,8-50,3	-	-	54,0-88,7	-	-	-	-	Melo (2000)

A grande variação nas estimativas apresentadas na Tabela 1 se deve às diferenças entre as condições ambientais, aos métodos e aos genitores empregados. As estimativas da herdabilidade no sentido amplo para produtividade de grãos variaram de 4 a 71 %, enquanto para seus componentes primários a variação foi: de 0,4 a 88 % para número de vagens por planta, de 3 a 90 % para número de sementes por vagem, e de 3 a 99 % para peso de 100 sementes. A herdabilidade no sentido restrito também apresentou grande espectro de variação; para produtividade de grãos foram obtidas estimativas de 1 a 60 % e, para seus componentes primários, variações de: 12 a 80 % para número de vagens por planta; de 38 a 80 % para número de sementes por vagem; e de 13 a 98 % para peso de 100 sementes. Mesmo observando variação nos parâmetros genéticos em todos os caracteres correlacionados com a produtividade, é notória a tendência de haver menores estimativas de herdabilidade para produtividade de grãos em relação às obtidas para seus componentes primários, indicando assim a dificuldade de seleção para produtividade de grãos.

Dentre os componentes primários da produtividade, o peso de 100 sementes tem maior potencial de utilização no processo seletivo. Isso se deve às suas altas estimativas de correlação genética com a produtividade de grãos e à elevada herdabilidade. As correlações entre o número de sementes por vagem e o peso de sementes, e produtividade de grãos, relatados por Ramalho et al. (1993), mostram ampla variação, embora Collicchio et al. (1997) relataram que na maioria dos casos essas correlações assumiram valores positivos e altos. Gonçalves et al. (2003) usaram dezesseis linhagens avançadas e variedades comerciais para correlacionar a produtividade de grãos do feijoeiro aos seus componentes primários, sendo encontrado a maior correlação entre a produtividade de grãos com o número de vagens. Os autores recomendam o uso

do peso de 100 sementes para o incremento da produtividade de grãos em programas de melhoramento devido ao coeficiente de trilha.

Os caracteres relacionados à produtividade de grãos foram os mais estudados em relação à herança. Porém, já foram obtidas estimativas de parâmetros genéticos de outros caracteres de importância agrônômica, como por exemplo, o porte da planta, a reação a patógenos, o número de dias para florescimento e o teor protéico (Ramalho et al., 1993).

O porte da planta é um caráter complexo, pois envolve não apenas o hábito de crescimento, mas também o número de ramos, o comprimento, o diâmetro de internódios e o ângulo de inserção dos ramos. O hábito de crescimento do feijoeiro pode ser determinado ou indeterminado, sendo sua herança monogênica com dominância do alelo que condiciona o hábito indeterminado. Nesse caso, o porte da planta é determinado pelo número e comprimento de internódios e diâmetro da haste (Ramalho et al., 1993). Teixeira (1997) estudou a herança do porte e de seus componentes com base em plantas individuais e em famílias, concluindo que o comprimento de internódios apresentou predominância do efeito aditivo, enquanto o grau de ramificação apresentou, além do efeito aditivo, interação epistática do tipo aditivo x aditivo. Já o diâmetro de internódios apresentou efeitos aditivo e dominante, e também interação epistática do tipo dominante x dominante. As herdabilidades estimadas com base em plantas individuais foram baixas e associadas a altos coeficientes de variação enquanto, na avaliação de famílias, os valores estimados para as herdabilidades foram relativamente altos, variando de 29,8 %, entre famílias $F_{3;4}$ provenientes do cruzamento das linhagens Carioca-MG e H-4, a 60,1 %, entre famílias $F_{2;4}$ do mesmo cruzamento.

As herdabilidades para a época de florescimento e para a reação à mancha angular e ao oídio foram estimadas por Melo (2000), empregando

linhagens recombinantes. Os valores obtidos foram elevados, com estimativas de herdabilidades variando de 45,5 a 80,0 % para época de florescimento, 87,9 a 92,9 % para reação a oídio e 44,4 a 58,9 % para reação a mancha angular.

Na avaliação de vários caracteres, principalmente porte da planta e reação a patógenos, têm sido utilizadas escalas descritivas, por meio das quais se atribui uma nota ao fenótipo observado. O emprego dessas escalas para avaliação de caracteres em programas de melhoramento é uma prática comum e freqüentemente questionada. Sua viabilidade na avaliação de caracteres agrônômicos no feijoeiro foi confirmada por Marques Jr. et al. (1997). O procedimento, além de ser efetivo na avaliação de caracteres como reação a doenças e arquitetura da planta, respeita as pressuposições da análise de variância. Escalas menores, como aquelas com cinco notas, mostraram resultados mais precisos e maior consistência das notas concedidas ao mesmo tratamento nas diferentes repetições que escalas maiores, como a de nove notas. Os autores recomendaram que as notas sejam atribuídas por no mínimo dois avaliadores independentes e que seja considerada a sua média. No entanto, segundo Parlevliet (1981), escalas com menos notas induzem à descontinuidade de variação de um caráter poligênico.

Dada a amplitude de variação das estimativas dos parâmetros genéticos, outra abordagem para o estudo dos caracteres visando auxiliar na seleção é o emprego dos marcadores moleculares.

2.2 Marcadores moleculares e sua aplicação no melhoramento de plantas

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.

O uso de marcadores em genética e melhoramento remonta ao início do século XX, com os trabalhos pioneiros de: Bateson & Punnett (1905), que estudando ervilhas, indicaram a possibilidade de ligação entre os genes que controlam a cor da pétala e o tamanho do grão; Morgan (1910) demonstrou que havia uma possibilidade de exceção à segregação independente postulada por Mendel; Haldane et al. (1915) comprovaram a existência de genes ligados em animais e Emerson et al. (1930) construíram o primeiro mapa genético 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 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 feijão. 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. Genes estes conhecidos como QTLs (*Quantitative Trait Loci*).

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 macromutações 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 ou QTLs e seu estudo envolve a genética quantitativa e a estatística para obter diversas estimativas como o número de genes controlando o carácter, a interação alélica predominante e a herdabilidade.

A partir da década de 80, com o advento dos marcadores moleculares, inúmeros trabalhos vêm sendo realizados visando seu emprego no melhoramento (Santos, 2002). Porém, segundo Ferreira & Grattapaglia (1998), a integração efetiva de metodologias moleculares ao processo de melhoramento representa o principal desafio dessa área do conhecimento.

Além da identificação de QTLs, os marcadores moleculares possibilitam várias aplicações no melhoramento de plantas. Dudley (1997) e Lanza et al. (2000) destacaram o estudo da diversidade genética, a seleção de genitores, o agrupamento de germoplasma de acordo com sua similaridade, o *fingerprinting* e a proteção de cultivares, e a análise de pureza genética de sementes.

Os mapas genéticos obtidos a partir de marcadores moleculares possibilitam a cobertura e análise completa do genoma, a decomposição de características genéticas complexas nos seus componentes mendelianos, a localização das regiões genômicas que controlam caracteres de importância, a quantificação do efeito destas regiões na característica estudada e a canalização de toda essa informação para o uso no melhoramento de plantas (Ferreira & Grattapaglia, 1998). Segundo Lee (1995), os mapas genéticos fornecem um foco e centralizam dados derivados de várias disciplinas, constituindo uma interação

entre o melhoramento e a biologia molecular de plantas. Esses mapas contribuem com informações essenciais para a clonagem de genes, facilitam o entendimento da expressão do conjunto gênico de uma cultura por meio do mapeamento comparativo, podem acelerar a identificação e incorporação de genes úteis a cultivares e podem contribuir para o entendimento da base biológica de caracteres complexos.

Um grande número de QTLs já foram identificados em muitas espécies, porém poucos resultados têm mostrado contribuição efetiva dos marcadores para o desenvolvimento de novas cultivares. Esse descompasso pode ser devido a várias razões, tais como: a identificação dos QTLs e obtenção de cultivares terem sido feitos em pesquisas separadas, a maioria dos trabalhos com QTLs terem usado apenas germoplasma não melhorado e em caracteres complexos, como produtividade de grãos e a expressão dos QTLs depender do conjunto gênico onde se encontram estes caracteres (Tanksley & Nelson, 1996; Stuber et al. 1999). Porém, existem relatos de sucesso como emprego dos marcadores moleculares no desenvolvimento de cultivares, como é o caso da piramidização de alelos de resistência à ferrugem e à antracnose do feijoeiro realizada por Faleiro et al. (2004). Os autores relatam que após três gerações de retrocruzamento e seleção, as linhagens obtidas apresentaram excelente desempenho nos testes preliminares em campo.

2.3 Marcadores microssatélites

Na década de 50, com a descoberta de que as formas alélicas de enzimas podiam ser separadas por eletroforese, iniciou-se a era dos marcadores moleculares na genética. Já na década de 80, os marcadores baseados em DNA, como RFLP e RAPD, passaram a ser utilizados. Os marcadores moleculares, em comparação com os morfológicos, têm as vantagens de serem fenotipicamente

neutros, polimórficos, abundantes, não apresentarem epistasia e alguns deles terem herança codominante (Tanksley, 1993).

Dentre as metodologias para análise genética por marcadores moleculares, destaca-se o SSR (Seqüências Simples Repetidas), ou microssatélites, que são regiões genômicas simples intercaladas por repetições de dois a seis nucleotídeos em *tandem* (Senior et al., 1996). Regiões contendo SSR são amplificadas por PCR (*Polymerase Chain Reaction*) utilizando-se um par de *primers* específicos (de 20 a 30 pares de bases) complementares às seqüências únicas que flanqueiam os microssatélites. A detecção das seqüências amplificadas é feita em gel de poliacrilamida ou agarose de alta resolução e separadas por eletroforese. É necessário utilizar géis adequados para a separação dos fragmentos, pois esses diferem-se em poucos pares de bases, dependendo do número de nucleotídeos repetidos. A visualização das bandas no gel pode ser feita diretamente por coloração com brometo de etídio, usando tratamento com prata ou também por auto-radiografia, quando se utilizam *primers* marcados com radioisótopos na reação de PCR. Cada loco de microssatélite pode ser analisado individualmente ou mais de um loco pode ser analisado de cada vez. Isso ocorre quando os alelos de cada loco têm tamanhos suficientemente diferentes para migrarem em zonas separadas no gel. Neste método de genotipagem, denominado multiplex, emprega-se mais de um par de *primers* específicos na reação de PCR (Ferreira & Grattapaglia, 1998; Lanza et al., 2000).

Os fragmentos amplificados a partir destes sítios, quase que invariavelmente, apresentam alto grau de polimorfismo, resultante da presença de diferentes números de elementos simples repetidos. Portanto, os microssatélites são locos altamente variáveis; codominantes, ou seja, ambos os alelos de um indivíduo heterozigoto são visualizados; multialélicos e de grande conteúdo informativo, uma vez que cada segmento amplificado é de tamanho

diferente representando um alelo do mesmo loco. Assim, numa população, todos os alelos de um dado loco podem ser detectados e discriminados (Ferreira & Grattapaglia, 1998). Outra vantagem dos SSR é a alta reprodutibilidade dos resultados permitindo o intercâmbio entre diferentes grupos de pesquisa, o que facilita a utilização da seleção assistida por marcadores moleculares e a integração de mapas genéticos (Lanza et al., 2000).

Os microssatélites permitem que toda e qualquer população segregante possa ser utilizada em estudos de ligação e mapeamento genético. Assim, a escolha da população não precisa ser feita com base na maximização da distância genética, e sim considerando a presença dos fenótipos de interesse biológico ou econômico. Os SSRs são muito freqüentes e distribuídos ao acaso ao longo do genoma, permitindo a cobertura completa dos cromossomos de uma dada espécie. Além do seu emprego para mapeamento de genomas, os microssatélites são ideais para a identificação e discriminação de genótipos e para estudos de genética de populações.

A maior limitação do uso de microssatélites é o desenvolvimento dos marcadores, pois trata-se de procedimento muito trabalhoso que exige uma equipe especializada, além de equipamentos para o seqüenciamento, tornando o desenvolvimento dos marcadores SSR um empreendimento de elevado custo (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

SSRs já foram identificados em diversos genomas vegetais, nos quais as seqüências repetidas ricas em adenina e timina são muito comuns (Malyshev & Kartel 1997), sendo que o milho foi um dos primeiros vegetais em que identificou-se os SSRs (Taramino & Tingley, 1996; Senior et al., 1996).

Alguns *primers* de SSR já foram publicados para o feijoeiro. Gaitán-Solís et al. (2002) isolaram microssatélites de seqüências genômicas de fragmentos de DNA de feijoeiro. O polimorfismo destes *primers* foi testado em

cultivares dos grupos gênicos Andino e Meso Americano, e também em outras espécies de *Phaseolus*. O número de alelos por loco variou de um a quatorze, com média de seis alelos diferentes por par de *primers*. Devido ao grande polimorfismo, os autores recomendam o uso destes *primers* para mapeamento e caracterização molecular em espécies de *Phaseolus*.

2.4 Eficiência da seleção assistida por marcadores moleculares

Para que os marcadores moleculares sejam empregados de forma eficiente no melhoramento de plantas, devem ser considerados os seguintes atributos: a herdabilidade, o esquema de seleção, a recombinação entre o alelo de interesse, o marcador e o custo. Alguns estudos já foram desenvolvidos com o intuito de comparar o emprego da seleção convencional e da assistida por marcadores moleculares quanto à eficiência.

A seleção assistida por marcadores moleculares ligados a um único gene é simples, pois esse procedimento é uma seleção indireta, na qual a herdabilidade do marcador é máxima. Porém, para características quantitativas, vários marcadores estão associados a diferentes genes, que contribuem de forma diferenciada no controle do carácter, sendo necessário considerar na seleção o peso de contribuição de cada marcador. Visando contornar esse problema, Lande & Thompson (1990) e Dudley (1997) preconizaram o uso de índices de seleção, onde a soma dos efeitos aditivos nos locos marcadores seria utilizada como nota e combinada com a informação fenotípica individual e de média de família para fins de seleção. Entretanto, a correta estimação dos pesos para cada informação no índice de seleção poderia limitar a eficiência dessa técnica. O ganho com a seleção assistida por marcadores moleculares será maior quando a proporção da variância aditiva detectada pelo marcador for maior que a herdabilidade do carácter. Assim, essa seleção terá grande vantagem quando a herdabilidade for

baixa. Por outro lado, para ser identificada a associação entre o QTL e o marcador é necessária alta herdabilidade. Desta forma, o benefício da seleção assistida será obtido quando a associação entre o marcador e o QTL for identificada com alta herdabilidade, o caráter for de difícil mensuração e quando forem utilizadas as primeiras gerações, pois para a seleção indireta é necessário que haja desequilíbrio de ligação.

A seleção assistida por marcadores moleculares, nos estudos de Lande & Thompson , (1990) considera a sua eficiência como função da variância aditiva associada aos marcadores, da herdabilidade do caráter e do esquema de seleção. A sua eficiência aumenta em determinadas situações, como por exemplo, quando o caráter é limitado pelo sexo ou quando a seleção pode ser feita no estágio juvenil. Os autores citaram três limitações práticas para o uso da seleção assistida por marcadores moleculares: o número de locos marcadores necessários para a existência de ligações, o tamanho da amostra necessária para detectar QTLs com baixa herdabilidade e os erros de amostragem na estimação de pesos relativos em índices de seleção que combinem informações moleculares e fenotípicas.

As vantagens da seleção assistida por marcadores moleculares também foram analisadas por Lee (1995). Ele considerou que devem ser avaliados o custo e o tempo para o desenvolvimento de cultivares e para a seleção dos caracteres de interesse. O autor ressaltou que o uso dos marcadores moleculares será vantajoso quando: a herdabilidade do caráter for baixa, o QTL e o marcador estiverem fortemente ligados, forem usadas as primeiras gerações para evitar a erosão da ligação entre QTL e marca, e for usada grande amostragem para o mapeamento e a seleção de QTLs para estimar seus efeitos evitando a rápida fixação de alelos. Ferreira & Grattapaglia (1998) ressaltam outros fatores a serem considerados que podem ser limitantes no uso da seleção baseada em marcas moleculares. Dentre eles, a repetibilidade da informação de ligação entre

marcador e QTL de família para família, a interação QTLs por ambientes e a seleção simultânea para várias características.

Xie & Xu (1998b) apresentaram uma comparação teórica entre diversos métodos de seleção recorrente com base em famílias e seleção massal utilizando a seleção assistida por marcadores moleculares e seleção fenotípica. A seleção recorrente assistida por marcadores moleculares foi duas vezes mais eficiente que a seleção fenotípica usando famílias de tamanho pequeno, de baixa herdabilidade e com alta proporção da variação fenotípica explicada pelos marcadores. Com o aumento da população e da herdabilidade e diminuição da proporção da variação fenotípica explicada pelos marcadores, a vantagem da seleção assistida pelos marcadores moleculares decresce. Se o objetivo do programa de melhoramento é maximizar a resposta por unidade de custo, a seleção assistida por marcadores moleculares pode ser inferior à seleção fenotípica quando a herdabilidade é superior a 30 % e o custo da avaliação fenotípica do indivíduo é menor que a genotipagem do loco marcador (Xie & Xu, 1998a).

Yousef & Juvik (2001) fizeram uma comparação prática entre a seleção fenotípica e a seleção assistida utilizando três populações $F_{2,3}$ de milho doce. Foram considerados alguns caracteres de herança simples, como o percentual de sacarose e de herança complexa, como a maciez dos grãos. Em cada composto foram selecionadas 20% das famílias para constituir dois novos compostos, no primeiro, foi praticada a seleção fenotípica e, no segundo, a seleção foi baseada em marcadores moleculares. A comparação dos ganhos obtidos por cada método mostrou que em 38% dos casos a seleção com base em marcadores moleculares proporcionou maiores avanços, enquanto em 4% das comparações foram verificados maiores ganhos para a seleção praticada com base no fenótipo. O percentual de ganho com a seleção assistida por marcadores moleculares foi 10,9%, enquanto com a seleção fenotípica o ganho foi 6,1%. Os autores

lembram que o uso de marcadores moleculares na seleção é mais apropriado quando o custo da avaliação fenotípica é alto, porém ponderaram que, para alguns caracteres, o alto ganho pode compensar o alto custo e que, com a incorporação dessas metodologias nos programas de melhoramento, o processo de seleção poderia se tornar mais rápido e, por essa razão, a seleção assistida se tornaria economicamente viável.

A eficiência sob o ponto de vista econômico da utilização de marcadores moleculares foi discutida por Dreker et al. (2003), com base na comparação dos custos com o uso da seleção convencional e da seleção assistida para o alelo *opaco-2* do milho, associado ao milho de alta qualidade protéica. Segundo os autores, devem ser levantados os custos detalhados das duas metodologias, a fim de compará-las. Outros fatores foram considerados, como o tempo despendido em cada avaliação e que um método não substitui completamente o outro. No retrocruzamento assistido não apenas o alelo de interesse é avaliado, mas também o percentual do genótipo do pai recorrente é considerado. A eficiência econômica do uso de marcadores em relação ao método convencional varia de acordo com o capital disponível no programa de melhoramento. Dependendo da situação uma das metodologias tem vantagens óbvias, sendo considerado, além do custo e do tempo, a disponibilidade de recursos (Morris et al., 2003).

O efeito da introgressão de alelos de QTLs favoráveis à emergência de plântulas de milho doce em cultivares comerciais foi testado por Yousef & Juvik (2002). Linhagens recombinantes contendo esses QTLs, marcados por RFLP, foram usadas como doadoras e, como recorrentes, foram usadas três cultivares de milho. Após a seleção, houve aumento na germinação de plântulas de 28,2 a 40,8%, quando comparada à população não selecionada. Os ganhos se mantiveram constantes ao longo de gerações, indicando que os QTLs identificados em uma população podem produzir efeitos similares em populações de diferentes *backgrounds* genéticos. Os autores sugerem que os

marcadores moleculares poderiam auxiliar na introgressão de alelos favoráveis, encurtando o tempo e os recursos no desenvolvimento de cultivares.

2.5 Interação genótipos por ambientes

A interação genótipos por ambientes tem sua base biológica na evolução, pois se for considerada uma população grande ocupando um território sujeito a variações ambientais ao longo de sua distribuição espacial, os indivíduos de uma dada espécie sofrem pressão de seleção diferenciada devido às variações climáticas. Assim, em cada região são selecionados ecótipos, ou seja, indivíduos portadores de diferentes alelos que conferem adaptação específica. Segundo Chaves (2001), a adaptação específica gerada pela pressão de seleção é a causa evolutiva da interação genótipos por ambientes. Com a domesticação de plantas aceleraram-se as mudanças evolutivas em razão da difusão das espécies cultivadas e da seleção exercida pelo homem. Assim, essa interação é um fenômeno natural e o melhorista deve conhecê-la para melhor aproveitá-la no processo seletivo.

No caso do feijoeiro, a interação genótipos por ambientes é especialmente importante, pois esta cultura tem seu cultivo estendido desde a latitude de 5° N até 34° S. Além da grande amplitude geográfica de cultivo, podem ser obtidas três safras anuais e existem inúmeras condições tecnológicas de seus produtores (Ramalho et al., 1993). Vários trabalhos relataram a presença de forte interação entre os genótipos e os ambientes para diversos caracteres de importância agrônômica do feijoeiro (Takeda et al., 1991; Melo et al., 1997; Melo, 2002).

Com a quantificação da interação genótipos por ambientes, os materiais genéticos altamente adaptados a um dado ambiente podem ser selecionados, proporcionando adaptação específica. Ou então, no caso da identificação de

genótipos com comportamento estável em diversos ambientes, é possível selecioná-los visando ampla adaptação. Quando se tratam de QTLs esse princípio se mantém, isto é, quando são estáveis podem ser usados visando a obtenção de materiais com alta estabilidade, e quando apresentam alta interação entre os genótipos e os ambientes, são úteis devido à adaptação específica (Silva, 2000).

Tanksley (1993) sugeriu que QTLs com efeito maior tendem a estar ativos em vários ambientes, mesmo na presença da interação genótipos por ambientes. Porém, deve ser considerado que essas indicações foram tomadas nos EUA sob clima temperado e previsível. No Brasil, devido à grande variação climática, é esperado maior interação genótipos por ambientes (Paterniani, 1990), o que pode levar à menor estabilidade. Por outro lado, Reyna & Sneller (2001) não tiveram sucesso na introgressão de em soja. Os autores introgridiram três alelos favoráveis à produtividade presentes na cultivar de soja Archer, adaptada à região norte dos Estados Unidos, em três cultivares de soja adaptadas à região Sudeste desse país. As linhagens recombinantes desses cruzamentos foram avaliadas em quatro ambientes por dois anos. Nenhum dos marcadores previamente detectados teve efeito significativo para os caracteres considerados, tanto nas avaliações individuais, quanto na média das avaliações. Os autores sugeriram que os alelos da cultivar Archer não foram superiores aos das cultivares do Sudeste nessa região, pois o potencial genético para a produtividade de grãos da cultivar Archer não se expressou nessas condições ambientais. Isso se deve, possivelmente, à dificuldade de capturar o potencial de QTLs derivados de diferentes parentais quando é feita a introgressão em populações de diferentes *backgrounds* genéticos ou devido às condições ambientais distintas.

2.6 Mapeamento e identificação de QTLs

Antes de se iniciar o mapeamento e a identificação de QTLs para um dado caráter é necessário planejar o estudo com o intuito de definir os genitores, a geração utilizada, o tamanho da população segregante, o marcador empregado, o grau de saturação do mapa, a metodologia para o mapeamento e identificação de QTLs e, ainda, como será avaliada a característica quantitativa. Segundo Tanksley (1993), QTLs de pequeno efeito podem ser detectados por marcadores moleculares, porém devem ser considerados o percentual de recombinação entre marcador e o gene de interesse, o tamanho de população, a herdabilidade do caráter e o critério de probabilidade para declarar a existência do QTL. Uma vez usada alta probabilidade, diminui não só a chance de detectar QTLs que não existam, mas também daqueles de pequeno efeito.

O primeiro procedimento no mapeamento é a escolha dos genitores de modo a maximizar a probabilidade de encontrar polimorfismo. A determinação de ligação gênica entre um QTL e um marcador molecular depende da existência de desequilíbrio de ligação entre seus alelos. Por essa razão, para a construção de mapa molecular e identificação de QTLs são escolhidas duas linhagens genética e fenotipicamente divergentes em relação aos caracteres de interesse. Essas linhagens são hibridizadas e delas obtidas populações segregantes, que poderão ser F_2 , retrocruzamentos (RCs), linhagens recombinantes ou linhagens dihaplóides. Em seguida, os indivíduos dessa população são avaliados quanto aos caracteres de interesse. Utilizando-se famílias F_2 , diferentes modelos podem ser ajustados de forma a estimar separadamente contribuições de efeitos aditivos e dominantes. Quando são usados RCs, somente é estimado o efeito aditivo de uma substituição alélica. Deve ser considerado que com a utilização de marcadores altamente polimórficos baseados em SSR elimina-se a necessidade de cruzamentos distantes para maximizar o polimorfismo molecular. Porém, no

contexto de mapeamento de características quantitativas, a seleção de genitores baseia-se na utilização de pais fenotipicamente contrastantes para as características de interesse, visando maximizar o efeito da substituição alélica nos locos associados a caracteres quantitativos (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

Numa próxima etapa, a obtenção de famílias segregantes provenientes de algumas dezenas de indivíduos é necessária para que se tenha uma amostra representativa de eventos meióticos. Souza Jr. (1993) investigou, por meio de simulação, tamanhos de amostra para detectar ligação entre a marca e o QTL em populações F_2 sem repetição, em famílias $F_{2:3}$, $F_{3:4}$, e linhagens recombinantes levando em consideração o percentual de recombinação entre a marca e o QTL (r), a herdabilidade, o nível de dominância do caráter e a razão entre a variância aditiva explicada pelo marcador e a variância aditiva total ($\sigma^2_{AQ} / \sigma^2_A$). Quando a recombinação entre a marca e o QTL decresce e a herdabilidade e variância aditiva total aumentam, o tamanho da amostra diminui. Quando se avalia F_2 sem repetição e a herdabilidade diminui, mesmo que a marca e o QTL estejam fortemente ligados, o tamanho da população deverá ser grande. Como exemplo, considerando-se $h^2_{F_2}$ igual a 10% e $r = 0,01$ serão necessárias 813 plantas para detectar o QTL, enquanto que 115 plantas seriam suficientes se a herdabilidade fosse igual 90 %. Quando são empregadas gerações $F_{2:3}$, $F_{2:4}$ ou linhagens recombinantes em que é possível avaliar as famílias com repetições, são usados os modelos experimentais mais indicados para a avaliação de QTLs, especialmente quando a herdabilidade é baixa. Na situação em que a avaliação da $F_{2:3}$ é feita com ensaio com quatro repetições e dez plantas por parcela, são necessárias 265 famílias para identificar um QTL ligado a apenas 1 cM, caso a herdabilidade seja 0,40. Nas mesmas condições, caso a herdabilidade seja 0,60 e 0,70, são necessárias 174 e 149 famílias, respectivamente.

É oportuno salientar que o percentual de recombinação não é distância física em pares de bases, ou seja, 1% de frequência de recombinação equivale a

1 cM no mapa de ligação (Malyshev & Kartel, 1997). A correlação entre distância física e percentual de recombinação é baixa, pois existem regiões cromossômicas de pequena distância física (dezenas de milhares de pares de bases), onde a probabilidade de recombinação é alta. Por outro lado existem regiões, especialmente aquelas próximas aos telômeros e centrômeros, onde a distância física é grande e praticamente não existe recombinação (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

Em milho foi usada uma população com 1.700 indivíduos com probabilidade de até 0,05 para a existência de QTLs, o que possibilitou identificá-los explicando até 0,3 % da variação. Experimentos com populações pequenas e alto nível de probabilidade de detecção, não irão encontrar QTLs que expliquem menos de 3 % da variação (Tanksley, 1993).

O número de marcadores necessários para construir um mapa de ligação depende do tamanho do genoma, do número de cromossomos e da frequência da recombinação genética. Um mapa é considerado completo quando o número de grupos de ligação obtido é igual ao número de cromossomos, ou quando todos os marcadores genéticos estiverem ligados, sugerindo que todas as regiões do genoma estão representadas (Lanza et al., 2000).

Segundo Lee (1995), na maioria dos casos um QTL pode ser alocado numa região genética de 15 a 20 cM com um grau aceitável de certeza, pois mesmo quando o mapa se torna mais denso, ou quando aumenta o tamanho da população, o intervalo de confiança para um QTL de efeito maior fica próximo a 10 cM. O limite de resolução tem várias causas, dentre elas: a falta de gametas recombinantes, a heterogeneidade genética para regiões restritas a recombinação, dados faltantes para marcas e caracteres, erros na coleta de dados, QTLs ligados e QTLs de efeito menor. Portanto, para explorar a existência de QTLs, a resolução entre 15 a 20 cM ou maior é aceitável porque representa a

primeira resolução sobre a localização de genes e sugere estratégias para os próximos passos da pesquisa.

Como o mapeamento é realizado utilizando-se gerações como a F_2 , RCs ou linhagens recombinantes, é necessário verificar se os dados se ajustam aos modelos mendelianos esperados, por meio do teste qui-quadrado. Se forem considerados 100 marcadores e o nível de significância 0,05, espera-se que cinco deles sejam incorretamente descartados. Assim, para controlar o nível de significância global emprega-se a correção de Bonferroni. Sob H_0 verdadeira, a probabilidade de não cometer erro Tipo I é igual a $(1 - \alpha)$. Quando são considerados N testes independentes, a probabilidade de não cometê-lo é $(1 - \alpha)^N$. Assim, a probabilidade de se cometer erro Tipo I é $1 - (1 - \alpha)^N$, denominada α_T (nível de significância global). Para cada teste tem-se $\alpha = \alpha_T / N$ (Bearzoti, 2000).

O mapa genético é obtido pela recombinação entre locos ligados. Se duas linhagens com genótipos AABB e aabb são cruzadas, a F_1 produzirá gametas AB, Ab, aB e ab. Caso os locos A e B tenham distribuição independente, a frequência esperada de cada gameta será 0,25, caso contrário, a frequência de cada gameta parental (AB e ab) será maior que 0,25. Pela proporção de recombinantes é estimado o percentual de recombinação entre os dois genes. Quando são considerados três genes, a recombinação entre os dois genes mais extremos não é a simples soma das recombinações uma vez que pode ocorrer dupla recombinação (Bearzoti, 2000).

Para separar grupos de ligação são feitos testes considerando duas marcas de cada vez, com H_0 considerando a frequência de recombinação igual a 0,5, ou seja, que os dois locos tenham distribuição independente. Em seguida, é usada a propriedade transitiva, pois se o gene A está ligado ao B e o gene B, ao C, então o gene A está ligado ao C. O teste entre duas marcas ligadas é feito pela

razão de verossimilhança, na qual no numerador é disposta a função de máxima verossimilhança considerando $r = 0,50$ e no denominador a função que possui a estimativa máxima verossimilhança de r . A razão das verossimilhanças é expressa na forma logarítmica LOD (*Logarithm of Odds*) com o intuito de facilitar a interpretação. Por exemplo, $LOD = 2$, significa que H_1 é 100 vezes mais provável de ter gerado a amostra do que H_0 ; $LOD = 3$ indica 1000 vezes; e assim por diante. A correção de Bonferroni é usada como regra de decisão, assim H_0 é rejeitada se o valor de $LOD(\alpha)$ for superior ao dado pela expressão (Bearzoti, 2000):

$$LOD(\alpha) = \chi^2_{\alpha} / 2\ln 10.$$

A quantificação da frequência de recombinação entre os marcadores é denominada função de mapeamento. Uma das mais utilizadas e simples é a de Haldane (1919). Essa pressupõe que a ocorrência de permutas são eventos independentes entre si, e que o número de pontos de permuta pode ser descrito pela distribuição de Poisson. Outra função de mapeamento é a de Kosambi (1944) que considera a possibilidade de ocorrência de permutas como eventos não independentes. Assim, a influência de um intervalo na recombinação de outro é chamada de interferência, devido a uma permuta genética afetar a ocorrência de outras em regiões adjacentes (Lanza et al., 2000). Há ainda a função de Kosambi generalizada, proposta por Bailey (1961), especialmente útil para estimar frequências de recombinação em grupos de ligação com maior número de locos (Bearzoti, 2000).

A detecção de QTLs pode ser feita por marcas individuais ou por intervalo. Entre as metodologias que consideram marcas individuais, destacam-se os métodos da regressão múltipla e o da máxima verossimilhança que permite a estimação de a e d , além de ser assintoticamente não tendenciosa (Bearzoti,

2000). O modelo para regressão múltipla, em que é aplicado o método de estimação de quadrados mínimos, pode ser expresso da seguinte forma:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_{1i} + \beta_2 X_{2i} + \dots + \beta_k X_{ki} + e_i$$

Onde:

Y_i : variável resposta;

$X_{1i}, X_{2i}, \dots, X_{ki}$: variáveis quantitativas conhecidas;

$\beta_0, \beta_1, \beta_2, \dots, \beta_k$: parâmetros desconhecidos;

e_i : erro do modelo.

É importante considerar que as variáveis X guardam certa redundância entre si. Por essa razão são, usados os métodos de seleção de variáveis *backward*, *forward* e *stepwise*, para que um modelo seja buscado até que se obtenha aquele em que sejam incluídas todas as variáveis X_j que sejam significativas pelo teste de t (Bearzoti, 2000).

O método da análise de regressão linear apresenta aumento na probabilidade de detectar falsos QTLs (erro tipo I), que podem ser minimizados se for aumentado o nível de significância, reduzindo-se, porém, o poder de detecção (aumento do erro tipo II). Outra desvantagem dessa metodologia, ressaltada por Ferreira & Grattapaglia (1998) e Lanza et al. (2000) é a dificuldade de discernimento entre a magnitude do efeito do QTL e o percentual de recombinação entre marca e QTL, isto é, um QTL de pequeno efeito e fortemente ligado ao marcador e um QTL de grande efeito e com alto percentual de recombinação com a marca não podem ser adequadamente discernidos.

Outra metodologia é a de mapeamento por intervalo que, como sugere a sua nomenclatura, usa o intervalo entre dois marcadores. Esse método foi proposto originalmente por Lander & Botstein (1989) e se baseia na estimação da máxima verossimilhança dos parâmetros frequência de recombinação, ordem dos marcadores e magnitude do efeito. O método permite, segundo Ferreira & Grattapaglia (1998) localizar com precisão QTLs no segmento, estimar a magnitude do efeito fenotípico do QTL na forma da proporção da variância fenotípica da característica quantitativa e aumentar o poder estatístico de detecção, ao mesmo tempo que limita a ocorrência de falsos positivos.

Com o intuito de simplificar a metodologia de mapeamento por intervalo, Haley & Knott (1992) propuseram um enfoque baseado em uma análise de regressão (Bearzoti, 2000).

Uma desvantagem do método por intervalo original é que outros QTLs, fora do intervalo em questão, não são considerados, o que tem duas conseqüências. A primeira é que toda a variação genética, devido a estes outros QTLs, são residuais, o que diminui a precisão das estimações e o poder dos testes. A segunda é que, se dois QTLs estiverem ligados no intervalo considerado, pode levar a identificação de QTLs que não existem, conhecidos como QTLs fantasmas. Para evitar esses efeitos Jansen (1993) e Zeng (1994) propuseram, de forma independente, um método em que QTLs fora do intervalo em questão são considerados através do método de regressão múltipla (Bearzoti, 2000).

É comum serem identificados QTLs que afetam mais de uma característica. Isto, segundo Ferreira & Grattapaglia (1998), se deve ao fato das diferentes variações medidas serem, na verdade, diferentes expressões da mesma característica. Os efeitos pleiotrópicos e a presença de QTLs independentes, porém adjacentes, de tal forma que a resolução individual seja impossível,

podem levar à detecção de QTLs afetando mais de uma característica. Considerando essas situações, foi proposto o mapeamento simultâneo de QTLs referentes a mais de uma característica (Jiang & Zeng, 1995). Nessa abordagem características que podem ser correlacionadas devido à pleiotropia ou à ligação são consideradas com enfoque multivariado, aumentando, assim, o poder de detecção de QTLs e a precisão na estimação de seus efeitos. A metodologia permite também estudar a interação genótipos por ambientes e o estudo da natureza da correlação genética entre caracteres, ou seja, se estão correlacionados devido à pleiotropia ou à ligação (Bearzoti, 2000).

Jansen et al. (1995) propuseram a metodologia denominada de *multiple QTL models* para mapear QTLs múltiplos, especialmente QTLs detectados em diferentes ambientes, visando estudar a interação QTLs por ambientes. No mesmo ano, Tinker & Mather (1995) propuseram o método denominado *simplified composite interval mapping* para analisar QTLs avaliados em diferentes condições ambientais.

Os efeitos genéticos dos QTLs têm alguns problemas em sua estimação. Eles podem estar viesados dependendo do delineamento genético e experimental e dos modelos usados para estimá-los. Os vieses são causados por deficiências de gametas recombinantes, interação genótipos por ambientes e subestimativa da epistasia. A epistasia não é freqüentemente reportada em estudos de mapeamento de QTLs, embora possa existir e influenciar a variância genética. Uma das causas práticas dessa estimação não adequada é o tamanho pequeno das populações mapeadas, que não podem fornecer representatividade suficiente para o número de classes fenotípicas dos locos que interagem, quer estejam ligados ou não. Além disso, o grande número de combinações multilocos possíveis, que impede testes estatísticos e a recombinação entre marca e QTL, que subestima efeitos epistáticos contribuem para esta deficiência na estimação da epistasia. As soluções para esse impasse seriam aumentar o número de

famílias que passariam para no mínimo 300, aumentar a densidade do mapa e analisar apenas fenótipos extremos (Lee, 1995).

O método denominado mapeamento por intervalo múltiplo, proposto por Kao et al. (1999), incorpora a epistasia ao modelo e considera múltiplos intervalos simultaneamente. Este método torna-se mais vantajoso, pois proporciona maior eficiência e precisão na identificação de QTLs, auxilia no entendimento da epistasia e é mais eficiente na seleção assistida por marcadores moleculares devido à capitalização dos efeitos epistáticos. Recentemente, Kao & Zeng (2002) consideraram a epistasia pela incorporação do contraste ortogonal de Cockerham, denominado modelo de Cockerham.

O delineamento III de Comstock & Robinson (1948) foi associado aos marcadores moleculares por Cockerham & Zeng (1996). Essa metodologia permite estimar os componentes de variância, o grau médio de dominância e os efeitos epistáticos dos QTLs, assim como a sua interação com os ambientes. Essa metodologia foi usada por Aguiar (2003) para a análise genética da produtividade de grãos, dos componentes primários da produtividade e do número de ramificações do pendão de milho. Os efeitos aditivos predominaram para o diâmetro da espiga, número de fileiras, peso de 500 grãos e número de ramificações no pendão, enquanto para a prolificidade, comprimento de espiga e número de fileiras por espiga predominaram os efeitos de dominância. A análise do delineamento III com marcadores moleculares mostrou que QTLs estão distribuídos em todos os cromossomos para todos os caracteres. Efeitos epistáticos foram detectados para todos caracteres e contribuíram mais para os componentes da produtividade do que a produtividade por si. O método permitiu a estimação dos efeitos genéticos de regiões específicas do genoma e sugeriu que os efeitos epistáticos foram mais importantes na expressão e na herança dos caracteres analisados. Quanto ao estudo da interação QTLs por ambientes, foi

observado que um pequeno número de marcadores ligados a QTLs interagiram com ambientes.

As vantagens dos métodos de análise por ponto e por intervalo podem ser distinguidas de acordo com o percentual de recombinação entre os marcadores. Quando estão separados a menos de 15 cM, ambos os métodos apresentam resultados equivalentes e, acima desse valor, o mapeamento por intervalo torna-se mais eficiente. Quando os genes estão ligados a mais de 35 cM, o mapeamento por intervalo perde eficiência (Stuber, 1992).

Kao (2000) comparou os métodos de mapeamento por intervalo baseado em regressão e em máxima verossimilhança e considera o último mais acurado, preciso e poderoso, porém o método baseado em regressão é mais rápido, especialmente, quando um grande número de QTLs são encontrados. Com a facilidade computacional existente, a falta de rapidez de um método torna-se quase imperceptível. Com isso, o mapeamento pode ser feito por ambos os métodos, iniciando pela regressão para serem obtidos resultados preliminares e concluindo com o método da máxima verossimilhança.

De uma maneira geral, os QTLs já identificados em diversas culturas mostraram que alguns têm grande efeito (genes maiores), explicando até 70 % da variação fenotípica, e outros são de efeito menor, explicando cerca de 5 a 10 % da variação (Ferreira & Grattapaglia, 1998). A proporção da variação fenotípica explicada por QTLs tem variado de 30 a 70 % (Beavis et al., 1991) dependendo do tipo de cruzamento, da característica (Edwards et al., 1992), do delineamento experimental e da resolução do mapa (Edwards et al., 1987).

2.7 Mapeamento e identificação de QTLs em feijoeiro

O feijoeiro é uma espécie diplóide ($n=11$), com cromossomos e genoma relativamente pequenos, compreendendo cerca de 637 Mega pares de bases (Mpb). A razão média das distâncias física e de recombinação é de 530 kbp/cM (Vallejos et al., 1992). Assim, considerando o tamanho do genoma e a relação entre as distâncias física e de recombinação, Valejos et al. (1992) estimaram que o mapa total do feijoeiro tenha cerca de 1.200 cM, porém Blair et al. (2003) obtiveram 1720 cM mapeados no feijoeiro. Alguns trabalhos de mapeamento e identificação de QTLs no feijoeiro já foram realizados por diversos autores (Tabela 2).

TABELA 2. Populações de feijoeiro mapeadas e seus caracteres segregantes (modificada de Kelly et al., 2003).

População (geração)¹	Caracteres segregantes	Fonte
XR235-1-1 x DIACOL Calima (RC)	Reação a <i>Xanthomonas axonopodis</i>	Vallejos et al. (1992)
BAT93 x Jalo EEP558 (F ₂) BAT93 x Jalo EEP558 (RI)	Reação ao <i>bean common mosaic virus</i> (BCMV), <i>X. axonopodis</i> , <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> , <i>Uromyces appendiculatus</i> , <i>Rhizobium</i> spp, cor do tegumento	Gepts et al. (1993), Nodari et al. (1993) e Freyre et al. (1998)
Corel x EO2 (RC)	Reação ao <i>C. lindemuthianum</i> ,	Adam-Blondon et al. (1994)
Midas x G12873 (RI)	Síndromes de domesticação, hábito de crescimento, número de nós e vagens, peso de sementes e dormência	Koinange et al. (1996)
BAC6 x HT7719 (RI)	Reação ao crestamento bacteriano comum (CBB) e ferrugem	Jung et al. (1996)
Dorado x XAN176 (RI)	Reação ao BCMV, CBB, ferrugem	Miklas et al. (1996) e Miklas et al. (2000)
PC-50 x XAN159 (RI)	Reação ao CBB, cor do tegumento, peso sementes, ferrugem e mofo branco	Jung et al. (1997) e Park et al. (2000) e Park et al. (2001)
A55 x G122 (RI)	Performance nos cruzamentos andinos x mesoamericanos	Johnson et al. (1997) e Miklas et al. (2001a)
Belneb-RR-1 x A55 (RI)	Reação ao CBB, BCMV	Ariyaratne et al. (1999)
Carioca x Flor de Mayo (RI)	Peso de sementes, produtividade de grãos, reação ao oídio e à mancha angular e ciclo	Melo (2000)

“...continua...”

“TABELA 2. Continuação...”

População (geração) ¹	Caracteres segregantes	Fonte
BAT93 X Jalo EEP 558 (RI)	-	Yu et al. (2000)
Ouro Negro x US Pinto (F ₂)	Reação à ferrugem	Faleiro et al. (2000)
Benton x NY6020-4 (RI)	Reação ao mofo branco	Miklas et al (2001b)
Montcalm x FR266 (RI)	Reação à podridão radicular por <i>Fusarium</i>	Schneider et al. (2001)
OAC Seaforth x OAC-95-4	Reação ao CBB	Tar'an et al. (2002)
BAT93 x Jalo EEP 558 (RI)	Cor do grão	Mc Clean et al. (2002)
Montcalm x California DRK82 (RI)	Qualidade para enlatamento	Posa-Macalincag et al. (2002)
OAC Seaforth x OAC 95-4	Hábito de crescimento, dias para florescimento e para maturação, produtividade e peso de 100 sementes	Tar'an et al. (2002)
DOR364 x G19864 (RI)	-	Blair et al. (2003)
Belneb RR-1 x A55 (RI)	Reação a Mancha bacteriana marron (BBS)	Jung et al. (2003)
Ouro Negro x Rudá (RI)	Reação à ferrugem, mancha angular e antracnose	Faleiro et al. (2003a)
Ouro Negro x Rudá (RI)	Caracteres relacionados ao ciclo da planta e à produtividade	Faleiro et al. (2003b)
Bunsi x Newport (RI)	Reação ao Mofo branco	Kolkman & Kelly (2003)

1 – RI linhagens recombinantes, RC retrocruzamentos.

O primeiro mapa de ligação para o feijoeiro foi desenvolvido por Bassett (1991) usando marcadores morfológicos e isoenzimáticos. Um ano mais tarde, Vallejos et al. (1992) construíram outro mapa de ligação para o feijoeiro usando principalmente RFLP e populações segregantes de genitores de grupos e origens Mesoamericana e Andina. Além dos marcadores RFLP, foram usados marcadores morfológicos, isoenzimas e dois marcadores RAPD (*primers* OPA-01 e OPA-10). Esse mapa cobriu 960 cM, o que representa aproximadamente 80 % do genoma. Já no ano seguinte, um novo mapa foi construído por Nodari et al. (1993), esse mapa foi obtido usando a geração F₂ do cruzamento de duas linhagens de diferentes origens, sendo uma delas a Jalo EEP 558, muito presente em estudos de mapeamento. Nesse trabalho foram empregados diferentes tipos de marcadores, como RAPD e RFLP. Com esse estudo, os autores encontraram quinze grupos de ligação com 143 marcadores, que proporcionaram a cobertura de 827 cM, cerca de 69 % do genoma e com intervalo médio entre as marcas de 6,5 cM.

Em relação aos trabalhos realizados no Brasil, destaca-se o mapeamento empregando RAPD realizado por Melo (2000), com o objetivo de identificar QTLs para diversos caracteres de importância agrônômica. Nesse trabalho, o genoma do feijoeiro foi coberto por 63 marcadores dispostos em sete grupos de ligação e abrangendo 785,7 cM.

O mapeamento comparativo é vantajoso por oferecer mapas de alta densidade e, a partir deles, podem ser obtidas marcas mais próximas a genes de interesse econômico que, conseqüentemente, são mais eficientes na seleção assistida. A correspondência entre os mapas de ligação do feijoeiro obtidos por Gepts et al. (1993) na Universidade da Califórnia (mapa de Davis), por Freyre et al. (1998) na Universidade da Flórida (mapa da Flórida) e por Adam-Blondom et al. (1994) na Universidade de Paris-Orsay (mapa de Paris) foi estudada por Freyre et al. (1998). Os grupos de ligação obtidos com diferentes genótipos

representantes dos grupos Andino e Mesoamericano foram alinhados, mostrando que não ocorreram grandes rearranjos no genoma do feijoeiro. Desta forma, foi obtido o mapa integrado (disponível no endereço <http://agronomy.ucdavis.edu/gepts/mapdata2.htm>) contendo 470 marcas RFLP, 570 de RAPD e 40 marcadores bioquímicos e morfológicos, cobrindo 1226 cM, com saturação média inferior a duas marcas por cM. Os autores denominaram os grupos de ligação por B1 a B11. Essa nomenclatura foi adotada por diversos autores ao alocar QTLs em grupos de ligação.

A conservação da ligação genética entre marcadores moleculares e genes de importância agrônômica tem implicações importantes na interpretação das informações genéticas, não apenas dentro de uma espécie, mas também entre espécies relacionadas (Maughan et al., 1996). Os genomas do feijoeiro, *mungbean* e caupi mostraram seqüências conservadas, sugerindo, segundo Freyre et al. (1998), grande sintenia na subtribo *Phaseolinae* da tribo *Phaseoleae*, porém essa sintenia não se estende a outros membros da tribo, como a soja. A comparação entre os mapas genéticos de leguminosas de clima temperado, como ervilhas e lentilhas, foi realizada por Weeden et al. (1994), que encontraram regiões do mapa coincidentes e propuseram que os marcadores encontrados fossem utilizados para outras leguminosas.

Visando mapear o feijoeiro, Yu et al. (2000) testaram 37 pares de *primers* de SSR, dos quais dezesseis estavam ligados e quinze foram inseridos em grupos de ligação do mapa estabelecido por Freyre et al. (1998). Yu et al. (2000) observaram que os *primers* que eram dinucleotídeos foram mais polimórficos e não encontraram relação entre o comprimento do *primer* e o polimorfismo. Apesar do SSR ser um marcador codominante, uma das marcas utilizadas por esses autores (PV-atgc001) mostrou herança dominante/recessiva, o que é incomum. Isto pode ter sido causado pelas divergências nas seqüências flanqueadoras do SSR, por deleção em regiões próximas ao *primer* ou por

grande inserção entre os *primers*. Devido à saturação razoável já existente no mapa do feijoeiro, a inclusão dos quinze SSRs não aumentou de forma significativa a saturação, exceto para o grupo B4 do mapa de Freyre et al. (1998), onde havia uma lacuna e foram inseridos três locos SSRs.

O mapeamento do feijoeiro realizado por Tar'an et al. (2002) empregando marcadores RAPD, RFLP, SSR e AFLP, objetivou identificar QTLs para diversos caracteres de importância agrônômica, entre eles o peso de 100 sementes e a produtividade de grãos. No mapeamento foram obtidos doze grupos de ligação cobrindo 1717 cM, com marcadores espaçados de 15 cM em média. Além de mapear QTLs, as informações obtidas foram integradas ao mapa desenvolvido por Freyre et al. (1998).

O desenvolvimento de mapas integrados para feijoeiro e para caupi, a história de genes marcadores em feijoeiro e sua aplicação na seleção assistida foram revisadas por Kelly et al. (2003). Os diferentes mapas desenvolvidos para o feijoeiro envolveram diversas populações, pois dependendo do objetivo de cada trabalho, foi necessário selecionar parentais que maximizassem a divergência. Além das diferentes populações, os mapas também foram desenvolvidos com diversos tipos de marcadores, exceto os mapas de Davis, Paris e Flórida. Para integrar esses mapas, foi necessário usar a mesma população base e encontrar pelo menos dois locos marcadores ligados em cada grupo de ligação. A população base comumente usada para o feijoeiro é a BAT93 x Jalo EEP558 (BJ) que permitiu a Freyre et al. (1998) desenvolverem o mapa integrado com marcadores RFLP, RAPD e SCAR e, recentemente, a inclusão de SSR realizado por Yu et al. (2000).

Microsatélites e linhagens recombinantes do cruzamento DOR364 x G19833 provenientes dos grupos gênicos Andino e Mesoamericano foram usados para mapear o genoma do feijoeiro. Foram testados 150 pares de *primers*

de SSR, dos quais 100 determinaram posições de locos gênicos. Os *primers* foram divididos em dois grupos, segundo as codificações gênicas e as seqüências gênicas anônimas. Esse último grupo foi responsável por 64,3 % do polimorfismo entre os parentais. A maioria dos *primers* polimórficos apresentou só uma banda, porém alguns deles detectaram mais de um loco polimórfico. As seqüências de microssatélites estiveram presentes nos onze cromossomos, gerando um mapa com 1720 cM, com intervalo médio entre marcas de 19,5 cM. A inclusão de marcadores SSR no mapa saturado será de grande utilidade para a seleção assistida por marcadores moleculares e, para isso, é necessário que mais SSR sejam desenvolvidos para feijoeiro (Blair et al., 2003).

Considerando os trabalhos de Blair et al. (2003) e Yu et al. (2000), o mapa integrado conta com cinco a vinte marcadores SSR por grupo de ligação. Blair et al. (2003) compararam o seu mapeamento com o obtido por Yu et al. (2000) e encontraram grande consistência na localização das marcas SSR ao longo do genoma, mesmo sendo utilizadas diferentes populações.

A seleção direta para reação a doenças não é uma prática adequada em algumas situações devido à falta de métodos de seleção apropriados, à falta de informação sobre raças para discriminação de genes específicos de reação, às restrições de quarentena, à inabilidade de identificar genes ou às combinações gênicas, e à ocorrência de diversos patógenos e suas raças concomitantemente. Nesses casos a seleção assistida seria de grande utilidade, especialmente para a piramidação de alelos de resistência. Por essa razão, o mapeamento de genes que controlam a reação a patógenos tem sido uma das prioridades em programas que visam identificar marcadores associados à reação a patógenos.

Visando identificar genes para reação a antracnose, Adam-Blondon et al. (1994) usaram RFLP, entre outros marcadores, para desenvolver um mapa cobrindo 567,5 cM. Além disso, foram identificados por Young et al. (1998)

marcadores RAPD ligados a 3,4 cM ao alelo Co-4², que confere resistência à antracnose do feijoeiro. A partir da identificação desses marcadores, foram desenvolvidos SCARs com o objetivo de selecionar famílias com a presença do alelo que confere a resistência, e também de identificar o alelo Co-7, que confere resistência a outras raças da antracnose. Silva & Santos (2001) detectaram a ligação entre o marcador identificado pelo primer OPL04 e o alelo Co-4², e indicam esse marcador como excelente para a seleção assistida devido a sua ligação completa com o alelo Co-4². Linhagens contendo apenas o alelo Co-7 foram identificadas (Pereira, 2003). A marcação desses alelos facilitaria a piramidação genética, fazendo com que possam ser desenvolvidas cultivares com alelos de resistência em diferentes genes e que sejam, por essa razão, cultivares com resistência à antracnose mais duradoura (Kelly & Miklas, 1992).

Kelly et al. (2003) revisaram uma série de estudos em que genes de reação às principais doenças do feijoeiro foram mapeados e inseridos no mapa integrado. Para a antracnose, mais de dez genes foram identificados e seis marcadores ligados a eles foram mapeados. O gene Co-1 foi inserido no grupo de ligação B1, o Co-2 no grupo B11, Co-4² no grupo B8, Co-6 no B7 e Co-9 no grupo B4.

A ferrugem do feijoeiro é uma doença com grande número de raças e a reação a cada raça é controlada por diferentes genes; para alguns deles já foram identificados marcadores RAPD, como por exemplo os alelos Ur-7 (Park et al., 2000), Ur-9 (Park et al., 1999 e Jung et al., 1998) e Ur-12 (Jung et al., 1998). Kelly et al. (2003) utilizaram o mapa integrado de Freyre et al. (1998) para inserir alguns dos genes de reação à ferrugem do feijoeiro, dentre eles o Ur-5, que se encontra no grupo de ligação B4, Ur-3 e Ur-11, ambos no grupo B11, o Ur-9, mapeado no grupo B1, o Ur-12 no grupo B7, e o Ur-4 no grupo B6.

O oídio é uma doença que tem se agravado com a expansão do cultivo de feijoeiro na safra de inverno. Porém, é problema mais sério na seca (fevereiro a maio), visto que as condições favoráveis para o desenvolvimento do patógeno, como temperatura moderada e baixa umidade relativa do ar, estão presentes nessa safra. Melo (2000) e Melo et al. (2002) avaliaram a reação ao oídio por meio de diagrama de notas, obtendo estimativas altas de herdabilidade (87,94 a 94,93%) e alta interação genótipos por ambientes. Os autores relataram a incidência da doença em todas as famílias avaliadas. Porém, houve famílias com maiores níveis de resistência, o que possivelmente tenha sido causado pela presença de alelos que conferiram resistência vertical em um dos genitores, e de outros que conferiram resistência horizontal no segundo genitor. Melo (2000) encontrou, pelo processo de regressão linear, doze QTLs associados à reação ao oídio e dez pelo método do mapeamento por intervalo composto. Poucos foram os QTLs estáveis, implicando em pronunciada interação QTLs por épocas e QTLs por locais. O autor sugerindo que os marcadores OPD-08 e OPN-10 são promissores para uso na seleção para reação ao oídio.

A mancha angular era considerada uma doença de pouca importância para o feijoeiro porém com o cultivo da safra da seca com irrigação, as condições ambientais para o desenvolvimento da doença fizeram com que a sua importância aumentasse. A reação à mancha angular é do tipo vertical (Ferreira et al., 1999) e horizontal. Estudos sobre o controle genético da reação à mancha angular ainda não são conclusivos. Bett & Michaels (1995) citaram dois genes no controle do caráter, Rezende et al. (1999) encontraram dois genes com ação epistática recessiva dupla, e Rezende (2000) verificou a presença de apenas um gene no controle do caráter. A reação às quatro diferentes raças de mancha angular foi estudada por Faleiro et al. (2003a), sendo encontradas herança monogênica, digênica e digênica com efeito complementar dos genes dependendo da raça do patógeno. Esses resultados corroboram com Melo (2000)

e Melo et al. (2002), que ressaltaram que as diferentes conclusões sobre o controle genético podem ser consequência do uso de diferentes cultivares de feijoeiro usadas como genitoras, raças de mancha angular e condições ambientais. Os autores encontraram herdabilidades para reação à mancha angular variando de 44,44 a 58,86%. Melo (2000) sugeriu que, na situação de baixa herdabilidade, a seleção assistida por marcadores moleculares torna-se mais vantajosa. Isso ocorre especialmente pelo grande número de raças do patógeno, que causa instabilidade na resistência vertical, aumentando, assim, a importância da resistência horizontal. O autor constatou também a presença de interação genótipos por ambientes do tipo complexa. Encontrou, pelo processo de regressão linear, dez QTLs associados à reação à mancha angular e, pelo método de mapeamento por intervalo composto, dois QTLs. O autor sugeriu que os *primers* OPN-02 e OPN-07 sejam empregados na seleção assistida para reação à mancha angular. Os marcadores RAPD também foram usados por Faleiro et al. (2003a) para identificar, em um mesmo grupo de ligação, dois QTLs para a reação à mancha angular. Marcadores SSR e RAPD foram associados à mancha angular recentemente, empregando-se a linhagem ESAL 550 (Silva et al., 2003).

O mosaico dourado do feijoeiro é uma doença virótica para a qual ainda não foram identificadas fontes de resistência. Porém, foi identificado um marcador RAPD fortemente ligado ao alelo recessivo *bgm-1*, que confere resistência parcial à doença. Esse marcador já vem sendo usado em programas de melhoramento no Caribe e na América Central que, por meio da seleção assistida, proporcionou o desenvolvimento da cultivar Genuine com moderada tolerância ao mosaico dourado. Os QTLs associados às fontes de resistência parcial foram alocadas nos grupos de ligação B4 e B7 do mapa integrado (Kelly et al., 2003).

Os marcadores RAPD foram usados por Jung et al. (1997) para construir um mapa de ligação com 426 cM e encontrar QTLs para reação ao cretamento bacteriano comum. Os QTLs foram responsáveis por 18 a 53% da variação fenotípica. A reação a essa doença foi mapeada e seus QTLs inseridos nos grupos de ligação B2, B5, B7 e B9 (Kelly et al., 2003).

Jung et al. (2003) identificaram QTLs responsáveis pela reação a mancha bacteriana marrom (*bacterial brown spot*). Esses QTLs explicaram até 46 % da reação ao patógeno. Porém, nos dois anos em que o trabalho foi conduzido, houve diferentes QTLs se expressando de acordo com as variações ambientais. Os autores compararam as regiões genômicas encontradas com as de estudos anteriores, visando identificar a reação a cretamento bacteriano comum, e sugeriram que um só QTL poderia controlar a reação a ambos os patógenos. Os autores mencionaram que a seleção assistida por marcadores moleculares irá funcionar com maior eficiência, especialmente devido à baixa herdabilidade da reação da planta ao patógeno.

Além de estudos visando identificar marcadores ligados a genes que conferem reação a doenças, outros caracteres foram marcados. McClean et al. (2002) identificaram marcadores RAPD ligados a três genes que controlam a coloração do grão do feijão e usaram o mapa integrado de Freyre et al. (1998) para inserir marcadores ligados aos genes C, G e V. O gene C foi inserido no grupo B2, o gene G no B4 e o gene V no B6.

O gene que controla o hábito de crescimento indeterminado no feijoeiro é flanqueado por dois marcadores moleculares a 1,2 e 3,8 cM (Parker et al., 1999). O que faz com que os autores sugiram o uso da seleção assistida para o hábito de crescimento do feijoeiro.

Os marcadores SSR usados por Yu et al. (2000) para mapear o genoma do feijoeiro também determinaram posições no mapa para os genes que

codificam as proteínas glutamina sintetase, endoquitinase, 3 α -glicerol-3 fosfatase aciltransferase, NADP-dependent málica e quinase.

Marcadores RAPD ligados a alelos que respondem à sensibilidade ao fotoperíodo no feijoeiro foram identificados por Gu et al. (1998). Essa característica tem grande importância em regiões temperadas, uma vez que a maioria das cultivares são sensíveis ao comprimento do dia, o que faz com que o feijoeiro não floresça em altas latitudes. Foram encontrados dois marcadores co-segregantes aos genes Ppd e Hr, que controlam a sensibilidade ao fotoperíodo e que têm potencial para serem usados na seleção assistida.

O genoma do feijoeiro foi, recentemente, mapeado empregando RAPD por Melo (2000) com o objetivo de identificar QTLs para diversos caracteres relacionados à produtividade. O peso de 100 sementes foi avaliado em diferentes condições ambientais e teve herdabilidade variando de 53,95 a 88,66 %. Na análise conjunta do peso de 100 sementes foi encontrado o efeito da interação genótipos por ambientes. Quanto à produtividade de grãos, foram estimadas herdabilidades variando de 24,50 a 50,29 %. Na análise conjunta foram obtidas interações entre famílias e locais, famílias e épocas, e também a interação tripla. Dentre elas, a mais pronunciada foi a interação entre famílias e épocas de cultivo. O autor constatou também a presença de interação do tipo complexa e baixa correlação entre as famílias nos diferentes ambientes, o que dificulta o trabalho de seleção. Pelo processo de regressão linear encontrou-se 23 QTLs associados à produtividade de grãos e dezoito associados ao peso de 100 sementes. Já pelo método do mapeamento por intervalo composto, foram identificados oito QTLs para produtividade de grãos e quatro para peso de 100 sementes. Poucos QTLs foram estáveis, implicando em pronunciada interação QTLs por épocas e QTLs por locais. O autor concluiu indicando os marcadores OPN-02 e OPM-06, e OPO-20 e OPN-07 como promissores para a seleção assistida para peso de sementes e produtividade de grãos, respectivamente. O

autor ressaltou também o marcador OPD-08, que esteve ligado a todas as características estudadas, exceto reação à mancha angular. Logo, esse marcador deve estar próximo a um QTL de grande importância para o desenvolvimento do feijoeiro e tem grande potencial para a utilização no melhoramento, devido à sua atuação no sentido de reduzir os danos causados pelo oídio e de aumentar a produtividade de grãos.

Três QTLs associados ao tamanho de sementes de feijão foram identificados por Koinange et al. (1996), sendo dois deles inseridos nos grupos de ligação B7, e o terceiro no grupo B1. Park et al. (2000) identificaram QTLs para o tamanho da semente e os alocaram nos grupos B4 e B7. Possivelmente, os QTLs identificados por Koinange et al. (1996) e Park et al. (2000) sejam os mesmos e correspondam ao loco da proteína faseolina presente na semente de feijão e que desempenha papel importante no seu peso em amplo espectro de *backgrounds* genéticos.

No mapeamento realizado por Tar'an et al. (2002), foram encontrados dois QTLs para o peso de 100 sementes ligados a marcadores AFLP a 2 e 8 cM, inseridos nos grupos B2 e B10, explicando 8,6 e 14,6% da variação fenotípica isoladamente e 17,8% em conjunto. Para a produtividade de grãos foram encontrados três QTLs ligados a marcadores RFLP e SCAR, dois deles ligados a 6 cM, e um a 10 cM. Em conjunto, os três QTLs explicaram 27,8% da variação e, isoladamente, explicaram de 8,6 a 14,4%. Esses QTLs foram inseridos nos grupos de ligação B5, B9 e B11. A avaliação dos QTLs em diferentes ambientes mostrou que poucos deles se expressaram nas diversas situações consideradas. Apenas 25% dos QTLs mostraram-se presentes na análise em que foram utilizadas as médias dos locais, porém os QTLs estáveis mostraram-se em posições constantes.

Os marcadores RAPD e morfológicos foram usados por Faleiro et al. (2003b) para identificar QTLs associados ao peso de 100 sementes de feijão. Os QTLs encontrados pelos autores explicaram cerca de 36,07 % da variação fenotípica.

Com o objetivo de identificar QTLs que controlam o peso de sementes de soja e de determinar a existência de genes ortólogos para peso de sementes, Maughan et al. (1996) compararam os gêneros *Glycine* e *Vigna* com o emprego marcadores RAPD, SSR e RFLP para o mapeamento e identificação de QTLs. Os marcadores explicaram cerca de 50 % da variação e mostraram interações epistáticas digênicas. A comparação dos mapas obtidos pelos autores e os mapas pré-existentes para caupi e *vigna* mostrou que regiões do genoma mantiveram-se conservadas.

A divergência entre os grupos gênicos Mesoamericano e Andino forneceria a oportunidade para aumentar a base genética do feijoeiro e transferir alelos de um grupo para outro. Porém, o sucesso nessa transferência é baixa, pois as interações epistáticas de cada grupo gênico proporcionam aumento na produtividade em cada grupo, mas quando são quebradas pela recombinação levam à diminuição do desempenho (Kelly et al., 2003).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, A. F. B. **Predição do potencial genético de populações segregantes do feijoeiro utilizando genitores inter-raciais.** 1997. 79 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.

ADAM-BLONDOM, A. L.; SEVIGNAC, M.; BANNEROT, H.; DRON, M. SCAR, RAPD, and RFLP markers linked to dominant gene (Are) conferring resistance to anthracnose in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 88, n. 6/7, p. 865-870, Aug. 1994.

AGGARWAL, V. D.; SINGH, T. P. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in Kidney-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Indian Journal of Agricultural Science**, New Delhi, v. 43, n.9, p. 845-848, Sept. 1973.

AGUIAR, A. M. **Uso do delineamento III com marcadores moleculares para a análise genética da produção de grãos e seus componentes em milho.** 2003. 127 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, Piracicaba.

ARIYARATHNE, H. M.; COYNE, D. P.; JUNG, G.; SKROCH, P. W.; VIDAVER, J. R.; STEADMAN, A. K.; MIKLAS, P. N.; BASSETT, M. J. Molecular mapping of disease resistance genes for halo blight, common bacterial blight, bean common mosaic virus in a segregating population of common bean. **Journal American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 124, n. 3, p. 654-662, May 1999.

BAILEY, N. T. J. **Introduction to the mathematical theory of genetic linkage.** London: Oxford University Press, 1961. 298 p.

BASSETT, M. J. A revised linkage map of common bean. **Hort Science**, Alexandria, v. 26, n. 7, p. 834-836, July 1991.

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.

BEARZOTI, E. Mapeamento de QTL In: PINHEIRO, J. B.; CARNEIRO, I.F. (Orgs.) **Análise de QTL no melhoramento de plantas**. Goiânia: FUNAPE, 2000. p. 63-224.

BEAVIS, W. D.; GRANT, D.; ALBERTSEN, M.; FINCHER, R. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their association with quantitative trait loci. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 83, n. 2, p. 141-145, 1991.

BETT, K. E.; MICHAELS, T. E. A two-gene model for powdery mildew resistance in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 38, p. 145-146, 1995.

BLAIR, M. W.; PEDRAZA, F.; BUENDIA, H. F.; GAITÁN-SOLÍS, E.; BEEBE, S. E.; GEPTS, P.; TOHME, J. Development of a genome-wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 8, p. 1362-1374, Sept. 2003.

CAMACHO, L. H.; CARDONA, C.; OROZCO, S. H. Variâncias genéticas y herdabilidad en caracteres quantitativos del Frijol. In: CONGRESSO NACIONAL DE INGENIEROS AGRONOMOS, 3., 1965, Manizales, Colombia. **Anais...** Manizales, Colombia, 1965. p. 86-87.

CHAVES, L. J. Interação genótipos por ambientes. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S.; VALADARES-INGLIS, M. C. (Org.). **Recursos genéticos e melhoramento - plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 673-714.

CHUNG, S. H.; STEVENSON, E. Diallel analysis of the genetic variation in some of quantitative traits in dry beans. **New Zeland Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 16, n. 3, p. 223-231, May 1973.

COCKERHAM, C. C.; ZENG, Z. B. Design III with marker loci. **Genetics**, Baltimore, v. 143, n. 3, p. 1437-1456, July 1996.

COLLICCHIO, E. **Associação entre o porte da planta e o tamanho de grãos**. 1995. 98 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

COLLICHIO, E.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Associação entre o porte da planta do feijoeiro e o tamanho dos grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 32, n. 3, p. 297-304, mar. 1997.

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

COYNE, D. P. Correlation, heritability and selection of yield components in field beans, *Phaseolus vulgaris*. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 85, n. 2, p. 366-373, Mar. 1968.

DAVIS, J. H.; EVANS, A. M. Selection indices using plant type characteristics in navy beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **The Journal of Agricultural Sciences**, Cambridge, v. 89, n. 2, p. 341-348, Aug./Dec. 1977.

DREHER, K.; KHAIRALLAH, M.; RIBAUT, J. M.; MORRIS, M. Moneu matters (I): costs of field and laboratory procedures associated with conventional and marker-assisted maize breeding at CIMMYT. **Molecular Breeding**, Amsterdam, v. 11, p. 221-234, 2003.

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

EDWARDS, M. D.; HELENTJARIS, T.; WRIGHT, S.; STUBER, C. W. Molecular-marker-facilitated investigation of quantitative trait loci in maize. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 83, n. 6/7, p. 765-74, Apr. 1992.

EDWARDS, M. D.; STUBER, C. W.; WENDEL, J. F. Molecular-marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. Numbers, genomic distribution and types of gene action. **Genetics**, Bethesda, v. 116, n. 1, p. 113-125, May 1987.

EMERSON, R. A.; BEADLE, Q. W.; FRASER, A. C. **A summary of linkage studies in maize**. Cornell: Cornell University Agronomy Experimental Station, 1930. Memoir 180.

FALEIRO, F. G.; RAGAGNIN, V. A.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Use of molecular markers to accelerate the breeding of common bean lines resistant to rust and anthracnose. **Euphytica**, Wageningen, v. 138, n. 3, p. 213-218, Aug. 2004.

FALEIRO, F. G.; RAGAGNIN, V. A.; SCHUSTER, I.; CORRÊA, R. X.; GOOD-GOD, P. I.; BROMMONSHENKEL, S. H.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Mapeamento de genes de resistência do feijoeiro à ferrugem, antracnose, mancha-angular usando marcadores RAPD. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 28, n. 1, p. 59-66, jan./mar. 2003a.

FALEIRO, R.G.; SCHUSTER, I.; RAGAGNIN, V. A.; CRUZ, C. D.; CORRÊA, R. X.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Caracterização de linhagens endogâmicas recombinantes e mapeamento de locos de características quantitativas associados a ciclo e produtividade do feijoeiro-comum. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 12, p. 1387-1397, dez. 2003b.

FALEIRO, F. G.; VINHADELI, W. S.; RAGAGNIN, V. A.; CORRÊA, R. X.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. RAPD markers linked to a block of genes conferring rust resistance to the common bean. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 23, n. 2, p. 399-402, June 2000.

FERREIRA, C. F.; BORÉM, A.; CARVALHO, G. A.; NIETSCHKE, S.; JÚNIOR, T. J. P.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Identificação de marcadores RAPD ligados ao gene da resistência à raça 63.39 da Mancha-angular do feijoeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 2, p. 247-252, 1999.

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

FREYRE, R.; SKROCH, P. W.; GEFFROY, V.; ADAM-BLONDON, A. F.; SHIRMOHAMADALI, A.; JOHNSON, W. C.; LLACA, C.; NODARI, R. O.; PEREIRA, P. A.; TSAI, S. M.; TOHME, J.; DROM, M.; NIENHUIS, J.; VALLEJOS, C. E.; GEPTS, P. Towards an integrated linkage map of common bean. 4. Development of a core linkage map and alignment of RFLP maps. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 97, n. 5/6, p. 847-856, Oct. 1998.

- GAITÁN-SÓLIS, E.; DUQUE, M. C.; EDWARDS, K. J.; TOHME, J. Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Crop Science**, Madison v. 42, n. 6, p. 2128-2136, Nov./Dec. 2002.
- GEPTS, P.; NODARI, R.; TSAI, S. M.; KOINANGE, E. M. K.; LLACA, V.; GILBERTSON, R.; GUZMAN, P. Linkage mapping in common bean. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 36, p. xxiv-xxxvii, 1993.
- GONÇALVES, M. C.; CORREA, A. M.; DESTRO, D.; SOUZA, L. C. F.; SOBRINHO, T. A. Correlations and path analysis of common bean grain yield and its primary components. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Londrina, v. 3, n. 3, p. 217-222, 2003
- GONÇALVES, P. R. **Obtenção de linhagens de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) com tipo de grão Carioca e resistentes a antracnose e mancha angular**. 1995. 65 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.
- GU, W.; ZHU, J.; WALLACE, D. H.; SINGH, S. P.; WEEDEN, N. F. Analysis of genes controlling photoperiod sensitivity in common bean using DNA markers. **Euphytica**, Wageningen, v. 102, n. 1, p. 125-132, 1998.
- HALDANE, J. B. S. The recombination of linkage values, and the calculation of distance between the loci of linkage factors. **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 8, n. 2, p. 299-309, 1919.
- HALDANE, J. B. S.; SPRUNT, A. D.; HALDANE, N. M. Reduplication in mice. **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 5, p. 133, 1915.
- HALEY, C. S.; KNOTT, S. A. A simple regression method for mapping quantitative trait loci in line crosses using flanking markers. **Heredity**, Edinburgh, v. 69, n. 4, p. 315-394, Oct. 1992.
- JANSEN, R. C. Interval mapping of multiple quantitative trait loci. **Genetics**, Bethesda, v. 135, n. 1, p. 205-211, Sept. 1993.

JANSEN, R.C.; van OOIJEN, J. W.; STAM, P.; LISTER, C.; DEAN, C.
Genotype-by-environment interaction in genetic mapping of multiple trait loci.
Theoretical and Applied Genetics, Berlin, v. 91, n. 1, p. 33-97, July 1995.

JIANG, C.; ZENG, Z. B. Multiple trait analysis of genetic mapping for
quantitative trait loci. **Genetics**, Bethesda, v. 140, n. 3, p. 1111-1127, July 1995.

JOHNSON, W. C.; GUZMAN, P.; MANDALA, D.; MKANDAWIRE, A. B. C.;
TEMPLE, S. GILBERTSON, R. L.; GEPTS, P. Molecular tagging of the bc-3
gene for introgression into Andean common bean. **Crop Science**, Madison, v.
37, n. 1, p. 248-254, Jan./Feb. 1997.

JUNG, G.; ARIYARATHNE, H. M.; COYNE, D. P.; NIENHUIS, J. Mapping
QTL for bacterial brown spot resistance under natural infection in field and
seedling stem inoculation in growth chamber in common bean. **Crop Science**,
Madison, v. 43, n. 1, p. 350-357, Jan./Feb. 2003.

JUNG, G.; COYNE, D. P.; BOKOSI, J.; STEADMAN, J. R.; NIENHUIS, J.
Mapping genes for specific and adult plant resistance to rust and abaxial leaf
pubescence and their genetic relationships using randomly amplified polymorphic
DNA (RAPD) marker in common bean. **Journal of the American Society for
Horticultural Science**, Alexandria, v. 123, n. 5, p. 859-863, Sept. 1998.

JUNG, G.; COYNE, D. P.; SKROCK, P. W.; NIENHUIS, J.; ARNAUD-
SANTANA, E.; BOKOS, J.; ARIYARATHNE, H. M.; STEADMAN, J. R.
BEARVER, J. S.; KAEPLER, S. M. Molecular marker associated with plant
architecture and resistance to common blight, web blight and rust in common
bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of American Society of Horticultural
Science**, Alexandria, v. 121, n. 3, p. 794-803, May 1996.

JUNG, G.; SKROCK, P. W.; COYNE, D. P.; NIENHUIS, J.; ARNAUD-
SANTANA, E.; ARIYARATHNE, H. M.; KAEPLER, S. M.; BASSETT, M. J.
Molecular-marker-based genetic analysis of tepary bean-derived common
bacterial blight resistance of different stages of common bean. **Journal of
American Society Horticultural Science**, Alexandria, v. 122, n. 3, p. 329-337,
May 1997.

KAO, C. H. On the differences between maximum likelihood and regression interval mapping in the analyses of quantitative trait loci. **Genetics**, Bethesda, v. 156, n. 2, p.855-865, Oct. 2000.

KAO, C. H.; ZENG, Z. B. Modeling epistasis of quantitative trait loci using Cockerham's model. **Genetics**, Bethesda, v. 160, n. 3, p. 1243-1261, Mar. 2002.

KAO, C. H.; ZENG, Z. B.; TEASDALE, R. D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Bethesda, v. 152, n. 3, p. 1203-1216, July 1999.

KELLY, J. D.; GEPTS, P.; MIKLAS, P. N.; COYNE, D. P. Tagging and mapping of genes and QTL and molecular marker-assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 82, n. 2/3, p. 135-154, May 2003.

KELLY, J. D.; MIKLAS, P. N. The role of RAPD breeding for disease resistance in common bean. **Molecular Breeding**, Amsterdam, v. 4, n. 1, p. 1-11, Jan. 1992.

KOINANGE, E. M. K.; SINGH, S. P.; GEPTS, P. Genetic control of the domestication syndrome in common-bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1037-1045, July/Aug. 1996.

KOLKMAN, J. M.; KELLY, J. D. QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 2, p. 539-548, Mar./Apr. 2003.

KOSAMBI, D. D. The estimation of map distance from recombination values. **Annual of Eugenics**, Londres, v. 12, n. 2, p. 172-175, 1944.

LANDE, R.; THOMPSON, D. Efficiency of marker-assisted selection in improvement of quantitative traits. **Genetics**, Bethesda, v. 142, n. 3., p. 743-756, Mar. 1990.

LANDER, E. S.; BOTSTEIN, D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative trait using RFLP linkage maps. **Genetics**, Bethesda, v. 121, n. 1, p. 185-199, 1989.

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

LEE, M. DNA markers and plant breeding program. **Advances in Agronomy**, New York, v. 55, p. 265-344, 1995.

MALYSHEV, S. V.; KARTEL, N. A. Molecular markers in mapping of plant genomes. **Molecular Biology**, New York, v. 31, n. 2, p. 163-171, Mar./Apr. 1997.

MARQUES JUNIOR, O. G.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; SANTOS, J. B. Viabilidade do emprego de notas na avaliação de alguns caracteres do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Revista Ceres**, Viçosa, v. 44, n. 254, p. 411-420, jul./ago. 1997.

MAUGHAN, P. J.; SAGHAI-MAROOF, M. A.; BUSS, G. R. Molecular-marker analysis of seed-weight: genomic locations, gene action, and evidence of orthologous evolution among three legume species. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 93, n. 4, p. 574-579, Sept. 1996.

McCLEAN, P. E.; LEE, R. K.; OTTO, C.; GEPTS, P.; BASSETT, M. J. Molecular and phenotypic mapping of genes controlling seed coat pattern and color in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **The Journal of Heredity**, Washington, v. 93, n. 2, p.148-152, Mar./Apr. 2002.

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

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; FERREIRA, D. F. Mapeamento de QTLs para reação ao oídio a mancha angular de feijoeiro- comum em diferente locais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37 n. 8, p. 1115-1126, ago. 2002.

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Choice of parents to obtain common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars tolerant to low temperatures at adult stage. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 20, n. 2, p. 283-292, June 1997.

MENDONÇA, H. A. **Escolha de populações segregantes de feijoeiro utilizando parâmetros genéticos, fenotípicos e marcadores RAPD**. 2001. 100 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

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

MIKLAS, P. N.; DELORME, R.; STONE, V.; DALY, M. J.; STAVELY, J. R.; STEADMAN, J. R.; BASSETT, M. J.; BEAVER, J. S. Bacterial, fungal, virus disease loci mapped in a recombinant inbred common bean population ('Dorado/XAN176'). **Journal American Society of Horticultural Science**, Alexandria, v. 125, n. 2, p. 476-481, Mar. 2000.

MIKLAS, P. N.; JOHNSON, E.; STONE, V.; BEAVER, J. S.; MONTOYA, C.; ZAPATA, M. Selective mapping of QTL conditioning disease resistance in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1344-1351, July/Aug. 1996.

MIKLAS, P. N.; JOHNSON, W. C.; DELORME, R.; GEPTS, P. QTL conditioning physiological resistance and avoidance to white mold in dry bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 2, p. 309-315, Mar./Apr. 2001a.

MIKLAS, P. N.; RILEY, R. H.; GRAFTON, K. F.; GEPTS, P. Quantitative trait loci (QTL) conditioning resistance to white mold in common bean. In: **Proceedings of the workshop on AXI International Sclerotinia**, York, July 8-12, p. 59-60, 2001b.

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

MORRIS, M.; DREHER, K.; RIBAUT, J. M.; KHAIRALLAH, M. Money matters (II): costs of maize inbred line conversion schemes at CIMMYT using conventional and marker-assisted selection. **Molecular Breeding**, Amsterdam, v. 11, n. 3, p. 235-247, Apr. 2003.

MOTTO, M.; SORESSI, G. P.; SALAMINI, F. Seed size inheritance in a cross between wild cultivated beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetica**, The Hague, v. 49, n. 1, p. 31-36, Jan. 1978.

NIENHUIS, J.; SINGH, S. P. Genetics of seed yield and its componets in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle American origin II. Genetic variance, heritability and expected response from selection. **Plant Breeding**, Cambridge, v. 101, n. 2, p. 105-106, June 1988.

NODARI, R. O.; TSAI, S. M.; GILBERTSON, R. L.; GETPS, P. Towards na integrated linkage map of common bean, 2. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlim, v. 85, n. 5, p. 513-520, 1993.

PANIAGUA, C. V.; PINCHINAT, A. M. Criterios de selección para mejorar el rendimiento de grano en fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.). **Turrialba**, Costa Rica, v. 26, n. 2, p. 126-131, Abr./ Jun. 1976.

PARK, S. O.; COYNE, D. P.; BOKOSI, J. M.; STEADMAN, J. R. Molecular markers linked to genes for specific rust resistance and indeterminate growth habit in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 105, n. 2, p. 133-141, 1999.

PARK, S. O.; COYNE, D. P.; JUNG, G.; SKROCH, P. W.; ARNAUD-SANTANA, E.; SETADMEN, J. R.; ARIYARATHNE, H. M.; NIENHUIS, J. Mapping of QTL for seed size and shape traits in common bean. **Journal American Society of Horticultural Science**, Alexandria, v. 125, n. 2, p. 466-475, Mar. 2000.

PARK, S. O.; COYNE, D. P.; STEADMAN, J. R. Mapping of QTL for resistance to white mold disease in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 4, p. 1253-1262, July/Aug. 2001.

PARLEVLIT, J. E. Disease resistance in plants and its consequences for plant breeding. In: FREY, J. K. **Plant Breeding II**. Iowa: The Iowa State University Press, 1981. p. 309-364.

PATERNIANI, E. Maize breeding in the tropics. **Critical Reviews in Plant Science**, Boca Raton, v. 9, n. 2, p. 125-154, Feb. 1990.

PEREIRA, H. S. **Seleção de linhagens de feijão tipo carioca com pirâmide de alelos de resistência à antracnose e outros fenótipos favoráveis.** 2003. 78 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas). Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

POSA-MACALINCAG, M. C. T.; HOSFIELD, G.L.; GRAFTON, K. F.; UEBERSAX, M. A.; KELLY, J. D. Quantitative trait loci (QTL) analyses of cooking quality in kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal American Society of Horticultural Science**, Alexandria, v. 127, n. 4, p. 608-615, July 2002.

RAMALHO, M. A. P.; ANDRADE, L. A.; TEIXEIRA, N. C. S. Correlações genéticas e fenotípicas entre caracteres de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Prática**, Lavras, v. 3, n. 1, p. 63-70, jan./jul. 1979a.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; CECÍLIA, F. C. S.; ANDRADE, M. A. Seleção de progênies no feijão “Pintado” e estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos. **Ciência e Prática**, Lavras, v. 3, n.1, p. 51-57, jul./set. 1979b.

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

REIS, W. P.; RAMALHO, M. A. P.; PINTO, C. A. B. P. Herança do tamanho da semente do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Prática**, Lavras, v. 5, n. 1, p. 66-71, jan./jun. 1981.

REYNA, N.; SNELLER, C. H. Evaluation of marker-assisted introgression of yield QTL alleles into adapted soybean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 4, p. 1317-1321, July/Aug. 2001.

REZENDE, V. F. **Caracteres agronômicos e marcadores RAPD associados ao gene de reação ao agente causal do oídio no feijoeiro.** 2000. 60 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas). Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

REZENDE, V. F.; RAMALHO, M. A. P.; CORTE, H. R. Genetic control of common bean (*Phaseolus vulgaris*) resistance to powdery mildew (*Erysiphe polygone*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 2, p. 233-236, June 1999.

SANTOS, J. B. Emprego de marcadores moleculares no melhoramento de plantas. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS: melhoramento de plantas na era dos marcadores moleculares, 6., 2002, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2002. p. 14-19.

SANTOS, J. B.; VENCOVSKY, R. Controle genético de alguns componentes do porte da planta do feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 9, p. 957-963, set. 1986.

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

SARAFI, A. A yield component selection experimental involving american and iranian cultivars of the common bean. **Crop Science**, Madison, v. 18, n. 1, p. 5-15, Jan./Feb. 1978.

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

SCHNEIDER, K. A.; GRAFTON, K. F.; KELLY, J. D. QTL analyses of resistance to *Fusarium* root rot in bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 2, p. 535-542, Mar./Apr. 2001.

SENIOR, M. L.; CHIN, E. C. L.; LEE, M.; SMITH, J. S. C.; STUBER, C. W. Simple sequence repeat marker developed from maize sequences found in the GENE BANK database: map construction. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 6, p. 1676-1683, Nov./Dec. 1996.

SILVA, G. F.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Identification of SSR- and RAPD markers linked to a resistance allele for angular leaf spot in the common bean (*Phaseolus vulgaris*) line ESAL 550. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, n. 4, p.459-464, Dec. 2003.

SILVA, H. D. Interação Marcadores Moleculares e x Ambientes. In: SIMPÓSIO DE ATUALIZAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS: melhoramento de plantas na era dos marcadores moleculares, 6., 2002, Lavras. **Anais...** Lavras: UFLA, 2000. p. 44-49.

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

SINGH, S. P.; LEPIZ, R.; GUTIERREZ, S. A.; URREA, C.; MOLINA, A.; TERAN, H. Yield testing of early generation population of common bean. **Crop Science**, Madison, v. 30, n. 4, p. 874-878, July/Aug. 1990.

SOUZA, E. A. **Controle genético de alguns caracteres do feijoeiro**. 1993. 105 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

SOUZA JUNIOR, C. L. Sample size required to detect linkage between a marker and QTL. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 16, n. 2, p. 419-430, jun. 1993.

STUBER, C. W. Biochemical and molecular markers in plant breeding. In: DUDLEY, J. W.; HALLAUER, A. R.; RYDER, M. (Org.) **Plant breeding reviews** New York: John Wiley, 1992.

STUBER, C. W.; POLACCO, M.; SENIOR, M. L. Synergy of empirical breeding, marker-assisted selection, and genomics to increase crop yield potencial. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 6, p. 1571-1592, Nov./Dec. 1999.

TAKEDA, C.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Progeny test for the ESAL 501 x A 354 common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) hibrid at different locations. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 2, p. 771-779, jun. 1991.

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

TANKSLEY, S. D.; NELSON, J. C. Advances backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 92, n. 2, p. 191-203, Feb. 1996

TAR'AN, B.; MICHAELS, T. E.; PAULS, K. P. Genetic mapping of agronomic traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Crop Science**, Madison, v. 42, p. 544-556, Mar./Apr. 2002.

TARAMINO, G.; TINGLEY, S. Simple sequence repeats for germplasm analysis and mapping in maize. **Genome**, Ottawa, v. 93, n. 2, p. 277-287, Apr. 1996.

TEIXEIRA, F. F. **Controle genético do porte do feijoeiro**. 1997. 86 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

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

TINKER, N. A.; MATHER, D. E. Methods for QTL analysis with progeny replicated in multiple environments. **Journal of Quantitative Trait Loci**, 1995. Disponível em: <<http://probe.nalusda.gov:8000/otherdocs/jqtl/jqtl1995-01/jqtl15.htm>>. Acesso em: 24 ago. 1998.

TONGUTHAISRI, T. Genetic analysis of morfological characteristics of field bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as expressed in diallel cross. In: CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. **Resúmenes analíticos sobre frijól**. Cali, 1980. v. 5, p. 181-182.

VALLEJOS, C. E.; SAKIYAMA, N. S.; CHASE, C. D. A molecular marker-based linkagem map of *Phaseolus vulgaris* L. **Genetics**, Bethesda, v. 131, N. 3, p. 733-740, July 1992.

WEEDEN, N. F.; TIMMERMAN, G. M.; LU, J. Identifying and mapping genes of economic significance. **Euphytica**, Wageningen, v. 73, N. 1/2, p. 191-198, 1994.

XIE, C. Q.; XU, S. Z. Efficiency of multistage marker-assisted selection in the improvement of multiple quantitative traits. **Heredity**, Edinburgh, v. 80, N. 4, p. 489-498, Apr. 1998a.

XIE, C.; XU, S. Strategies of marker-aided recurrent selection. **Crop Science**, Madison, v. 38, N. 6, p. 1526-1535, Nov./Dec. 1998b.

YOUNG, R. A.; MELOTTO, M.; NODARI, R. O.; KELLY, J. D. Marker-assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, 'G2333'. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 96, n. 1, p. 87-94, Jan. 1998

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. 645-655, May/June 2001.

YOUSEF, G. G.; JUVIK, J. A. Enhancement of seedling emergence in sweet corn by marker-assisted backcrossing of beneficial QTL. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 1, p. 96-104, Jan./Feb. 2002.

YU, K.; PARK, S. J.; POYSA, V.; GEPTS, P. Integration of simple sequence repeat (SSR) marker into a molecular linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of Heredity**, Washington, v. 91, n. 6, p. 429-434, Nov./Dec. 2000.

ZENG, Z. B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Bethesda, v. 136, n. 4, p. 1457-1468, Apr. 1994.

ZIMMERMANN, M. J. O.; ROSIELLE, A. A.; WAINES, J. G.; FOSTER, K. W. A heritability and correlation study of grain yield, yield components, and harvest index of common bean in sole crop and intercrop. **Fields Crops Research**, Amsterdam, v. 9, n. 1, p. 109-118, Jan. 1984.

CAPÍTULO II

ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS DE CARACTERES AGRONÔMICOS DO FEIJOEIRO EM FAMÍLIAS DO CRUZAMENTO JALO EEP 558 X SMALL WHITE

RESUMO

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de microssatélites**. 2004. Cap. 2, p.59-99. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.¹

Avaliações fenotípicas e estimativas de parâmetros genéticos de caracteres de importância agrônômica auxiliam os melhoristas na condução de populações segregantes e na escolha de metodologias a serem adotadas no melhoramento. Essas avaliações e estimativas já foram obtidas para diversos caracteres do feijoeiro, especialmente os relacionados à produtividade de grãos. Porém, tendo em vista a diversidade genética do feijoeiro, as inúmeras condições de cultivo no Brasil e a intensificação da cultura, novos interesses por parte dos agricultores e melhoristas surgiram. Desta forma, tornam-se necessárias mais avaliações fenotípicas e estimativas de parâmetros genéticos. De acordo com essa situação, o objetivo desse capítulo foi avaliar, em diferentes condições ambientais, famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White quanto ao peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos, reação à mancha angular e ao oídio. Com os resultados dessas avaliações foi possível inferir que as famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White apresentaram diferenças significativas para os caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação ao oídio e à mancha angular e porte da planta. Os genitores foram altamente divergentes para o peso de 100 sementes e para reação à mancha angular sendo obtidas elevadas estimativas de herdabilidade para esses caracteres, o que mostrou o potencial da seleção fenotípica. O efeito do ambiente mostrou influenciar a expressão dos caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta, assim como a interação genótipos por ambientes, exceto para o porte onde não foi encontrado o efeito dessa interação. A decomposição da interação genótipos por ambientes mostrou o predomínio da porção complexa da interação para todos esses caracteres, embora no caso do peso de 100 sementes e da reação à mancha angular tenham sido obtidas estimativas das correlações de Pearson e Spearman com valores intermediários. A reação à mancha angular foi inversamente correlacionada com o peso de 100 sementes e diretamente correlacionada com o porte da planta.

¹ Comitê Orientador: João Bosco dos Santos – UFLA (Orientador).

ABSTRACT

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapping of QTLs for traits in common bean using microsatelites markers**. 2001. Cap. 2, p.59-99. Thesis (Doctorate in Genetics and Plant Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.¹

Phenotypic evaluations and estimates of genetic parameters for agronomical traits help breeders in conducting segregating populations and in choosing methodologies for breeding. These evaluations and estimates had already been obtained for many characters of common bean, especially related to grain yield. However, due to the great genetic diversity of the common bean and the innumerable crop conditions found in Brazil, new interests from farmers and breeders appeared. Thus, phenotypic evaluations and estimates of genetic parameters become necessary. The objective of this study was to evaluate, in different environments, segregating families from cross of Jalo EEP 558 and Small White cultivars for traits such as 100-seed weight, plant architecture, grain yield, reaction to angular leaf spot and oidium. It was possible to infer that the segregating families presented significant differences for all characters and the genitors were highly divergent for 100-seed weight and angular leaf spot reaction. High heritability estimates were obtained for 100-seed weight and to angular leaf spot reaction. Environment influenced the expression of 100-seed weight, grain yield, angular leaf spot reaction and plant architecture. Genotypes x environments interactions were significant for all traits except for plant architecture. Partitioning of the genotypes x environments interactions showed predominance for the complex portion for all characters. In the case of 100-seed weight and the angular leaf spot reaction estimates of Pearson and Spearman correlations were of moderate values. Reaction to angular leaf spot showed negative correlation with 100-seed weight and positive correlation with plant architecture.

¹ Guidance Committee: João Bosco dos Santos - UFLA (Major Professor).

1 INTRODUÇÃO

A avaliação fenotípica de caracteres de importância agronômica do feijoeiro e a estimação dos parâmetros genéticos desses caracteres já foram os objetivos de diversos estudos (Ramalho et al., 1993; Melo, 2000). Porém, tendo em vista a gama de condições em que o feijoeiro é cultivado no Brasil, especialmente as condições climáticas, os níveis tecnológicos dos seus produtores e a diversidade genética das cultivares disponíveis, é possível verificar que há necessidade de maiores avaliações.

O tamanho de grãos é um dos caracteres de maior importância nos programas de melhoramento do feijoeiro, pois é um dos componentes primários da produtividade de grãos e define a aceitação comercial de uma cultivar por preferência de mercado.

A reação à mancha angular até pouco tempo não era priorizada no melhoramento do feijoeiro, pois essa enfermidade era considerada de importância secundária, devido aos pequenos danos que causava, por ser doença de final de ciclo, e por estar presente apenas em poucas condições ambientais. Com a intensificação do cultivo do feijoeiro, esse patógeno passou a causar maiores danos, e por essa razão, atualmente a mancha angular é classificada entre as principais enfermidades do feijoeiro e tem grande enfoque em programas de melhoramento.

O oídio não é uma das doenças prioritárias a serem consideradas em programas de melhoramento, pois esses desenvolvem principalmente cultivares com grãos do tipo Carioca e Preto, e o oídio causa grandes danos em cultivares do grupo comercial Manteiga, ao qual pertence a cultivar Jalo EEP 558.

Portanto, quando são considerados cultivares desse grupo devem ser dedicados esforços visando à tolerância ao oídio.

Os genitores utilizados nesse estudo, as cultivares Jalo EEP 558 e Small White são originárias de diferentes centros de domesticação e por essa razão contrastantes em muitos aspectos. Entre eles, o tamanho de grãos e a reação à mancha angular, porém a divergência que apresentam para reação a oídio, produtividade de grãos e porte da planta é parcial e não representa a variabilidade existente no germoplasma do feijoeiro.

O objetivo foi avaliar em diversas condições ambientais, famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White quanto ao peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos, reação à mancha angular e ao oídio, e estimar parâmetros envolvidos no controle genético desses caracteres.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material genético

As cultivares Jalo EEP 558 e Small White, cujas características encontram-se na Tabela 3, foram as genitoras nesse trabalho. Elas foram hibridizadas seguindo a metodologia exposta por Ramalho et al. (1993), sob telado, na Universidade Federal de Lavras (UFLA), em 2000, e posteriormente obtida a geração F_2 , da qual foram tomadas 142 plantas. De cada planta F_2 foi extraído o DNA para a avaliação molecular e obtida uma família para as avaliações fenotípicas.

2.2 Avaliações fenotípicas e estimação de parâmetros genéticos

As avaliações fenotípicas foram realizadas em campo utilizando-se as famílias $F_{2:3}$, $F_{2:4}$, $F_{2:5}$ e $F_{2:6}$. A condução dos ensaios foi realizado na UFLA, Lavras-MG, localizada a latitude $21^{\circ} 14' S$, longitude $45^{\circ} 00' W$ e altitude 918 metros; na Fazenda Experimental da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG) em Lambari-MG, localizada a latitude $21^{\circ} 58' S$, longitude $45^{\circ} 21' W$ e altitude 887 metros; e na Embrapa Milho e Sorgo em Sete Lagoas-MG, localizada a latitude $19^{\circ} 28' S$, longitude $44^{\circ} 15' W$ e altitude 732 metros.

TABELA 3. Algumas características das cultivares Jalo EEP 558 e Small White.

Características	Jalo EEP 558	Small White
Grupo gênico	Andino	Mesoamericano
Genótipo de incompatibilidade	$dl_1dl_1Dl_2Dl_2$	$dl_1dl_1dl_2dl_2$
Tamanho de grãos / peso médio de 100 sementes (g)	Grande / acima de 30	Pequeno / abaixo de 20
Cor de grão	Amarelo	Branco
Porte	Planta tipo III, com guias longas e tendência a prostrada	Planta tipo III, planta com entre-nós longos e muito prostrada
Reação à Mancha Angular	Resistente	Suscetível
Reação ao Oídio	Suscetível	Resistência moderada

Foram realizadas oito avaliações, sendo duas na safra de inverno, em 2001 e 2002, ambas conduzidas em Lavras, e seis na safra da seca, sendo três em 2002 e três em 2003, conduzidas em Lavras, Lambari e Sete Lagoas. O delineamento experimental utilizado na maioria das avaliações foi o látice simples 12 x 12 (Ramalho et al., 2000), sendo os tratamentos os genitores e 142 famílias provenientes do cruzamento Jalo EEP 558 x Small White. Devido ao curto período entre as safras, em algumas avaliações, foi empregado o delineamento inteiramente casualizado (Gomes, 1990) com duas repetições para avaliar o peso de 100 sementes. Cada parcela experimental constou de 2 linhas de 2 m de comprimento com espaçamento entre linhas de 0,5 m e 15 sementes por metro linear, exceto na avaliação da safra de inverno em 2001, em que cada

parcela experimental foi formada por 2 linhas de 1 m. Os tratos culturais, adubação e irrigação foram os convencionais utilizados em cada localidade, considerando-se que cada área empregada tem grande tradição no cultivo do feijoeiro. Não foi realizado controle de doenças, pois o estudo envolveu a avaliação da reação a alguns patógenos.

A Tabela 4 expõe as safras e locais em que foram conduzidas as avaliações, as características consideradas e as gerações empregadas. A produtividade de grãos foi medida pelo peso da produtividade total de grãos por parcela, o peso de 100 sementes foi obtido pela pesagem em balança de precisão de uma amostra aleatória de 100 sementes obtida pela contagem manual. A avaliação da reação ao oídio (*Erysiphe polygoni*) e à mancha angular (*Phaeoisariopsis griseola*) foi feita considerando-se a incidência natural dos patógenos, por essa razão, nas situações em que eles não ocorreram, a reação às doenças não foi considerada. A chave descritiva, de notas variando de 1 a 5 (Tabela 6) foi adotada para avaliar a reação à mancha angular e ao oídio, sendo 1 atribuído quando a família se mostrou resistente ao patógeno, e 5 quando todas as plantas da parcela se mostraram altamente suscetíveis. A reação aos patógenos foi avaliada na fase final do ciclo por pelo menos dois avaliadores de forma independente. O porte da planta foi avaliado por meio da chave descritiva de notas de 1 a 5 (Tabela 5), sendo 1 atribuído às famílias com plantas de porte ereto e 5 às famílias em que todas as plantas apresentaram porte prostrado.

TABELA 4. Avaliações realizadas e suas safras, gerações, locais de condução e características consideradas.

Safra e geração	Locais de Condução	Características avaliadas
Inverno de 2001 (F _{2:3})	Lavras	Peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação a oídio.
	Lavras	Peso de 100 sementes, produtividade de grãos e reação a mancha angular.
Seca de 2002 (F _{2:4})	Lambari	Peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos, reação à mancha angular e a oídio.
	Sete Lagoas	Peso de 100 sementes e produtividade de grãos.
Inverno de 2002 (F _{2:5})	Lavras	Peso de 100 sementes, porte da planta produtividade de grãos.
	Lavras	Peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação à mancha angular.
Seca de 2003 (F _{2:6})	Lambari	Peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação à mancha angular.
	Sete Lagoas	Peso de 100 sementes, porte da planta e produtividade de grãos.

TABELA 5. Chave descritiva de notas empregadas para a avaliação da reação ao oídio e à mancha angular (adaptada de Rezende et al., 1999).

Nota	Área foliar infectada (%)
1	Menos que 1
2	1 a 5
3	5 a 20
4	20 a 60
5	60 a 100

TABELA 6. Chave descritiva de notas empregado para a avaliação do porte (adaptado de Teixeira, 1997).

Nota	Especificação
1	Planta tipo I ou II, planta ereta com uma haste e com inserção alta das primeiras vagens.
2	Planta tipo I ou II, planta ereta com guia curta ou com algumas ramificações.
3	Planta tipo II ou III, com guias longas ou com muitas ramificações e tendência a prostrada.
4	Planta tipo III, planta prostrada.
5	Planta tipo III, planta com entre-nós longos e muito prostrada.

As análises de variância para cada característica de cada experimento foram realizadas de acordo com o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk}$$

em que:

Y_{ijk} : observação do tratamento i no bloco k na repetição j ;

μ : média geral do experimento;

t_i : efeito aleatório do tratamento i ($i = 1, 2, \dots, 144$);

r_j : efeito aleatório da repetição j ($j = 1, 2$);

$b_{k(j)}$: efeito aleatório do bloco k dentro da repetição j ($k = 1, 2, \dots, 12$);

e_{ijk} : erro experimental efetivo aleatório associado à observação Y_{ijk} supondo NID $(0, \sigma^2)$.

As análises conjuntas foram realizadas considerando-se as avaliações efetuadas em cada ambiente, a existência de diferenças significativas nessas avaliações individuais e o propósito de estudar as interações entre as safras de inverno e seca, entre locais e entre anos. Assim, em alguns casos, foi necessária a realização de mais de uma análise conjunta visando evitar efeitos de confundimento. Por essa razão, foram feitas as seguintes análises:

Peso de 100 sementes – foram realizadas duas análises conjuntas, a primeira, considerando-se os dados obtidos em Lavras nas safras de inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003; e a Segunda, com os dados obtidos na seca 2002 e 2003 com avaliações em Lavras, Lambari e Sete Lagoas.

Porte da planta – foram realizadas três análises conjuntas, a primeira, com os dados obtidos em Lavras, Lambari e Sete Lagoas na safras da seca 2003; na Segunda, as avaliações realizadas em Lambari nas safras da seca 2002 e 2003; e na terceira, as avaliações realizadas em Lavras nas safras de inverno 2001 e seca 2002 e 2003.

Produtividade de grãos – foram realizadas duas análises conjuntas, a primeira considerando-se os dados obtidos em Lavras nas safras de inverno 2001 e seca 2003; e a Segunda, com os dados da safras da seca 2002 e 2003 com avaliações em Lavras, Lambari e Sete Lagoas.

Mancha angular – foi realizada a análise conjunta com os dados obtidos em Lavras e Lambari nas safras da seca 2002 e 2003.

O modelo estatístico para as análises conjuntas foi o seguinte:

$$Y_{ijk} = \mu + r_{j(k)} + t_i + a_k + (ta)_{ik} + e_{ijk}$$

Em que:

Y_{ijk} : observação do tratamento i na repetição j no ambiente k ;

μ : média geral do experimento;

t_i : efeito aleatório do tratamento i ($i = 1, 2, \dots, 144$);

r_j : efeito aleatório da repetição j dentro do ambiente k ($j = 1, 2$);

a_k : efeito fixo do ambiente k ($k = 1, 2, \dots, n$, sendo n o número de ambientes);

$(ta)_{ik}$: efeito aleatório da interação do tratamento i com o ambiente k ;

e_{ijk} : erro experimental efetivo aleatório associado à observação Y_{ijk} supondo NID $(0, \sigma^2)$.

A partir dos quadrados médios obtidos nas análises de variância individuais e conjuntas e de acordo com as metodologias apresentadas por Vencovsky & Barriga (1992) foram estimadas as variâncias fenotípica e genética e a herdabilidade no sentido amplo. De acordo com as seguintes expressões:

$$\sigma_F^2 = \frac{QM_{Trat}}{r}$$

$$\sigma_G^2 = \frac{QM_{erro} - QM_{Trat}}{r}$$

$$h_a^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2}$$

Em que:

σ_F^2 : estimativa da variância fenotípica entre famílias;

σ_G^2 : estimativa da variância genética entre famílias;

QM_{Trat} : estimativa do quadrado médio de tratamentos;

QM_{erro} : estimativa do quadrado médio do erro;

r: número de repetições;

h_a^2 : estimativa da herdabilidade no sentido amplo.

As interações genótipos por ambientes foram decomposta em suas porções simples e complexa, de acordo com a expressão abaixo (Vencovsky & Barriga, 1992):

$$\sigma_{GxA}^2 = 1/2 (\sigma_{G1} - \sigma_{G2})^2 + (1 - r_{12}) \sigma_{G1} \sigma_{G2}$$

Em que:

σ_{GxA}^2 : estimativa da variância da interação genótipos por ambientes;

σ_{G1} : estimativa do desvio padrão de entre famílias no ambiente 1;

σ_{G2} : estimativa do desvio padrão de entre famílias no ambiente 2;

r_{12} : estimativa da correlação entre as médias das famílias nos ambientes 1 e 2.

As correlações fenotípicas entre caracteres foram estimadas de acordo com a seguinte expressão (Vencovsky & Barriga, 1992):

$$r_{F(AB)} = \frac{COV_{F(AB)}}{\sigma_{F(A)} \sigma_{F(B)}}$$

Em que:

$r_{F(AB)}$: estimativa da correlação fenotípica entre os caracteres A e B;

$COV_{F(AB)}$: estimativa covariância fenotípicas entre os caracteres A e B;

$\sigma_{F(A)}$: estimativa do desvio padrão para o caráter A;

$\sigma_{F(B)}$: estimativa do desvio padrão para o caráter B.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Peso de 100 sementes

As análises individuais em que se utilizou o delineamento de inteiramente casualizado para o peso de 100 sementes encontram-se na Tabela 6 e, na Tabela 7 são apresentadas as análises de variância para o peso de 100 sementes dos experimentos em que se empregou o delineamento látice.

O peso de 100 sementes é um indicativo do tamanho da semente, característica essa de grande importância no melhoramento do feijoeiro, pois, dentre outros fatores, determina a aceitação de uma cultivar pelo mercado consumidor. Além da relevância na aceitação comercial, o tamanho do grão é um dos componentes primários da produtividade, é controlado por poucos genes e sofre baixa influência ambiental, podendo ser usado na seleção indireta. A correlação entre produtividade de grãos e peso de 100 sementes é controversa, pois as estimativas relatadas por Ramalho et al. (1993) mostram ampla variação, quando a correlação for baixa, os ganhos obtidos com a seleção indireta para produtividade são inexpressivos. Porém, Collicchio et al. (1997) relataram que, na maioria dos casos, essas correlações assumiram valores positivos e altos.

O peso de 100 sementes foi avaliado em oito condições ambientais, em duas delas foi empregado o delineamento inteiramente casualizado. A adoção desse delineamento não prejudicou a avaliação, devido às elevadas estimativas de herdabilidade obtidas para o peso de 100 sementes e, ao baixo efeito do bloco nas demais avaliações, sendo possível notar que esse fator foi responsável por pequenos percentuais da variação total. Além disso, os coeficientes de variação estimados foram ligeiramente inferiores no delineamento inteiramente casualizado. Eles variaram de 5,35 a 9,49 %, indicando boa precisão

experimental, semelhantes aos obtidos na maioria das avaliações (Ramalho et al., 1993, Melo, 2000).

TABELA 6. Resumos das análises individuais de variância para peso de 100 sementes avaliados na safra de inverno 2001 e seca 2003 em Lavras.

Fatores de Variação	GL	Inverno 2001 – Lavras		Seca 2003 – Lavras	
		QM		QM	
Entre tratamentos	143	61,35	**	30,29	**
Erro dentro	144	2,52		1,73	
Total	287				
CV (%)		5,35		6,41	
Média Geral (g)		29,67		20,51	
Média do Jalo EEP 558 (g)		57,46		35,79	
Média do Small White (g)		19,04		12,02	
EP(média) ¹		0,79		0,66	
σ^2_F		30,675		15,145	
σ^2_G		29,365		14,280	
h^2_a (%)		95,73		94,29	
$EP(h^2_a)^2$		0,01		0,01	

** Significativo pelo teste F com probabilidade $P < 0,01$.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

TABELA 7. Resumo das análises individuais de variância para as avaliações do peso de 100 sementes na safra da seca 2002 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas, no inverno de 2002 em Lavras e seca de 2003 em Lambari e Sete Lagoas.

Fatores de variação	GL	Safra da seca 2002			Safra inverno 2002		Safra da seca 2003	
		Lavras	Lambari	Sete Lagoas	Lavras		Lambari	Sete Lagoas
		QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Repetição (R)	1	0,41	0,08	63,39	0,84	5,02	0,80	
Tratamentos Ajustados	143	28,00 **	23,89 **	29,67 **	26,72 **	17,93 **	17,25 **	
Blocos dentro de R	22	4,13	5,83	7,53	5,81	2,71	5,60	
Erro efetivo	121	2,95	4,13	5,34	3,76	1,87	3,02	
Total	287							
Coeficiente de Variação (%)		7,86	9,46	9,03	7,72	7,20	9,49	
Eficiência do Lattice		102,19	102,29	102,29	103,60	102,63	107,13	
Média Geral (g)		21,87	21,47	25,58	25,13	19,00	18,30	
Média do Jalo EEP 558(g)		42,34	36,52	44,25	42,69	31,25	34,37	
Média do Small White (g)		11,91	13,99	18,03	17,67	11,72	10,63	
EP(média) ¹		0,86	1,02	1,15	0,97	0,68	0,87	
σ^2_F		14,000	11,945	14,835	13,360	8,965	8,625	
σ^2_G		12,525	9,880	12,165	11,480	8,030	7,115	
h^2_a (%)		89,46	82,71	82,00	85,93	89,57	82,49	
EP(h^2_a) ²		1,73	3,00	3,16	2,45	1,73	3,00	

** Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

As cultivares Jalo EEP 558 e Small White, quando comparadas com as demais disponíveis no germoplasma do feijoeiro, estão entre as mais divergentes quanto ao peso de 100 sementes. Se for considerada a média das oito avaliações, a Jalo EEP 558 teve peso de 100 sementes médio de 40,58 g, enquanto a Small White teve média de 14,38 g, ou seja, a cultivar Jalo EEP 558 é, em média, cerca de 2,82 vezes maior que a Small White. A média geral dos experimentos apresentou valores variando de 18,30 até 29,67 g/ 100 sementes, com média de 22,69 g / 100 sementes. A distribuição de frequência para as médias do peso de 100 sementes é apresentada na Figura 1. Por meio das estimativas de médias e da distribuição de frequência, pode ser observado que em média houve uma tendência a menores valores de peso de 100 sementes nas famílias segregantes em relação aos parentais.

Os pesos de 100 sementes dos tratamentos avaliados foram divergentes em todas as avaliações, conforme o esperado pela diferença dos genitores. Os valores estimados para herdabilidade no sentido amplo foram altos, variando de 82,00 a 95,73 %, concordando com as altas estimativas de herdabilidade para esse caráter, essas estimativas foram relatadas por Aggarwal & Singh (1973), Santos et al. (1985), Zimmermann et al. (1984), Collicchio et al. (1995), Mendonça (2001) e Melo (2000). Essas altas estimativas sugerem pouca variação ambiental e, portanto, que a avaliação fenotípica para peso de 100 sementes apresenta alta eficiência.

As análises de variância conjuntas para o peso de 100 sementes são apresentadas nas Tabela 8 (Lavras inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003), Tabela 9 (Lavras, Lambari e Sete Lagoas seca 2002 e 2003). As análises conjuntas foram realizadas de forma a verificar o efeito de épocas de plantio e de ano, dentro de um mesmo local, em Lavras, e de ano e local na safra da seca. Além do efeito significativo de tratamentos, foram verificados baixos coeficientes de variação e altas herdabilidades.

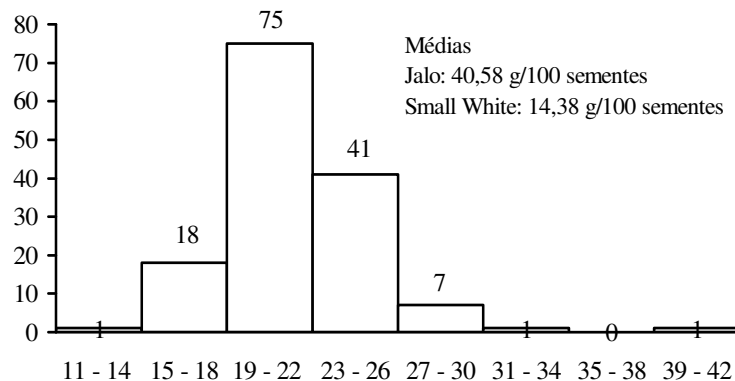


FIGURA 1. Distribuição de freqüência do peso de 100 sementes considerando a média dos experimentos.

TABELA 8. Resumo da análise de variância conjunta para peso de 100 sementes com avaliações em Lavras nas safras de inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003.

Fatores de Variação	GL	QM
Ambiente (A)	3	2.388,64**
Ano d. Inverno (I)	1	4.832,04**
Ano d. Seca (S)	1	1.532,87**
Inverno vs. Seca	1	1.251,44**
Tratamentos (T)	143	55,35**
T x A	429	5,97**
T x Ano d. I	143	8,59**
T x Ano d. S	143	3,18**
T x (I vs. S)	143	6,14**
Erro Médio	530	1,34
CV Médio (%)	6,84	σ^2_F 6,619
Média Geral (g)	24,30	σ^2_G 6,172
Média Jalo EEP 558(g)	44,57	h^2_a (%) 93,25
Média Small White (g)	15,17	$EP(h^2_a)^2$ 1,00
$EP(média)^1$	0,19	

** Significativo pelo teste F com probabilidade $P < 0,01$.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

Na avaliação em que se considerou os experimentos realizados em Lavras, pode ser observado, tanto o efeito de anos dentro da safra de inverno, quanto para ano dentro da safra da seca; assim como, para o contraste entre as duas épocas de plantio. Dentre eles, a maior variação foi devido aos diferentes anos dentro da safra de inverno. Observou-se também acentuadas diferenças entre os tratamentos e a significância da interação tratamentos por ambientes e de seus desdobramentos.

TABELA 9. Resumo da análise de variância conjunta para peso de 100 sementes com avaliações em Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas safras da seca 2002 e 2003.

Fatores de Variação	GL		QM
Ambiente (A)	5		961,48**
Local (L)	2		211,06**
Ano	1		2.958,27**
L x Ano	2		713,40**
Tratamentos (T)	143		58,72**
T x A	715		2,98**
T x L	286		2,62**
T x Ano	143		4,62**
T x L x Ano	286		2,53**
Erro Médio	749		1,56
CV Médio (%)	8,24	σ^2_F	4,893
Média Geral (g)	37,42	σ^2_G	4,645
Média Jalo EEP 558(g)	13,05	h^2_a (%)	94,93
Média Small White (g)	21,12	$EP(h^2_a)^2$	0,63
$EP(média)^1$	0,12		

** Significativo pelo teste F com probabilidade $P < 0,01$.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, 2 Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

Na análise conjunta em que se considerou as diversas avaliações na safra da seca, foi observado o efeito pronunciado dos diferentes ambientes, com destaque para o efeito de anos, seguido da interação locais por anos e do efeito do local. Da mesma forma, a interação tratamentos por ambientes foi significativa e de seus desdobramentos, a interação tratamentos por anos foi a que mais contribuiu para seu efeito, seguida da interação tratamentos por locais e da interação tripla.

Nas duas análises conjuntas, a decomposição da interação tratamentos por ambientes em suas porções simples e complexa mostrou que a maior parte da interação se deve a sua fração complexa, pois na análise em que foram consideradas as avaliações realizadas em Lavras (Tabela 8), 0,8665 da interação foi devido à parte complexa e na análise com as avaliações realizadas na safra da seca (Tabela 9), 0,9383 da interação foi de natureza complexa. Porém, conforme ponderado por Vencovsky & BARRIGA (1992), essa decomposição deve ser vista cautelosamente, especialmente em casos de alta correlação fenotípica. O que nesse caso ocorreu, pois a correlação fenotípica entre as avaliações realizadas em Lavras variaram de 0,60 a 0,84 e as correlações entre as médias dos tratamentos das avaliações da seca variaram de 0,65 a 0,85. As correlações de Spearman também foram elevadas, variando de 0,55, entre as médias obtidas nas avaliações de Lavras no inverno 2001 e de Sete Lagoas na seca da seca de 2003, a 0,83, entre as avaliações realizadas nas safras da seca 2003 em Lambari e inverno 2002 em Lavras. Isso se deve ao fato do efeito da interação genótipos por ambientes ter sido muito inferior ao observado para tratamentos, indicando que o efeito da interação não se reflete na correlação entre médias.

A presença da interação indica a dificuldade de selecionar genótipos por meio dos fenótipos pois a expressão fenotípica varia de acordo com a condição ambiental. Uma possível causa dessas interações é a expressão de importância diferencial dos genes para o peso de 100 sementes nos ambientes específicos.

Porém, a magnitude da interação genótipos por ambientes foi relativamente pequena em relação à variação de tratamentos, o que pode ser confirmado pelas estimativas elevadas de herdabilidades. Assim, de acordo com esse resultado a seleção fenotípica deverá ser eficiente.

3.2 Porte da planta

As análises de variância individuais para nota de porte da planta encontram-se nas Tabela 10. As médias dos genitores indicam a da cultivar Jalo EEP 558 apresentou porte mais ereto que a cultivar Small White, exceto na avaliação da seca 2003 em Sete Lagoas, onde a Jalo EEP 558 obteve nota média superior à cultivar Small White. Porém, em média, a Jalo EEP 558 obteve nota 3,67 e a Small White 4,58, o que mostra que os genitores não foram muito contrastantes para o porte da planta. As médias dos tratamentos foram muito elevadas, chegando ao valor de 4,63 no inverno 2002 em Lavras, e na média geral dos experimentos as notas atingiram 4,23. Esse resultado era esperado porque os genitores também apresentaram porte com muitas ramificações, especialmente a cultivar Small White. A distribuição de frequência das notas de porte está apresentada na Figura 2, onde é possível observar que a maioria das famílias tiveram desempenho inferior aos genitores quanto ao porte, sendo que apenas cinco famílias obtiveram notas de porte inferior aos genitores.

Apesar dos elevados valores obtidos para o porte da planta, foi possível verificar diferenças entre os tratamentos. Entretanto, os valores de herdabilidade não foram muito elevados, variando de 28,20 a 50,00 %, e semelhantes às obtidas por Teixeira (1997). De acordo com esses resultados, a seleção de plantas com porte mais ereto é uma tarefa difícil devido à baixa herdabilidade, especialmente nesse cruzamento, em que plantas de porte ereto não eram esperadas. Entretanto, notou-se variação no porte devido aos genes de efeitos

menores. Os coeficientes de variação foram baixos, variando de 8,01 a 14,18 %, implicando em menores valores de herdabilidade deveram-se à reduzida variação genética das famílias.

TABELA 10. Resumo das análises individuais de variância para as avaliações do porte da planta nas safras de inverno 2001 e 2002 em Lavras, seca 2002 em Lambari e seca 2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas.

Fatores de variação	GL	Lavras - safra de inverno		Safra da seca 2002		Safra da seca 2003	
		2001	2002	Lambari	Lavras	Lambari	Sete Lagoas
		QM	QM	QM	QM	QM	QM
Repetição (R)	1	2,53	0,73	2,82		0,01	2,82
Tratamentos							
Ajustados	143	0,49**	0,25**		0,24**	0,31*	0,39
Não Ajustados	143		0,25**	0,43**	0,24**	0,31*	0,38*
Blocos dentro de R	22	0,27	0,27	0,21	0,13	0,30	0,52
Erros							
Efetivo	121		0,16		0,12	0,19	0,28
DBC	143	0,28	0,17	0,25	0,12	0,20	0,30
Intrablocos	121	0,30	0,15	0,26	0,11	0,18	0,26
Total	287						
Coefficiente de Variação (%)		11,90	8,60	11,69	8,01	10,78	14,18
Eficiência do Lattice		-	105,46	-	100,25	103,71	107,72
Média Geral		4,47	4,63	4,29	4,24	4,05	3,70
Média do Jalo EEP 558		3,50	4,03	3,00	3,74	3,54	4,21
Média do Small White		5,00	5,00	5,00	4,20	4,78	3,47
EP(média) ¹		0,26	0,20	0,25	0,17	0,22	0,26
σ^2_F		0,245	0,125	0,215	0,120	0,155	0,195
σ^2_G		0,105	0,045	0,090	0,060	0,060	0,055
h^2_a (%)		42,86	36,00	41,86	50,00	38,71	28,20
EP(h^2_a) ²		9,49	11,09	9,64	8,66	10,63	12,63

* Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,05, ** Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

Foram realizadas três análises conjuntas para nota de porte das plantas (Tabela 11). Na primeira, foram consideradas as avaliações da safra da seca 2003; na segunda, as avaliações realizadas em Lambari nas safras da seca 2002 e seca 2003 e; na terceira fase, as avaliações realizadas em Lavras nas safras de inverno 2001 e 2002 e seca 2003. Em todas as análises conjuntas, foram observados os efeitos do tratamento e do ambiente, porém a interação tratamentos por ambientes foi não significativa, exceto em Lavras, onde foi observado o efeito do desdobramento da interação tratamentos por (inverno 2001 vs. Inverno 2002), mostrando o comportamento diferenciado dos tratamentos nas safras de inverno 2001 e 2002.

Os valores obtidos para herdabilidade do porte da planta variaram de 47,92 a 62,41 % indicando que haverá certa dificuldade na seleção de famílias superiores com base na expressão fenotípica.

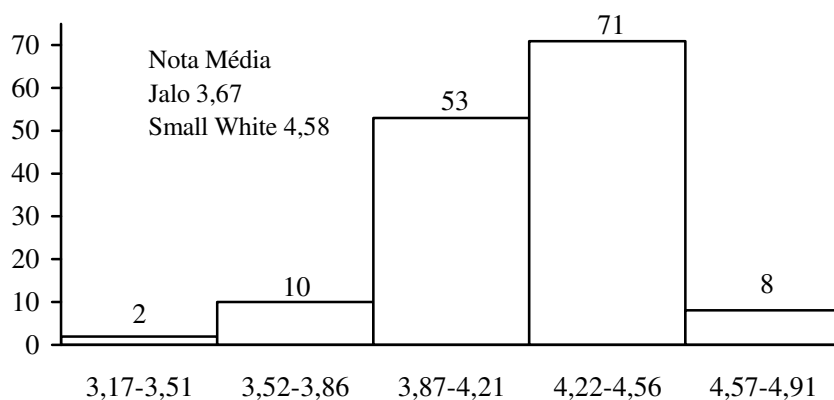


FIGURA 2. Distribuição de frequência das notas de porte da planta considerando a média dos experimentos.

TABELA 11. Resumo das análises de variância conjuntas para porte da planta com avaliações em três locais na safra das seca 2003, em Lambari na seca de 2002 e 2003 e em Lavras no inverno de 2001 e 2002 e na seca de 2003.

Fatores de Variação	Seca 2003		Lambari		Lavras	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Ambiente (A)	2	11,02**	1	4,30**	2	5,480**
Inv01 vs. Inv02					1	1,89**
Inv vs. Seca					1	9,07
Tratamentos (T)	143	0,24**	143	34,45**	143	0,28**
T x A	286	0,11	143	18,08	286	0,10
T x (Inv01 vs. Inv02)					143	0,13*
T x (Inv vs. Seca)					143	0,08
Erro Médio	363	0,10	264	29,55	385	0,10
CV Médio (%)		10,99		11,24		9,60
Média Geral		4,00		4,17		4,43
Média Jalo EEP 558		3,83		3,27		3,76
Média Small White		4,15		4,89		4,73
EP(média) ¹		0,05		1,36		0,05
σ^2_F		0,061		0,060		0,047
σ^2_G		0,033		0,028		0,029
h^2_a (%)		54,10		47,92		62,41
EP(h^2_a) ²		6,32		7,62		5,20

* Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,05, ** Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,01.

1 Erro padrão das estimativas das médias, 2 Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

3.3 Produtividade de grãos

As avaliações individuais da produtividade de grãos são apresentadas na Tabela 12. Em todas essas avaliações, foi observado o efeito dos tratamentos para a produtividade de grãos, exceto no inverno de 2002 em Lavras.

Ao serem observadas as médias dos genitores e das famílias segregantes dos experimentos com mesmo tamanho de parcela, nota-se que a média geral da cultivar Jalo EEP 558 foi 380 g / parcela, correspondendo a 1,90 ton / ha, enquanto da cultivar Small White foi de 321 g / parcela, que corresponde a 1,60 ton / ha, e da média das famílias foi de 273 g / parcela, equivalendo à produtividade de 1,36 ton / ha. Na maioria dos experimentos, as famílias segregantes tiveram desempenho inferior aos genitores para produtividade de grãos. Considerando a média das oito avaliações, 97,9 % das famílias tiveram em média desempenho inferior a ambos os genitores (Figura 3). Em razão de terem sido tomadas plantas F_2 com maior número de sementes, podem ter sido geradas famílias com porte mais ramificado, aumentando a competição interplantas e reduzido a produtividade das mesmas.

Os coeficientes de variação apresentaram valores de 18,16 até 34,82 %, que são considerados de médios a elevados para produtividade de grãos (Ramalho et al., 1993; Melo, 2000). A maioria das famílias apresentou porte prostrado com ampla ramificação, causando maior competição entre os tratamentos e dificultando o manuseio. Isso certamente contribuiu para maior erro experimental. Nos experimentos, em que houve efeito significativo dos tratamentos, as estimativas de herdabilidade apresentaram valores considerados de médios a elevados, variando de 32,25 a 62,40 %, concordando com as estimativas para herdabilidade no sentido amplo para produtividade de grãos obtidas por diversos autores (Tabela 1).

TABELA 12. Resumo das análises de variância para avaliações da produtividade de grãos nas safras de inverno 2001 e inverno 2002 em Lavras e na seca de 2002 e 2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas.

Fatores de Variação	GL	Lavras – safra de inverno		Safra da seca -2002			Safra da seca - 2003		
		2001	2002	Lavras	Lambari	Sete Lagoas	Lavras	Lambari	Sete Lagoas
		QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM	QM
Repetição (R)	1	53.464	48.386	3.472	612	125	119.887	172.578	51.734
Tratamentos									
Ajustados	143	11.563**	15.360	2.422**	4.570**	8.5434**		7.172*	3.179**
Não Ajustados	143	11.551**	14.587	2.430**	4.570**	8.586**	17.764**	6.820*	3.063**
Blocos dentro de R	22	7.938	21.308	1.104	4.723	6.960	6.777	8.734	1.512
Erros									
Efetivo	121	7.834	11.743	941	2.950	5.418		4.747	1.114
DBC	143	7.834	12.521	946	3.073	5.485	6.786	5.076	1.134
Intrablocos	121	7.815	10.925	917	2.773	5.217	6.788	4.411	1.065
Total	287								
Coefficiente de Variação (%)		34,82	20,27	31,68	23,25	33,49	18,16	29,78	23,47
Eficiência do Lattice		100,00	106,00	100,52	104,20	101,24	-	106,93	101,83
Média Geral (ton/ha)		2,54	2,67	0,48	1,17	1,10	2,27	1,16	0,71
Média do Jalo EEP 558 (ton/ha)		4,34	2,91	1,04	1,58	1,77	3,23	1,43	1,34
Média do Small White (ton/ha)		3,32	3,48	0,54	1,33	1,46	2,55	1,08	0,82
EP(média) ¹		0,44	0,27	0,08	0,13	0,18	0,20	0,17	0,08
σ_F^2		5.781,5	7.680,2	1.211,06	2.282,74	4.271,88	8.882,00	3.585,75	1.589,60
σ_G^2		1.864,6	1.808,8	755,66	809,96	1.562,975	5.488,85	1.212,30	1.032,85
h_a^2 (%)		32,25	23,55	62,40	35,48	36,59	61,80	33,81	64,98
EP(h_a^2) ²		11,73	13,24	6,51	11,18	10,98	6,35	11,46	6,06

* Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,05, ** Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h_a^2 (%).

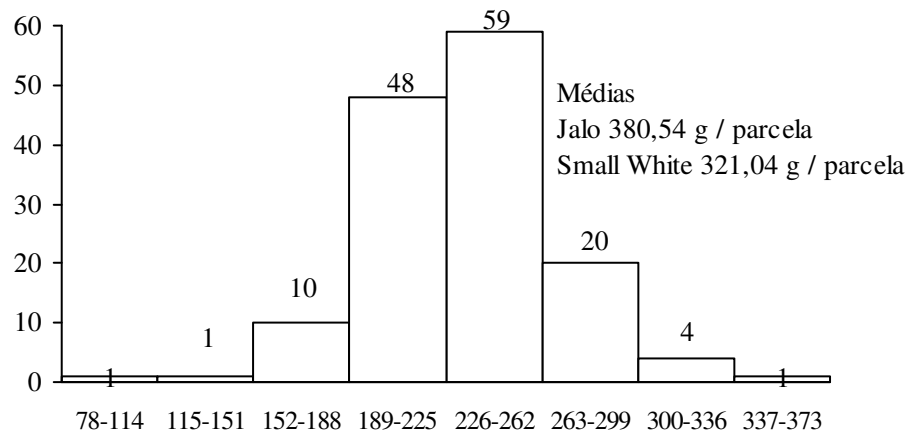


FIGURA 3. Distribuição de frequência da produtividade de grãos considerando a média dos experimentos.

As análises conjuntas foram realizadas de acordo com a homogeneidade de variância, com a significância encontrada para tratamentos nos experimentos individuais e com o objetivo de avaliar os efeitos de ambientes e sua interação com tratamentos (Tabela 13). Por essas razões, foram realizadas duas análises conjuntas, em que se considerou, na primeira delas, as avaliações de inverno 2001 e seca 2003 em Lavras, e na segunda, as avaliações nas safras da seca 2002 e 2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas. Em ambas, o efeito dos tratamentos foi significativo.

Na análise conjunta em que foram consideradas as duas avaliações realizadas em Lavras, inverno 2001 e seca 2003, foram observados efeitos significativos do ambiente, indicando as diferenças entre as duas safras para produtividade de grãos em Lavras; do tratamento e da interação tratamentos por ambientes. Mostrando assim, o comportamento não coincidente dos tratamentos nas duas condições ambientais.

TABELA 13. Resumo da análise de variância conjunta para produtividade de grãos com avaliações em Lavras nas safras de inverno 2001 e seca 2003 e na seca de 2002 e 2003 nos três locais.

Fatores de Variação	Lavras		Seca 2002 e 2003	
	GL	QM	GL	QM
Ambiente (A)	1	2.860.421,39**	5	2.175.025,17**
Local (L)			1	1.840.008,82**
Ano			2	640.631,11**
L x Ano			2	3.876.927,42**
Tratamentos (T)	143	7.908,82**	143	8.586,48**
T x A	143	6.748,66**	715	2.605,94**
T x L			143	3.514,26**
T x Ano			286	2.439,64**
T x L x Ano			286	2.318,09**
Erro Médio	264	3.633,10	748	1.875,56
CV Médio (%)		26,49		26,64
Média Geral (ton/ha)		1,77		1,15
Média Jalo EEP 558 (ton/ha)		2,70		1,73
Média Small White (ton/ha)		2,10		1,30
EP(média) ¹		0,08		0,02
σ^2_F		1.977,20		715,54
σ^2_G		290,04		498,38
h^2_a (%)		14,67		69,65
$EP(h^2_a)^2$		12,41		4,42

** Significativo pelo teste F com probabilidade P <0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, 2 Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

Na avaliação conjunta da safra da seca, foi observado o efeito do ambiente e de seus desdobramentos: local, ano e local x ano. Desses, a interação locais por anos foi a mais pronunciada, seguida do efeito do local. A interação tratamentos por ambientes também foi significativa, juntamente com seus desdobramentos. Deve ser observado também que pela magnitude dos quadrados médios, destaca-se o efeito do ambiente como sendo o fator de maior influência na determinação da produtividade de grãos. A decomposição da interação tratamentos por ambientes, em suas partes simples e complexa, mostrou que a interação foi devido principalmente aos fatores complexos, pois na análise em que se considera as avaliações realizadas em Lavras, 97,54% da interação foi complexa e na análise conjunta em que são consideradas as avaliações da seca, 82,10 % da interação foi complexa. A complexidade da interação pode ser confirmada pela baixa correlação fenotípica entre as médias dos tratamentos de um ambiente para outro. Nas avaliações consideradas na primeira análise conjunta, a correlação foi de 0,08, enquanto as correlações entre as médias consideradas na segunda conjunta variaram de 0,56 a 0,20. A correlação de Spearman confirmou a não coincidência entre as médias de um tratamento entre os ambientes, pois algumas de suas estimativas não diferiram de zero pelo teste t. Porém, deve ser considerado que, apesar de algumas estimativas não diferirem de zero, foram obtidas algumas correlações com valores intermediários, como por exemplo, entre as médias das avaliações da seca 2002 e seca 2003 em Lavras e Lambari, correlação de Spearman iguais a 0,40 e 0,42, respectivamente, e entre as médias das avaliações da seca 2003 em Lavras e Sete Lagoas igual a 0,48.

As estimativas da herdabilidade obtidas nas análises conjuntas foram discrepantes entre si, pois na conjunta em que se considerou as avaliações em Lavras foi estimada herdabilidade de 14,67 %, enquanto na conjunta da seca a herdabilidade foi elevada, 69,65 %. O que possivelmente ocorreu devido às

avaliações terem ocorrido em épocas diferentes levando ao maior erro experimental e, também, porque o tamanho da parcela no experimento no inverno de 2001 foi menor.

3.4 Reação ao oídio

As análises para reação ao oídio realizadas na safra de inverno 2001 em Lavras e na seca 2002 em Lambari encontram-se na Tabela 14. A incidência de oídio ocorreu apenas nessas duas avaliações. Além disso, os tratamentos não apresentaram diferenças significativas entre si na safras de inverno 2001 em Lavras, o que, possivelmente, foi causado pela distribuição do patógeno desuniforme e mais abundante no final do ciclo, quando as folhas senescentes tornaram-se mais suscetíveis em todos os tratamentos. O uso de menor tamanho de parcela nesse experimento, com apenas duas linhas de 1m, certamente foi o que mais dificultou a avaliação resultando em maior erro experimental.

Na seca de 2002, foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos, apesar das médias dos genitores serem muito próximas, pois em ambos foi observado cerca de 60 % da área foliar infectada. O coeficiente de variação foi 19,61 % indicando média precisão. A estimativa da herdabilidade foi 41,36 %, valor esse inferior aos obtidos por Melo (2000), mostrando certa dificuldade de selecionar os genótipos superiores com base na avaliação fenotípica.

A distribuição de frequência das escalas de nota de reação ao oídio são apresentadas na Figura 4, sendo possível notar a presença de muitas famílias com sintomas inferiores aos apresentados pelos genitores, o que possivelmente ocorreu devido ao acúmulo de alelos que conferem resistência horizontal presentes nos genitores. Vale mencionar que a cultivar Jalo EEP 558 é altamente suscetível e a Small White possui resistência moderada. Portanto, os alelos de

resistência vertical que ocorrem em outras cultivares não estão presentes na população utilizada.

TABELA 14. Resumo das análises de variância para avaliações da reação ao oídio nas safras de inverno 2001 (Lavras) e seca 2002 (Lambari).

Fatores de variação	GL	Inverno 2001 – Lavras	Seca 2002 – Lambari
		QM	QM
Repetição (R)	1	3,445	2,170
Tratamentos Ajustados	143	0,378	0,544*
Blocos dentro de R	22	0,711	0,780
Erro efetivo	121	0,320	0,319
Total	287		
Coefficiente de Variação (%)		35,67	19,61
Eficiência do Lattice		111,79	114,82
Média Geral		1,59	2,88
Média do Jalo EEP 558		2,25	2,75
Média do Small White		1,50	2,50
EP(média) ¹		0,28	0,28
σ^2_F		-	0,272
σ^2_G		-	0,1125
h^2_a (%)		-	41,36
EP(h^2_a) ²		-	10,15

** Significativo pelo teste F com probabilidade P < 0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

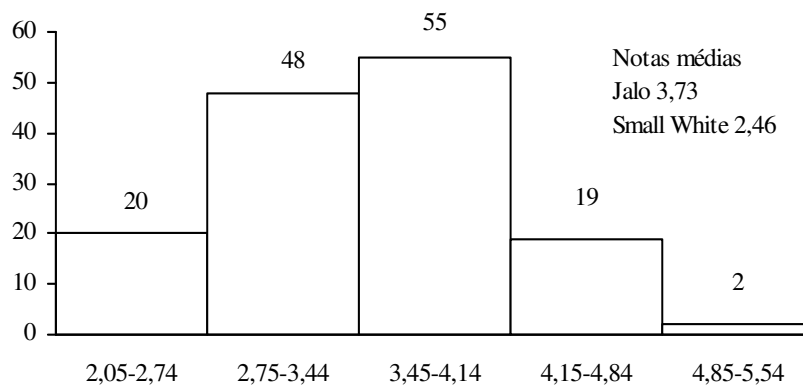


FIGURA 4. Distribuição de freqüência das notas de reação ao oídio considerando a média dos experimentos.

3.5 Reação à mancha angular

As análises de variância individuais para mancha angular encontram-se na Tabela 15. Em todas as avaliações a cultivar Jalo EEP 558 apresentou excelente desempenho em relação à reação à mancha angular, obtendo notas médias que variaram de 1,02 a 1,74, correspondendo a menos de 5 % da área foliar afetada pelo patógeno. A cultivar Small White apresentou notas médias variando de 3,98 a 4,62, correspondendo a lesões foliares causadas pelo patógeno acima de 20 % da área. Considerando a média dos experimentos, os tratamentos tiveram nota 2,92, muito semelhante à nota média dos genitores, que foi 2,90, o que sugere, juntamente com a distribuição de frequência (Figura 5), herança poligênica. Porém, deve ser considerado que a Jalo EEP 558 tem resistência vertical, devido a um alelo dominante (Silva & Santos, 2003) e na avaliação de famílias segregantes, mesmo para resistência monogênica, observa-se uma reação intermediária em função de se atribuir uma nota média para toda a parcela. Esses resultados, possivelmente, ocorreram porque algumas plantas

devem ter exibido resistência completa, e outras alta suscetibilidade, nesse caso a nota da família ficou em torno da média. Portanto, essas reações em torno da média não implicam necessariamente em herança poligênica, embora ela possa estar presente nas plantas com o alelo da suscetibilidade vertical, mascarada pela resistência conferida pelos alelos dos maiores. Além do controle monogênico, a herança digênica foi sugerida para a reação à mancha angular (Bett & Michaels, 1995; Rezende et al., 1999).

TABELA 15. Resumos das análises de variância para avaliações da reação à mancha angular nas safras da seca de 2002 e 2003 em Lavras e Lambari.

Fatores de variação	GL	Seca 2002		Seca 2003	
		Lavras	Lambari	Lavras	Lambari
		QM	QM	QM	QM
Repetição (R)	1	3,44	5,70	0,22	1,76
Tratamentos ajustados	143	0,83**	0,83**	0,87**	0,83**
Blocos dentro de R	22			0,54	0,43
Erro efetivo	121	0,17	0,35	0,27	0,28
Total	287				
Coeficiente de Variação (%)		12,68	21,22	16,88	21,08
Eficiência do Lattice		111,88	108,09	109,02	103,66
Média Geral		3,28	2,80	3,08	2,50
Média do Jalo EEP 558		1,36	1,74	1,72	1,02
Média do Small White		4,35	4,62	4,42	3,98
EP(média) ¹		0,21	0,30	0,26	0,26
σ^2_F		0,415	0,415	0,435	0,415
σ^2_G		0,330	0,240	0,300	0,275
h^2_a (%)		79,52	57,83	68,96	66,26
EP(h^2_a) ²		3,46	7,28	5,38	5,83

** Significativo pelo teste F com probabilidade P < 0,01.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h^2_a (%).

Os coeficientes de variação variaram de 12,68 a 21,22 %, indicando, assim, boa precisão experimental. O efeito do tratamento foi significativo para reação à mancha angular em todos os experimentos. As estimativas de herdabilidade foram altas variando de 57,83 a 79,52 %, indicando pouca influência ambiental na manifestação fenotípica.

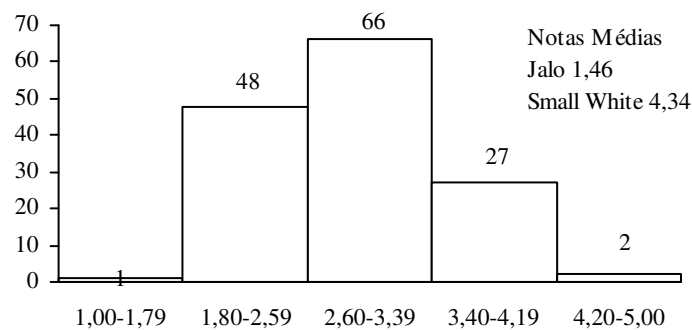


FIGURA 5. Distribuição de frequência das notas de reação à mancha angular considerando a média dos experimentos.

A análise conjunta envolvendo as quatro avaliações para a reação à mancha angular encontra-se na Tabela 16. Nessa análise, em que o coeficiente de variação médio foi de 17,56 %, foi possível verificar o efeito significativo do ambiente na reação à mancha angular, dos seus desdobramentos e da interação tratamentos por locais e por anos. Vale ressaltar a grande contribuição do fator ano para o efeito do ambiente, sendo seu quadrado médio quatro vezes maior que o obtido para o local. Isso leva a suposição de que a influência maior no comportamento se deve ao ano e não ao local. Assim, a patogenicidade das raças de mancha angular presentes em Lavras e Lambari não seriam a maior causa da interação. Quando considera-se a interação tratamentos por ambientes e seus

desdobramentos, é possível verificar as suas influências na reação à mancha angular, as contribuições semelhantes da interação tratamentos por locais e de tratamentos por anos e a ausência da interação tripla. O desdobramento da interação tratamentos por ambientes, mais uma vez, mostrou a predominância da parte complexa da interação, nesse caso, 99,97 %, o que mostra que a interação tratamentos por ambientes foi quase toda devido a sua porção complexa, concordando com os resultados obtidos por Melo (2000). Porém, as correlações fenotípicas foram altas, variando de 0,49 a 0,64, assim como a correlação de Spearman que variou de 0,46 a 0,63. Na análise conjunta, a herdabilidade, livre da interação genótipos por ambientes, foi elevada, atingido 50,89 %.

TABELA 16. Resumo da análise de variância conjunta para reação à mancha angular com avaliações em Lavras e Lambari nas safras da seca 2002 e 2003.

Fatores de Variação	GL	QM
Ambiente (A)	3	16,649**
Local (L)	1	9,023**
Ano	1	40,561**
L x Ano	1	0,334
Tratamentos (T)	143	1,100**
T x A	429	0,180**
T x L	143	0,203**
T x Ano	143	0,191**
T x L x Ano	143	0,146
Erro Médio	484	0,134
CV Médio (%)		17,96
Média Geral (g)		2,92
Média Jalo EEP 558 (g)		1,46
Média Small White (g)		4,34
EP(média) ¹		0,06
σ_F^2		19,66
σ_G^2		10,01
h_a^2 (%)		50,89
EP(h_a^2) ²		6,56

** Significativo pelo teste F com probabilidade $P < 0,01$.

¹ Erro padrão das estimativas das médias, ² Erro padrão da estimativa da h_a^2 (%).

3.6 Associação entre caracteres

As correlações fenotípicas entre os caracteres peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação ao oídio e à mancha angular são apresentadas no Anexo B.

Na maioria das condições ambientais consideradas não foi observada correlação entre o peso de 100 sementes e o porte da planta, exceto nas condições da seca de 2003 em Sete Lagoas quando foi observada a correlação positiva entre esses caracteres. A produtividade de grãos e o peso de 100 sementes foram positivamente correlacionados nas condições da seca de 2002 em Lavras e em Lambari, da seca 2003 em Sete Lagoas e na média das avaliações, indicando a associação entre maior produtividade de grãos ao maior tamanho de grãos. O peso de 100 sementes e a nota de reação à mancha angular apresentaram-se correlacionados negativamente em todas as condições em que foram avaliados, denotando assim, que famílias de grãos maiores tendem a ter menor percentual da área foliar infectada.

O porte da planta e a produtividade de grãos não foram correlacionados na maioria das avaliações, exceto na seca de 2003 em Sete Lagoas, em que os caracteres apresentaram correlação positiva. As notas de porte da planta e da reação à mancha angular estiveram positivamente associadas em todas as condições ambientais em que foram avaliadas, o que indica a tendência a menor grau de infestação foliar ao porte mais ereto.

Desta forma, destacaram-se a correlação negativa entre o peso de 100 sementes e a reação à mancha angular, e a correlação positiva entre o porte da planta e a reação à mancha angular.

4 CONCLUSÕES

As famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White apresentaram diferenças significativas para os caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação ao oídio e à mancha angular e porte da planta. Sendo que os genitores foram altamente divergentes para o peso de 100 sementes e para reação à mancha angular, sendo obtidas elevadas estimativas de herdabilidade para esses caracteres, o que mostrou o potencial da seleção fenotípica.

O efeito do ambiente mostrou influenciar a expressão dos caracteres peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta, assim como a interação genótipos por ambientes, exceto para o porte onde não foi encontrado o efeito dessa interação. A decomposição da interação genótipos por ambientes mostrou o predomínio da porção complexa da interação para todos esses caracteres, embora no caso do peso de 100 sementes e da reação à mancha angular tenham sido obtidas estimativas das correlações de Pearson e Spearman com valores intermediários.

A reação à mancha angular foi inversamente correlacionada com o peso de 100 sementes e diretamente correlacionada com o porte da planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGGARWAL, V. D.; SINGH, T. P. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in Kidney-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Indian Journal of Agricultural Science**, New Delhi, v. 43, n.9, p. 845-848, Sept. 1973.

BETT, K. E.; MICHAELS, T. E. A two-gene model for powdery mildew resistance in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 38, p. 145-146, 1995.

COLLICHIO, E.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Associação entre o porte da planta do feijoeiro e o tamanho dos grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 32, n. 3, p. 297-304, mar. 1997.

GOMES, F. P. **Curso de estatística experimental**. Piracicaba: ESALQ, 1990. 468 p.

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

MENDONÇA, H. A. **Escolha de populações segregantes de feijoeiro utilizando parâmetros genéticos, fenotípicos e marcadores RAPD**. 2001. 100f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: UFLA, 2000. 326 p.

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

REZENDE, V. F.; RAMALHO, M. A. P.; CORTE, H. R. Genetic control of common bean (*Phaseolus vulgaris*) resistance to powdery mildew (*Erysiphe polygone*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 2, p. 233-236, June 1999.

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

SILVA, G. F.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Identification of SSR-and RAPD markers linked to a resistance allele for angular leaf spot in the common bean (*Phaseolus vulgaris*) line ESAL 550. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, n. 4, p.459-464, Dec. 2003.

TEIXEIRA, F. F. **Controle genético do porte do feijoeiro**. 1997. 86 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica aplicada no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496p.

ZIMMERMANN, M. J. O.; ROSIELLE, A. A.; WAINES, J. G.; FOSTER, K. W. A heritability and correlation study of grain yield, yield components, and harvest index of common bean in sole crop and intercrop. **Fields Crops Research**, The Netherlands, v. 9, n. 1, p. 109-118, Jan. 1984.

CAPÍTULO III

MAPEAMENTO DE QTLs PARA CARACTERES DO FEIJOEIRO USANDO MARCADORES MICROSSATÉLITES

RESUMO

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de microssatélites**. 2004. Cap. 3, p.100-138. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.¹

O mapeamento e a identificação de QTLs para caracteres de importância agrônômica é o passo inicial para a aplicação da seleção assistida por marcadores moleculares em programas de melhoramento. O feijoeiro conta com um mapa molecular com boa saturação, QTLs identificados e marcadores SSR. Porém, a inclusão desses marcadores no mapa integrado do feijoeiro ainda é pequena, devido à identificação de marcadores SSR para o feijoeiro ser recente e ainda em número reduzido. O objetivo desse trabalho foi mapear o genoma do feijoeiro usando marcadores SSR e famílias segregantes do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White e identificar QTLs para peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos, reação à mancha angular e ao oídio. Para isso, 138 famílias segregantes de plantas F₂ foram genotipadas usando 105 pares de primers SSR. Os resultados mostraram que 42 dos primers foram polimórficos. Empregando-se LOD = 3,90 e a função de Kosambi foi obtido um mapa com 400,1 cM com 24 marcadores, dispostos em oito grupos de ligação com comprimento médio de 50,01 cM e com distância média entre marcadores de 25,01 cM. Foram identificados QTLs associados ao peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta. Sendo que os mais estáveis e os associados a maiores percentuais da variação fenotípica foram os QTLs envolvidos na expressão do peso de 100 sementes e na reação à mancha angular. Destacam-se os marcadores: BM152 e BM210, associados ao peso de 100 sementes; X80051 associado à produtividade de grãos e; BM210 e BM146 associados à reação à mancha angular.

¹ Comitê Orientador: João Bosco dos Santos – UFLA (Orientador).

ABSTRACT

TEIXEIRA, Flavia França. **Mapping of QTLs for common bean traits using microsatellites markers.** 2004. Cap. 3, p.100-138. Thesis (Doctorate in Genetics and Plant Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.¹

The mapping and the identification of QTLs for characters of agronomic importance are the initial step for the application of the molecular markers in breeding programs. The common bean counts on a molecular map with good saturation, QTLs identified and SSR markers. However the inclusion of these markers in the integrated map of common bean is small, the QTLs already identified have used other types of markers, because the identification of SSR markers in the common bean is recent and still in few number. The objective of this study was mapping the common bean genome using SSR marker and segregating families from the cross of Jalo EEP 558 and Small White cultivars, and to identify QTLs for 100-seeds weight, plant architecture, grain yield, reaction to the angular leaf spot and the oidium. One hundred and thirty eight segregating families from F₂ plants were genotyped using 105 pairs of SSR primers. Although, only 98 pairs of primers amplified, 44 were polimorphic, and of them do not adjusted to the mendelian segregation. Using LOD score of 3.90 and the Kosambi function, a map with 400,01 cM counted on 24 markers placed on eight linkage groups with average length of 50.01 cM and 25,01 cM of average distance between markers. Using the methods of the multiple linear regression through the stepwise procedure and the mapping for composed interval, it was possible to associate SSR markers to QTLs for the averages of 100-seeds weight, plant architecture, grain yield and the angular leaf spot reaction. The QTLs more steady and associated to high proportion of genetic variance were detected for 100-seeds weight and angular leaf spot reaction. The markers BM152 and BM210 are distinguished for had been associated to the QTLs for 100-seeds weight, the X80051 marker was associated to the grain yield and the markers BM210 and BM147 were associated to the reaction for angular leaf spot reaction.

¹ Guidance Committee: João Bosco dos Santos - UFLA (Major Professor).

1 INTRODUÇÃO

O mapa de ligação permite, além do aprimoramento da informação sobre o genoma de uma espécie, a formação de um conjunto de dados que pode ser associado a genes ou a regiões genômicas denominadas QTLs, que controlam caracteres de importância econômica. A expressão fenotípica desses genes pode seguir a distribuição discreta ou contínua, nesse caso, geralmente, o caráter está associado a mais de um gene.

Dentre as técnicas que se aplicam ao mapeamento, destacam-se as que se baseiam no DNA, especialmente os SSR, pois aliam baixo custo à alta repetibilidade dos resultados e ao alto polimorfismo. Recentemente, foram disponibilizados primers de SSR para o feijoeiro, o que permitiu a aplicação dessa ferramenta no mapeamento e na identificação de QTLs. Porém, até o momento, poucos locos SSR foram inseridos no mapa integrado do feijoeiro.

A identificação de QTLs tem grande aplicabilidade no melhoramento de plantas, pois a seleção indireta com base em marcadores moleculares, que não têm influência ambiental na manifestação genotípica, é vantajosa desde que exista uma forte ligação entre o QTL e o marcador. Nesse caso, pode-se usar na seleção os marcadores de alelos favoráveis, cujas expressões fenotípicas sejam mascaradas; quando são caracteres de difícil mensuração, ou quando a herdabilidade é baixa. Deve ser considerado também o custo da avaliação molecular, o percentual da variação fenotípica explicada pelos marcadores e a interação QTLs por ambientes na decisão de se adotar a seleção indireta baseada em marcadores moleculares.

O objetivo desse capítulo foi a construção de um mapa de ligação para o feijoeiro baseado em marcadores SSR e a identificação de QTLs que controlam

o peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação ao oídio e à mancha angular.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Genotipagem

O DNA de 138 plantas F₂ juntamente com os dois genitores foi extraído seguindo a metodologia de Nienhuis et al. (1995) com modificações. Foram coletadas cerca de dois gramas de folhas jovens que foram trituradas em 10 ml de tampão de extração (2 % CTAB, 100mM TRIS com pH 8,0, 20 mM EDTA pH 8,0, 1,4 M NaCl e 1 % polivinilpirrolidona) a 65° C em almofariz. O material triturado foi colocado em tubos de centrífuga com 20 µl de β-mercaptoetanol para incubação por cerca de 30 minutos em banho-maria a 65° C. Após o banho-maria, foi adicionado 10 ml de clorofórmio:álcool isoamil (24:1), e para separar as partes aquosa e orgânica com os resíduos da extração, o material foi centrifugado e em seguida coletado o sobrenadante. A precipitação dos ácidos nucléicos por meio da adição de 30 ml de álcool:acetado de amônio (6:1) e resfriamento a -10°C por pelo menos uma hora. O material precipitado foi coletado e centrifugado em microcentrífuga Eppendorf e reidratado em tampão TE (1 mM TRIS e 0,1 mM EDTA). Em seguida, foi feita nova adição de clorofórmio:álcool isoamil (24:1), centrifugação e coleta do sobrenadante, onde os ácidos nucléicos foram precipitados com a adição de pelo menos 3 volumes de uma mistura de acetato de sódio:etanol 95 % (1:20). Após a eliminação do álcool/acetato de sódio, os ácidos nucléicos foram diluídos com TE e o DNA foi quantificado em fluorímetro Hoeffler Scientific TKO100.

A genotipagem foi realizada com marcadores SSR (Anexo A) no Laboratório de Genética Molecular da UFLA. Os primers SSR, publicados por Yu et al. (2000) e Gaitán-Solís et al. (2002), foram sintetizados pela Invitrogen Brasil. Na reação foram usados 40 ng de DNA genômico, 100 µM de cada um dos desoxirribonucleotídeos (dATD, dCTD, dGTD, dTTD), 1 unidade da

enzima taq DNA polimerase, 50 mM de Tris pH 8,3, 20 mM de KCl, 2 mM de MgCl₂, 10 µg de BSA, 0,25 % de Ficol 400, 10 mM de tartrazine e água completando 20 µl. A amplificação foi realizada em termociclador Modelo Mastercycler Eppendorf em que foi empregado o seguinte programa: dez minutos a 95° C; 9 ciclos em que foram usados 20 segundos a temperatura de 94° C; 20 segundos para anelamento do primer, cujas temperaturas que variaram de 46 a 68° C de acordo com o primer; 20 segundos a 72° C; 25 ciclos a 20 segundos a temperatura de 94° C; 20 segundos, para anelamento do primer a temperaturas que variaram de 46 a 60° C de acordo como primer; 20 segundos a 72° C e; 10 minutos a 72° C.

Após a amplificação, fragmentos de DNA foram separados em gel de agarose a 2,5 % ou de agarose especial de alta resolução a 3,5 %, dependendo do polimorfismo dos fragmentos dos genitores. A coloração foi feita com brometo de etídio e a visualização foi feita por meio de transiluminador de luz ultravioleta Fotodyne e fotografados em câmera digital Kodak. O anexo A mostra as características dos primers SSR que amplificaram nas cultivares Jalo EEP 558 e Small White, incluindo as temperaturas para anelamento e o tipo de agarose que foi usada para a separação dos fragmentos.

2.2 Construção do mapa genético

Os dados dos marcadores SSR foram submetidos ao teste de Qui-quadrado ao nível de 0,05 com o objetivo de verificar o ajuste à segregação esperada na geração F₂, ou seja 1:2:1, considerando-se a natureza codominante dos marcadores SSR. Para controlar o nível de significância global foi empregado o critério de Bonferroni (Bearzoti, 2000).

Os marcadores que não apresentaram distorção mendeliana foram empregados para o cálculo da distância genética em cM pela função de Kosambi. O programa empregado para o mapeamento foi o Mapmaker versão 3.0 (Lander et al., 1987). Entre as opções que o programa oferece, foi adotado o LOD mínimo de 3,90 e a máxima frequência de recombinação de 0,50.

A ordem dos marcadores no mapa de ligação foi comparada às obtidas por Yu et al. (2000) e Blair et al. (2003) com o objetivo de verificar a ordem e a frequência de recombinação entre marcadores, e então, inferir sobre a preservação de seqüências gênicas e a inclusão de marcas no mapa integrado de Freyre et al. (1998).

2.3 Mapeamento de QTLs

A identificação de QTLs foi usado como padrão a cultivar Jalo. A identificação foi realizada em duas etapas. Na primeira, foram considerados todos os marcadores segregantes obtidos, ligados ou não. Nessa fase, as ligações entre marcadores e QTLs foram avaliadas por meio da regressão múltipla pelo método *stepwise*. Essas análises foram efetuadas por meio do programa SAS (1995), nas quais foram considerados os marcadores que se mostraram associados aos caracteres em questão e com probabilidade de F inferior a 0,05.

Na segunda etapa da identificação de QTLs, foram considerados apenas os marcadores constantes do mapa de ligação, para ser efetuado o mapeamento por intervalo composto por meio do programa QTL Cartographer para Windows versão 1.01 (Basten et al., 1999). Nessa análise, o LOD máximo foi determinado por meio de 1000 permutações dos dados e considerada 5 % de probabilidade de identificação de QTLs ao acaso.

Em ambas as etapas, a identificação de QTLs foi realizada primeiramente utilizando-se as médias de cada característica em cada ambiente individual e, posteriormente, considerando-se as médias de locais, épocas de plantio e anos, de acordo com os procedimentos seguidos para as análises de variância conjunta expostos no Capítulo 2.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Mapa de ligação

Foram testados 105 pares de primers de microssatélites publicados por Yu et al. (2000) e Gaitán-Sólis et al. (2002), destes, 7 não amplificaram para as cultivares Jalo EEP 558 e Small White. Os primers que amplificaram são apresentados no Anexo A, juntamente com o padrão obtido (monomórfico ou polimórfico), as temperaturas utilizadas para o anelamento do primer, o tipo e a concentração do gel de agarose necessários para a discriminação das bandas polimórficas. Dos 98 primers que amplificaram, 44 apresentaram bandas polimórficas possuindo entre 100 e 200 pares de bases.

Os testes de Qui-quadrado para a segregação obtida com os marcadores moleculares são apresentados na Tabela 17. Com o teste do ajuste a segregação mendeliana, considerando-se a correção de Bonferroni, foram descartados dois marcadores SSR, sendo por essa razão considerados 42 marcadores para o mapeamento. Na Figura 6, é apresentado o mapa de ligação obtido e na Tabela 18, são apresentadas as distâncias entre os marcadores presentes no mapa. O mapa foi construído com 24 marcadores, dispostos nos oito grupos de ligação (c1 a c8) com comprimento médio de 51,01 cM e com distância média entre marcadores de 25,01 cM. O mapa abrangeu 400,1 cM, correspondendo a 23,26 % do genoma do feijoeiro, se for considerado o mapa obtido por Blair et al. (2003). Os grupos de ligação c7 e c8 são muito semelhantes, pois em ambos há apenas dois marcadores ligados à mesma frequência de recombinação, o que sugere que eles seriam resultados da amplificação da mesma região, possivelmente por sobreposição do primer. Porém, ao observar os primers (Anexo A) é possível notar que as seqüências não guardam semelhança entre si.

Além de que os resultados obtidos mostram não haver ligação, nem pleiotropia entre os marcadores dos grupos de ligação c7 e c8.

TABELA 17. Marcadores polimórficos, número de famílias genotipadas (NFG), número de famílias com o mesmo genótipo da cultivar Jalo EPP 558 (NFJ), número de famílias com o mesmo genótipo da cultivar Small White (NFS), número de famílias heterozigóticas (NFH), valor do teste de Qui-quadrado (χ^2_c) para os marcadores.

Marcador	NFG	NFJ	NFS	NFH	χ^2_c
X13329	137	41	33	63	1,64
X57022	138	43	41	54	6,88
X61293	131	40	43	48	10,14
X74919	131	27	31	73	2,09
X80051	138	32	33	73	0,48
X96999	138	39	34	65	0,77
Z30347	99	28	25	46	0,65
M68913	136	24	31	81	6,54
U54703	130	28	34	68	0,93
X63525	137	24	48	65	8,50
Z30347	116	35	28	53	1,54
GAT591	138	26	47	65	6,35
BM53	133	49	26	58	8,33
BM98	138	32	25	81	5,58
BM139	137	37	34	66	0,30
BM140	138	33	47	58	5,48
BM141	137	37	50	50	12,01
BM143	138	30	32	76	1,52
BM146	138	26	34	78	3,82

“...continua...”

“TABELA 17. Continuação..”

Marcador	NFG	NFJ	NFS	NFH	χ^2_c
BM149	138	31	32	69	1,07
BM152	138	30	50	58	7,57
BM154	135	48	22	65	10,60
BM156	134	34	44	56	4,67
BM157	135	24	44	67	6,35
BM160	135	35	44	56	4,79
BM164	135	38	34	63	0,80
BM165	133	31	31	71	0,62
BM172	138	74	34	30	71,79
BM175	138	29	38	71	1,42
BM181	138	33	34	71	0,13
BM183	138	28	43	67	3,25
BM185	132	41	28	63	2,60
BM188	135	20	30	85	13,52
BM189	133	22	28	83	10,02
BM197	137	37	47	53	8,20
BM200	135	26	33	76	3,28
BM201	131	28	27	73	3,48
BM202	137	52	23	62	12,24
BM205	135	26	37	72	2,88
BM210	132	30	34	68	0,39
BM211	133	33	36	64	0,31
BM212	136	37	37	62	1,07
K03289	111	87	16	8	331,01
M75856	136	30	29	77	2,45

Valor do $\chi^2_i = 13,60$ ($\alpha = 5\%$, com o critério de Bonferroni)

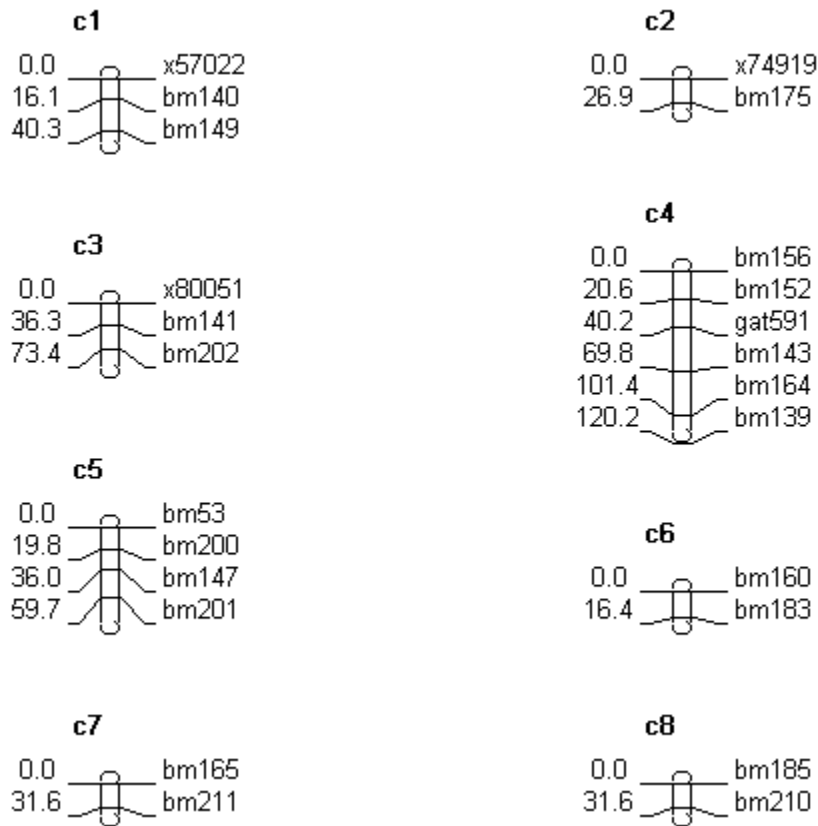


FIGURA 6. Mapa de ligação empregando marcadores SSR e a F_2 do cruzamento Jalo EEP 558 x Small White.

O valor elevado de LOD permitiu que fossem identificados apenas grupos de ligação com intervalo entre os marcadores inferior a 40 cM, o que o torna os grupos de ligação mapeados úteis na identificação de QTLs, pois segundo Lee (1995) o intervalo útil para a identificação preliminar de QTLs está entre 15 a 20 cM ou valores um pouco maiores.

TABELA 18. Grupos de ligação, marcadores e frequências de recombinação do mapa de ligação.

Grupo de Ligação	Marcador	Frequência de recombinação
C1	X57022	
	BM140	0,161
	BM149	0,242
C2	X74919	
	BM175	0,269
C3	X80051	
	BM141	0,363
	BM202	0,371
C4	BM156	
	BM152	0,206
	GAT591	0,196
	BM143	0,296
	BM164	0,316
C5	BM139	0,188
	BM53	
	BM200	0,198
	BM147	0,162
	BM201	0,237
C6	BM160	
	BM183	0,164
C7	BM165	
	BM211	0,316
C8	BM185	
	BM210	0,316

Foi realizada a comparação entre o presente mapa e o obtido por Yu et al. (2000), que usou 37 primers SSR, dos quais dezesseis foram polimórficos e quinze inseridos nos grupos de ligação do feijoeiro definidos por Freyre et al. (1992). No presente estudo, dos marcadores inseridos por Yu et al. (2000) no mapa integrado: um não amplificou; oito foram monomórficos; um foi polimórfico, porém com distorção da segregação mendeliana; dois foram polimórficos, mas não foram inseridos nos grupos de ligação e três dos marcadores foram inseridos em grupos de ligação distintos. Dentre os 21 marcadores usados por Yu et al. (2000) que apresentaram padrão monórficos, três foram polimórficos no presente estudo, porém não foram inseridos em grupos de ligação. Assim, três dos marcadores inseridos por Yu et al. (2000) no mapa integrado também foram inseridos no presente mapa, porém não foram identificados mais de um marcador comum nos dois trabalhos e presentes no mesmo grupo de ligação. Isso impede o mapeamento comparativo, pois impossibilita a comparação entre os dois mapas quanto a ordem e a recombinação entre os marcadores. O marcador obtido com o primer X57022 inserido no grupo B4 por Yu et al. (2000), foi mapeado no grupo de ligação c1. O X74919 inserido no grupo B5, foi mapeado no grupo de ligação c2; e o X80051 pertencente ao grupo B9, foi inserido no grupo de ligação c3. Portanto, não é possível afirmar que os demais marcadores inseridos nesses grupos de ligação podem ser inseridos no mapa integrado, pois não foram encontrados marcadores ligados em diferentes grupos nos dois trabalhos.

O mapa desenvolvido por Blair et al. (2003) foi comparado com o obtido por Yu et al. (2000) e com o presente mapa. Para o mapeamento, Blair et al. (2003) empregaram 57 marcadores SSR, dentre os quais 15 foram usados por Yu et al. (2000) e no presente trabalho. Os demais não foram coincidentes, o que restringe a comparação a poucos marcadores. É oportuno ressaltar que os trabalhos utilizaram linhagens recombinantes de diferentes populações, Blair et

al. (2003) empregou o cruzamento de DOR364 e G19833 e Yu et al. (2000) usaram o cruzamento de BAT93 e Jalo EEP558. Mesmo usando diferentes populações, não houve divergências entre os dois trabalhos quanto a inserções de marcadores nos grupos de ligação do mapa integrado, o que vem ao encontro dos resultados obtidos por Freyre et al. (1998) que acreditaram que o genoma do feijoeiro não sofreu grandes rearranjos genéticos.

Para a inclusão de mais marcadores SSR nos mapas integrados é necessário que seja tomado como ponto de partida as inclusões feitas por Blair et al. (2003) e Yu et al. (2000), assim como os demais marcadores usados em trabalhos anteriores. Caso se confirme a ordem dos marcadores nos grupos de ligação, seria possível ampliar a saturação dos grupos B4, B5 e B9 do mapa integrado.

3.2 Identificação de QTLs

A identificação de QTLs foi realizada por duas metodologias: análise de regressão linear múltipla e método do mapeamento por intervalo composto. A seguir encontram-se os resultados das aplicações desses métodos para os dados obtidos a partir de avaliações em várias condições ambientais, de famílias segregantes derivadas da F_2 do cruzamento das cultivares Jalo EEP 558 e Small White para os caracteres: peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação ao oídio e à mancha angular e porte da planta.

No método da regressão múltipla, foram considerados nos modelos todos os marcadores que se mostraram associados com probabilidade de F inferior a 0,05. Para o método do mapeamento por intervalo composto, a simulação foi empregada para determinar para cada carácter um valor máximo de LOD, abaixo do qual foram descartados QTLs.

3.2.1 Identificação de QTLs para peso de 100 sementes

3.2.1.1 Método da regressão múltipla

Os resultados obtidos pelo emprego do método da regressão múltipla para peso de 100 sementes encontram-se no anexo B.

Nas análises realizadas em cada condição ambiental isoladamente, foram observadas, na maioria dos casos, fortes associações entre os marcadores BM152 e BM210, e o peso de 100 sementes que explicaram grandes percentuais da variação fenotípica. Dentre as diferentes avaliações, destacam-se as realizadas nas safras da seca 2002 e 2003 em Lambari nas quais o marcador BM210 explicou acima de 24 % da variação fenotípica observada isoladamente. Além dessa alta associação, os modelos obtidos para as demais avaliações explicaram de 14,55 %, nas condições ambientais da seca 2002 em Sete Lagoas, a 31,90 % nas condições ambientais da seca 2002 em Lambari.

Nas condições da seca 2002 em Lambari houve forte influência do QTL identificado pelo marcador BM156 na variação fenotípica, em detrimento da contribuição do marcador BM152, porém deve-se considerar que pelo mapa de ligação obtido, os marcadores BM152 e BM156 encontram-se ligados a cerca de 21 cM, por essa razão é possível inferir que exista nas proximidades desses marcadores um QTL associado ao peso de 100 sementes. Por estarem ligados, em alguns ambientes, o modelo de regressão linear múltipla se ajustou melhor com a inclusão do marcador BM152 e em outros ambientes com o marcador BM156. É oportuno notar que, tanto o marcador BM152, quanto o marcador BM156 estiveram presentes nos modelos obtidos, considerando-se as médias do peso de 100 sementes da seca 2002 em Sete Lagoas e de 2003 em Lavras. Possivelmente, nesses casos tenha ocorrido recombinação entre os marcadores e,

por essa razão, a contribuição dos marcadores BM152 e BM156 não seja excludente.

Além dos marcadores BM152 e BM156, o grupo de ligação c4 conta com os marcadores BM139, BM164, BM143 e GAT591, que, exceto o marcador BM139, estiveram presentes nos modelos obtidos pelas análises de regressão múltipla. Porém, esse marcadores, na maioria dos casos, tiveram contribuições pequenas, o que leva a consideração de duas possibilidades: o QTL pode estar próximo ao marcador BM152 e a variação adicional acrescentada pelos demais marcadores do grupo de ligação pode ser atribuída a recombinação gênica; ou a existência de bloco gênico controlando o peso de 100 sementes no grupo de ligação em questão.

O marcador BM210, que na maioria dos casos, foi o que mais contribuiu para a explicação da variação fenotípica, também está presente no grupo de ligação c8, porém esse grupo conta com apenas mais um marcador, o BM185, que está ligado ao BM210 a cerca de 32 cM. Apesar da grande frequência de recombinação entre os dois marcadores, é possível observar a contribuição, embora pequena, do marcador BM185 na análise em que se considerou os dados obtidos na safra de inverno de 2001 em Lavras. Isso sugere que o QTL presente no grupo de ligação c8 esteja fortemente ligado ao marcador BM210.

Além dos marcadores já comentados, foi identificada uma série de marcadores explicando porções pequenas da variação fenotípica, inclusive em mais de um ambiente como é o caso do marcador X63525.

Nas análises conjuntas, o percentual da variação explicada pelos marcadores moleculares foi alto, variando de 23,67 % na análise em que foram consideradas as médias obtidas nas avaliações realizadas em Lavras (safra de inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003) a 37,73 % na análise em que foram

utilizadas as médias das avaliações conduzidas em Lambari nas safras da seca 2002 e 2003.

Nas análises conjuntas, os marcadores BM210 e BM152 foram os que mais explicaram a variação fenotípica. Em algumas situações, houve a participação dos marcadores do grupo de ligação c4 no modelo, como era esperado devido aos resultados das análises individuais

Outros marcadores também mostraram-se estáveis nos modelos obtidos com as médias em vários ambientes, como é o caso dos marcadores BM185, GAT591 e X63525 que contribuíram para o modelo em várias condições ambientais. Enquanto outros, contribuíram para o modelo em algumas situações, como é o caso dos marcadores BM188, BM181 e BM139. Porém a inclusão desses marcadores, tanto os estáveis, quanto os que explicaram percentuais da variação fenotípica em condições ambientais específicas, causou pouca contribuição para a explicação da variação fenotípica.

3.2.1.2 Método do mapeamento por intervalo composto

Os gráficos da análise de QTLs, pelo método do mapeamento por intervalo composto para o peso de 100 sementes, são apresentados no anexo C. Na Tabela 19 são apresentados os QTLs identificados, suas posições nos grupos de ligação e seus LOD.

Os resultados dessas análises sugerem a presença de QTLs associados ao peso de 100 sementes nos grupos de ligação c4 e c8. Nas análises em que se considerou as médias obtidas em um ambiente, o QTL identificado no grupo de ligação c4 esteve presente com LOD acima de 6 no intervalo entre os marcadores BM156 e GAT591, exceto nas condições da seca de 2003 em Sete Lagoas. Na avaliação realizada nessas condições ambientais, não foi identificado

QTL nesse intervalo, porém no mesmo grupo de ligação foi identificado um QTL entre os marcadores BM143 e BM164. Por essa razão, o gráfico obtido com análise conjunta que envolveu os dados das secas 2002 e 2003 em Sete Lagoas apresentou dois QTLs no grupo c4, sendo um localizado no intervalo entre os marcadores BM156 e GAT591, e o outro entre os marcadores BM143 e BM164.

No grupo de ligação c8 também foi identificado um QTL de grande estabilidade que esteve presente em todas as análises individuais, com exceção da condição da seca de 2002 em Sete Lagoas, e em todas as análises conjuntas. Esse QTL foi identificado no intervalo compreendido entre os marcadores BM185 e BM210, de acordo com o gráfico, esse QTL esteve localizado a menos de 10 cM do marcador BM210.

TABELA 19. QTLs identificados para o peso de 100 sementes pelo método do mapeamento por intervalo composto e suas posições no mapa de ligação.

Ambiente	Grupo de ligação	Posição no grupo de ligação	LOD
Lavras - inverno de 2001	C4	0,3061	6,37
	C8	0,2401	3,81
Lavras – inverno de 2002	C4	0,1601	7,56
	C8	0,2401	8,12
Lavras – seca de 2002	C4	0,3061	6,68
	C8	0,2801	5,80
Lambari – seca de 2002	C4	0,1601	9,19
	C8	0,2801	6,88
Sete Lagoas – seca de 2002	C4	0,1401	7,22
Lavras - seca de 2003	C4	0,1401	6,95
	C8	0,2601	5,79

“...continua...”

“TABELA 19. Continuação...”

Ambiente	Grupo de ligação	Posição no grupo de ligação	LOD
Lambari – seca de 2003	C4	0,2861	5,35
	C8	0,3001	7,12
Sete Lagoas – seca 2003	C4	0,1601	3,49
	C8	0,2601	5,31
Lavras – inverno de 2001 e 2002	C4	0,2861	9,00
	C8	0,2401	7,26
Lavras – Seca de 2002 e 2003	C4	0,1601	8,66
	C8	0,2601	7,46
Lavras – inverno de 2001 e 2002 e seca de 2002 e 2003	C4	0,1601	10,59
	C8	0,2401	9,19
Lambari – seca de 2002 e 2003	C4	0,1601	8,70
	C4	0,8781	2,93
	C8	0,3001	8,34
Sete Lagoas – seca de 2002 e 2003	C4	0,1601	7,00
	C4	0,8331	5,24
	C8	0,2601	4,83
Lavras, Lambari e Sete Lagoas - Seca de 2002	C4	0,1601	9,14
	C8	0,2801	5,66
Lavras, Lambari e Sete Lagoas - Seca de 2003	C4	0,1601	6,89
	C8	0,2601	7,45
Lavras, Lambari e Sete Lagoas - Seca 2002 e 2003	C4	0,1601	9,44
	C8	0,2801	7,50

3.2.1.3 Considerações finais sobre o peso de 100 sementes

Os marcadores identificados por ambas as metodologias como sendo associados à expressão do carácter peso de 100 sementes foram concordantes. Além da concordância entre os métodos, os marcadores BM152 e BM210

mostraram-se altamente associados ao peso de 100 sementes em diversas condições ambientais, o que faz com que os QTLs associados a eles sejam muito estáveis e por essa razão, de grande potencial de utilização em programas de melhoramento que visem obter cultivares com sementes grandes e tamanhos estáveis. No entanto, em algumas condições ambientais, os marcadores BM152 e BM210 não foram associados ao peso de 100 sementes. No caso do marcador BM152, que está inserido no grupo de ligação c4, em alguns ambientes houve a sua substituição pelo marcador BM156 que está ligado a 21 cM. A ausência da contribuição do marcador BM210 para a explicação da variação fenotípica do peso de 100 sementes nas condições ambientais da seca 2002 em Sete Lagoas e da análise conjunta em que foram empregadas as médias obtidas nas secas 2002 e 2003 em Sete Lagoas, possivelmente, ser deve ao efeito da interação genótipos por ambientes.

A presença de poucos QTLs controlando o tamanho do grão do feijão já foi suposta por alguns autores. Koinange et al. (1996) identificaram três QTLs associados ao tamanho de sementes de feijão, sendo dois deles inseridos nos grupos de ligação B7 e o terceiro, no grupo B1. Park et al. (2000) identificaram QTLs para o tamanho da semente e alocaram nos grupos B4 e B7; e Tar'an (2002) identificou dois QTLs para o peso de 100 sementes ligados a marcadores AFLP a 2 e 8 cM, inseridos nos grupos B2 e B10, explicando 8,6 e 14,6 % da variação fenotípica isoladamente e 17,8 % em conjunto.

Além da grande estabilidade apresentada pelos marcadores BM152 e BM210, grande percentual da variação fenotípica esteve associada a eles, o que sugere que estejam ligados a genes de efeitos maiores que controlam o tamanho do grão de feijão. Por esse enfoque, esses marcadores têm grande potencial para a utilização na seleção indireta, pois marcadores estáveis e associados a elevados percentuais da variação fenotípica são indícios favoráveis a sua utilização na seleção assistida por marcadores moleculares. Porém, antes da adoção desta

metodologia, especialmente nesse caso em que há alta herdabilidade e o caráter é avaliado com facilidade, devem se considerados diversos fatores com o objetivo de verificar a eficiência econômica das metodologias de seleção que visem obter cultivares com sementes grandes e de tamanhos estáveis.

3.2.2 Identificação de QTLs para porte da planta

3.2.2.1 Método da regressão múltipla

Os resultados da análise da regressão linear múltipla para nota de porte da planta do feijoeiro encontram-se no Anexo B. O porte da planta não é um caráter em que os genitores usados nesse estudo sejam extremamente divergentes, especialmente devido ao porte do Small White que é prostrado, o que fez com que muitas de suas famílias segregantes lançassem ramos, dificultando a avaliação. Mesmo assim, a análise de regressão linear múltipla explicou percentuais consideráveis da variação fenotípica, chegando a modelos com $R^2 = 24,56 \%$ na condições da seca 2003 em Lavras.

É oportuno notar que, mesmo entre os marcadores que mais explicaram a variação fenotípica, não foram encontradas contribuições muito significativas para o R^2 do modelo, sendo que a maior contribuição de um marcador, isoladamente, foi dada pelo BM210 que explicou 10,78 % da variação fenotípica na seca de 2003 em Sete Lagoas. Os demais marcadores contribuíram pouco para o modelo, além de se mostrarem na maioria dos casos inconstantes, ou seja, não estáveis.

Quanto às análises conjuntas, o percentual de variação explicada pelos marcadores moleculares identificada pelas análises de regressão linear múltipla variaram de 6,67 %, nas condições das safras de inverno de 2001 e 2002 em Lavras, a 25,84 %, na seca de 2003, considerando as notas obtidas em Lavras,

Lambari e Sete Lagoas. Nessa análise, destacou-se o marcador BM143 que isoladamente explicou 9,51 % da variação fenotípica.

3.2.2.2 Método do mapeamento por intervalo composto

Os gráficos obtidos pelas análises de mapeamento por intervalo composto para o caráter nota de porte são apresentados no anexo D. Na Tabela 20, são apresentados os QTLs identificados, suas posições nos grupos de ligação e seus LOD.

TABELA 20. QTLs identificados para o porte da planta pelo método do mapeamento por intervalo composto e suas posições no mapa de ligação.

Ambiente	Grupo de ligação	Posição no grupo de ligação	LOD
Lavras – seca de 2003	C2	0,1801	4,06
	C4	0,5621	3,42
Sete Lagoas – seca de 2003	C8	0,3001	4,02
Lavras, Lambari e Sete Lagoas - Seca de 2003	C4	0,6421	3,31

Não foram observados QTLs constantes para nota de porte, assim como foram observados para as demais características. Porém, em algumas situações foram identificados QTLs, como é o caso da seca de 2003 em Lavras, em que foram encontrados dois QTLs, sendo um no grupo de ligação c2 entre os marcadores X74919 e BM175 e, o outro, no grupo de ligação c4 entre os marcadores BM143 e BM164. Na seca de 2003 em Sete Lagoas, também foi identificado um QTL no grupo de ligação c8, próximo ao marcador BM210.

Ao se considerar as análises conjuntas, quando foram empregadas as médias obtidas em três localidades (Lavras, Lambari e Sete Lagoas), foi possível identificar QTLs. Nesse caso o grupo de ligação c5 mostrou o intervalo entre os marcadores GAT591 a BM164 associado à nota de porte e mais especificamente o marcador BM143, que está localizado no centro do QTL. Nas demais análises em que se considerou as médias para as análises conjuntas não foi possível identificar QTLs associados a essa característica.

3.2.2.3 Considerações finais sobre porte da planta

Ao se comparar os resultados das análises obtidas pelos métodos da regressão múltipla e mapeamento por intervalo composto é possível verificar que no caso da nota do porte da planta só foi possível identificar QTLs que explicam baixos percentuais da variação encontrada, que não foram constantes nas diferentes condições ambientais e que têm baixa probabilidade de serem úteis ao melhoramento de plantas. O que possivelmente ocorreu devido à baixa divergência entre os genitores quanto ao porte da planta.

Dentre os caracteres avaliados, o porte foi o único em que não foi possível identificar marcadores estáveis para a maioria das avaliações. Porém, ao serem observadas as análises conjuntas, é possível verificar que o porte foi a característica com menor interação genótipos por ambientes. O que a princípio pode parecer discordante, mas ao considerar a pequena cobertura do genoma proporcionada pelos marcadores moleculares usados nesse trabalho e o grande número de caracteres envolvidos na determinação da nota do porte (Teixeira, 1997), é possível supor que existam outras porções do genoma que expliquem a variação obtida e que não tenham sido abrangidas nesse estudo.

3.2.3 Identificação de QTLs para produtividade de grãos

3.2.3.1 Método da regressão múltipla

O anexo B apresenta os resultados da aplicação do método da regressão múltipla para produtividade de grãos nas condições ambientais individuais e conjuntas.

A análise de regressão linear múltipla para produtividade de grãos, quando comparadas às obtidas para peso de 100 sementes, explicou menores percentagens da variação fenotípica. Isso se deve principalmente ao cruzamento adotado, pois nas cultivares Jalo EEP 558 e Small White não são extremamente segregantes o caráter avaliado, pois a produtividade de grãos sofre grande influência ambiental (Ramalho et al., 1993; Melo et al. 1997 e Melo, 2000).

Os modelos obtidos para as análises individuais explicaram de 2,26 % a 28,60 % da variação fenotípica. Dentre os marcadores mais constantes, destaca-se o marcador X80051 que chegou a explicar isoladamente 8,75 % a variação fenotípica em Lavras na seca de 2002; 7,12 %, em Lavras na seca de 2003; 6,01 %, em Lambari na seca de 2002 e 5,24 %, em Sete Lagoas na seca de 2003. Os demais marcadores se mostraram inconstantes e explicaram percentuais baixos da variação fenotípica, o que os torna inviáveis para a seleção assistida.

Quanto as análises em que se utilizou as médias obtidas nas diferentes condições ambientais, os percentuais da variação fenotípica explicados pelo modelo foram igualmente baixos, variando de 8,45 % para Lambari na seca de 2002 e 2003 a 23,39 % para Lavras na média das safras de inverno 2001 e seca 2003. O marcador X80051 esteve presente em todos os modelos, explicando individualmente até 9,97 % da variação quando consideradas as médias de Lavras nas secas de 2002 e 2003.

Os marcadores X63525 e BM175 também mostram-se presentes em mais de uma análise conjunta, porém explicando baixos percentuais da variação fenotípica.

Além desses marcadores que se mostraram constantes, foram observadas as contribuições de uma série de marcadores que estiveram presentes nos modelos obtidos apenas em uma das análises conjuntas. Porém, a sua utilização na seleção assistida visando adaptação específica é limitada, pois a contribuição parcial para o modelo da regressão múltipla foi muito baixa, além da falta de estabilidade.

3.2.3.2 Método do mapeamento por intervalo composto

Os gráficos obtidos pela análise de QTLs para produtividade de grãos pelo método do mapeamento por intervalo composto encontram-se no anexo E, onde na maioria das condições ambientais não foram identificados QTLs para produtividade de grãos. Na Tabela 21, são apresentados os QTLs identificados, suas posições nos grupos de ligação e seus LOD.

Apesar de terem sido identificados poucos QTLs para a produtividade de grãos, na seca de 2002 em Lavras foi identificado um QTL no grupo de ligação c3 entre os marcadores X80051 e BM140, e na mesma posição do genoma foi identificado um QTL tangenciando a linha de corte na seca de 2003 em Lavras. Apesar desses QTLs terem sido identificados nessas duas condições ambientais, nas demais condições em que foi feita a avaliação da produtividade de grãos, esse QTL não se expressou. Porém, considerando os gráficos obtidos com as análises conjuntas, podem ser observados QTLs no intervalo entre os marcadores X80051 e BM140 em diversas situações. Dentre elas, destaca-se pelo alto valor do LOD, o QTL identificado nas safras das secas 2002 e 2003 em Lavras, e na conjunta que envolve as avaliações das safras das secas 2002 e

2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas. Porém, pode ser assinalado também que, apesar do LOD estar no limite da significância, o QTL foi identificado no mesmo intervalo nas condições de Lavras, na média das safras de inverno de 2001, seca de 2003, e da seca de 2003, considerando as médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas. O grande número de análises conjuntas em que o QTL se expressou faz com que a sua presença seja considerada, apesar do baixo valor de LOD.

TABELA 21. QTLs identificados para a produtividade de grãos pelo método do mapeamento por intervalo composto e suas posições no mapa de ligação.

Ambiente	Grupo de ligação	Posição no grupo de ligação	LOD
Lavras – seca de 2002	C3	0,1201	3,51
Lavras – inverno de 2001 e seca de 2003	C3	0,1001	2,74
Lavras – seca de 2003 e 2003	C3	0,1001	2,88
Lavras, Lambari e Sete Lagoas – seca de 2003	C3	0,1001	2,63
Lavras, Lambari e Sete Lagoas – seca de 2002 e 2003	C3	0,0801	2,63

3.2.3.3 Considerações finais sobre produtividade de grãos

Ao se comparar as análises realizadas pela regressão múltipla e pelo mapeamento por intervalo composto, destaca-se a marcador X80051, embora explicando baixos percentuais da variação fenotípica. Esse marcador a princípio mostra-se promissor para a seleção indireta para produtividade de grãos uma vez que esteve associado a esse carácter em algumas condições ambientais

isoladamente e em diversas análises conjuntas, a despeito da alta interação genótipos por ambientes estimada para a produtividade de grãos no presente estudo e em estudos anteriores (Takeda et al., 1991; Melo et al., 1997; Melo et al., 2000). Porém, para que o marcador X80051 seja utilizado na seleção indireta tornam-se necessários estudos envolvendo outras populações segregantes e a avaliação da viabilidade econômica do uso deste marcador.

Outro aspecto que merece ser assinalado é a localização genômica do fragmento amplificado pelo primer X80051 efetuada por Yu et al. (2000) que foi inserido no grupo de ligação B9 do mapa integrado do feijoeiro. Nesse grupo de ligação já foi identificada por Tar'an et al. (2002) a presença de QTLs para a produtividade de grãos. Essa associação corrobora para que a busca de QTLs associados ao marcador X80051 mereça maiores estudos.

Os caracteres peso de 100 sementes e produtividade de grãos já foram correlacionados fenotipicamente em diversas situações (Ramalho et al., 1993). Porém, no presente estudo, esses dois caracteres foram correlacionados apenas em algumas condições ambientes. Além disso, pela análise molecular, os QTLs para esses caracteres foram identificados em diferentes grupos de ligação, o que vem ao encontro da baixa correlação fenotípica estimada. Possivelmente, essa baixa correlação e a ausência de QTLs no mesmo grupo de ligação seja devido à baixa divergência entre os genitores e à baixa herdabilidade.

3.2.4 Identificação de QTLs para reação ao oídio

3.2.4.1 Método da regressão múltipla

A análise de regressão linear múltipla para reação ao oídio mostrou que no único ambiente em que foram encontradas diferenças significativas, em Lambari na safra da seca 2003, apenas 11,51 % da variação fenotípica obtida foi

explicada pelos marcadores moleculares (Anexo B). Tal fato pode ser explicado pela pequena divergência entre os genitores e a grande influência ambiental na expressão do caráter. Mesmo assim foi possível destacar os marcadores BM160 e X13329 que explicaram isoladamente cerca de 5 % da variação fenotípica encontrada. A presença de genes explicando individualmente pequenas porções da variação fenotípica concorda com a existência de níveis moderados de resistência / suscetibilidade e com a suposição da presença de resistência horizontal ao oídio (Melo, 2000 e Melo et al., 2002).

3.2.4.2 Método do mapeamento por intervalo composto

No anexo F, é apresentado o gráfico obtido com o mapeamento por intervalo composto para reação ao oídio, porém como pode ser observado no gráfico não foram identificados QTLs para reação ao oídio na condição ambiental da safra da seca 2002 em Lambari.

3.2.5 Identificação de QTLs para reação à mancha angular

3.2.5.1 Método da regressão múltipla

No anexo B, são apresentados os resultados com a aplicação do método da regressão linear múltipla para os dados obtidos para as notas de reação à mancha angular nas ambientais individuais e conjuntas.

Em ambientes individuais, os marcadores explicaram cerca de 25 % da variação fenotípica, pois os R^2 dos modelos obtidos variaram de 17,92 %, para as condições de Lavras na seca de 2003, a 31,02 %, para as condições de Lambari na seca de 2003.

Dentre os marcadores que explicaram a variação fenotípica, destacam-se os BM146 e o BM210 para avaliações individuais. O marcador BM146 explicou isoladamente 9,69 % na seca de 2002 em Lavras e o marcador BM210, 8,13 % em Lambari na seca de 2003. O marcador BM165 também mostrou-se constante nas avaliações realizadas na safra da seca 2002, chegando a explicar 7,25 % da variação fenotípica no modelo obtido para as condições de Lambari.

Uma série de outros marcadores foram identificados como associados a tolerância à mancha angular em condições ambientais isoladas, alguns deles, quando inseridos no modelo, proporcionaram aumentos consideráveis no R^2 , porém a indicação desses marcadores como potenciais para a seleção assistida, mesmo quando o objetivo do programa é adaptação específica, é precipitada e merece maiores avaliações.

Ao se considerar as análises de regressão linear múltipla realizadas, tendo como variável resposta as médias utilizadas nas análises conjuntas, nota-se que o percentual da variação fenotípica explicado pelos modelos foi elevado, variando de 19,72 %, quando se utilizou as médias da seca 2003 em Lavras e Lambari, a 29,57 %, quando foram utilizadas as médias das avaliações da seca de 2002.

Na maioria das análises de regressão linear múltipla com as médias conjuntas, os marcadores BM146 e BM210 foram os que mais explicaram a variação fenotípica. Apesar dos estudos sobre controle da reação à mancha angular no feijoeiro ainda não serem conclusivos, esses resultados concordam com a herança digênica com modificadores postulada por Bett & Michaels (1995) e por Rezende et al. (1999).

Nas condições de Lavras, foi possível verificar também a contribuição do marcador BM200 que isoladamente explicou cerca de 10 % da variação fenotípica. Já nas condições de Lambari, destacou-se o marcadores BM210

explicando, isoladamente, 10,46 % da variação fenotípica. Na seca de 2002, além dos marcadores BM146 e BM210, destacou-se o marcador BM165 que, isoladamente, explicou cerca de 9 % da variação fenotípica. Enquanto nas condições da seca 2003, apenas pequenos percentuais da variação foi explicada com a inserção de outros marcadores ao modelo que já contava com os marcadores BM210 e BM146. Quando se considerou as médias das quatro avaliações, mais uma vez foi possível observar a grande contribuição dos marcadores BM210 e BM146 ao modelo. Portanto, foi possível inferir que os marcadores BM146 e BM210 estão associados a QTLs estáveis e responsáveis pela tolerância à mancha angular e que QTLs associados ao marcador BM165 têm maior influência na manifestação da tolerância à mancha angular em condições ambientais específicas. Deve ser considerado que o controle genético da tolerância do feijoeiro à mancha angular pode ser consequência de diferentes cultivares de feijoeiro, raças de mancha angular e condições ambientais (Melo, 2000; Melo et al., 2002).

3.2.5.2 Método do mapeamento por intervalo composto

Os gráficos obtidos com a aplicação do método do intervalo composto na identificação de QTLs para as notas de reação à mancha angular são apresentados no anexo G. Na Tabela 22, são apresentados os QTLs identificados, suas posições nos grupos de ligação e seus LOD.

Os gráficos das análises individuais mostraram que nas condições da seca 2002 tanto em Lavras, quanto em Lambari foram identificados QTLs no grupo de ligação c5 associados à reação à mancha angular, sendo que nas condições de Lavras o QTL se estende no intervalo delimitado pelos marcadores BM53 e BM146. Já nas condições de Lambari, o QTL se restringe ao intervalo entre os marcadores BM200 e BM146. Na seca de 2003 não foram encontrados

QTLs significativos associados à nota de reação à mancha angular, tanto nas condições de Lavras, quanto de Lambari.

TABELA 22. QTLs identificados para a reação à mancha angular pelo método do mapeamento por intervalo composto e suas posições no mapa de ligação.

Ambiente	Grupo de ligação	Posição no grupo de ligação	LOD
Lavras – seca de 2002	C5	0,2381	4,70
Lavras – seca de 2002 e 2003	C5	0,2781	3,60
Lambari – seca de 2002 e 2003	C5	0,2981	3,64
	C8	0,2201	3,29
Lavras e Lambari – seca de 2002 e 2003	C5	0,2781	5,56
Lavras e Lambari – seca de 2002 e 2003	C5	0,2781	2,15

Com as médias dos tratamentos obtidos em Lavras e Lambari na seca de 2002 foi confirmado o QTL localizado no intervalo entre os marcadores BM53 e BM146. Apesar desses QTLs não terem se manifestado na safra 2003, quando consideradas as análises conjuntas de Lavras nas secas de 2002 e 2003, e Lambari nas secas de 2002 e 2003, foi identificado QTL associado à nota de reação à mancha angular. No caso de Lavras, esse QTL esteve presente no intervalo entre os marcadores BM53 e BM146, enquanto nas condições de Lambari o QTL esteve presente no intervalo entre BM200 e BM146.

Além desses QTLs localizados no grupo de ligação c5, na análise conjunta em que se consideraram as avaliações realizadas na seca de 2002 e 2003 em Lambari foi identificado um QTL no grupo de ligação c8, próximo ao

marcador BM210. Esse QTL foi identificado apenas na condição de Lambari e, considerando-se a média das safras da seca por dois anos consecutivos, pode representar a expressão de genes que proporcionem tolerância a raças locais do patógeno que estariam associadas a estas condições ambientais.

Quanto às análises conjuntas que envolveram as quatro avaliações foi observado o efeito do QTL localizado no grupo de ligação c5 entre BM53 e BM146, mostrando assim o efeito desse QTL para a expressão da reação à mancha angular.

3.2.5.3 Considerações finais sobre reação à mancha angular

Ao serem comparadas as análises de identificação de QTLs pelos métodos da regressão linear múltipla, e pelo mapeamento por intervalo composto e pela regressão múltipla foi possível verificar que o marcador BM210 apresentou grande associação à reação à mancha angular nas análises individuais em Lambari. Pelo método da regressão múltipla, no mapeamento por intervalo composto, só foi possível identificar sua associação nas análises conjuntas. Já o marcador BM146 associado com a característica em todas as condições ambientais nas análises de regressão múltipla não foi identificado pelo mapeamento por intervalo composto.

A presença de dois genes maiores controlando o carácter concorda com a suposição postulada por Bett & Michaels (1995) e Rezende et al. (1999) da herança digênica. A suposição do controle da mancha angular conta com a ação da herança horizontal, além da vertical, também pode ser considerada devido à identificação de marcadores de pequenos efeito associados a percentuais baixos da variação fenotípica.

É oportuno observar que houve alta correlação fenotípica entre as médias do peso de 100 sementes e da reação à mancha angular, como pode ser observado no Anexo B. Além da associação fenotípica entre os caracteres, o marcador BM210 esteve associado tanto ao peso de 100 sementes quanto à reação à mancha angular, o que leva a suposição de alta correlação entre esses caracteres. Assim, a adoção desse marcador para a seleção assistida, para ambas as características, faz com que o emprego dos marcadores moleculares seja mais econômico pelo uso de um marcador para seleção simultânea de mais de uma característica (Ferreira & Grattapaglia, 1998).

3.2.6 Considerações sobre as análises de QTL

No presente estudo foram usadas famílias derivadas de plantas F_2 , porém a cada autofecundação é aumentado o percentual da variância genética aditiva entre famílias em detrimento da variância genética de dominância. Por essa razão, o uso de famílias derivadas de plantas F_3 ou F_4 proporcionariam maior exploração da variância aditiva e menor influência da variância de dominância. Desta forma, o avanço de gerações deve ser considerado no planejamento da análise de QTLs.

Outro fator a ser considerado é que a busca por QTLs deve considerar que o acúmulo de informações é necessário para que a adoção da seleção assistida por marcadores moleculares se torne mais efetiva.

4 CONCLUSÕES

O uso de marcadores microssatélites para o mapeamento do feijoeiro permitiu a obtenção de mapa com 400,1 cM, com 24 marcadores, dispostos em oito grupos de ligação com comprimento médio de 50,01 cM e com distância média entre marcadores de 25,01 cM.

Foram identificados QTLs associados ao peso de 100 sementes, produtividade de grãos, reação à mancha angular e porte da planta. Sendo que os mais estáveis e associados a maiores percentuais da variação fenotípica foram os QTLs envolvidos na expressão do peso de 100 sementes e na reação à mancha angular. Destacam-se os marcadores: BM152 e BM210, associados ao peso de 100 sementes; X80051 associado à produtividade de grãos e; BM210 e BM146 associados à reação à mancha angular.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BASTEN, C. J.; WEIR, B. S.; ZENG, Z. B. **QTL Cartographer Version 1.13**. Raleigh: North Caroline State University, 1999. 132 p.

BEARZOTI, E. Mapeamento de QTL. In: PINHEIRO, J. B.; CARNEIRO, I.F. (Org.) **Análise de QTL no melhoramento de plantas**. Goiânia: FUNAPE, 2000. p. 63-224.

BETT, K. E.; MICHAELS, T. E. A two-gene model for powdery mildew resistance in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 38, p. 145-146, 1995.

BLAIR, M. W.; PEDRAZA, F.; BUENDIA, H. F.; GAITÁN-SOLÍS, E.; BEEBE, S. E.; GEPTS, P.; TOHME, J. Development of a genome-wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 8, p 1362-1374, Sept. 2003.

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

FREYRE, R.; SKROCH, P. W.; GEFFROY, V.; ADAM-BLONDON, A. F.; SHIRMOHAMADALI, A.; JOHNSON, W. C.; LLACA, C.; NODARI, R. O.; PEREIRA, P. A.; TSAI, S. M.; TOHME, J.; DROM, M.; NIENHUIS, J.; VALLEJOS, C. E.; GEPTS, P. Towards an integrated linkage map of common bean. 4. Development of a core linkage map and alignment of RFLP maps. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 97, n. 5/6, p. 847-856, Oct. 1998.

GAITÁN-SÓLIS, E.; DUQUE, M. C.; EDWARDS, K. J.; TOHME, J. Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 6, p. 2128-2136, Nov./Dec. 2002.

KOINANGE, E. M. K.; SINGH, S.P.; GEPTS, P. Genetic control of the domestication syndrome in common-bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1037-1045, July/Aug. 1996.

KOSAMBI, D. D. The estimation of map distance from recombination values. **Annual of Eugenics**, London, v. 12, n. 2, p. 172-175, 1944.

LANDER, E. S.; GREEN, P.; ABRAHANSON, J. et al. Mapmaker: na interative computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. **Genomics**, San Diego, v. 1, p. 174-151, 1987.

LEE, M. DNA markers and plant breeding program. **Advances in Agronomy**, New York, v. 55, p. 265-344, 1995.

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

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; FERREIRA, D. F. Mapeamento de QTLs para reação ao oídio a mancha angular de feijoeiro- comum em diferente locais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37 n. 8, p. 1115-1126, ago. 2002.

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Choice of parents to obtain common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars tolerant to low temperatures at adult stage. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 20, n. 2, p. 283-292, June 1997.

NIENHUIS, J.; TIVANG, L.; SCKROCH, P.; SANTOS, J. B Genetic relationships among cultivars and lines of lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) as measure by RAPD markers. **Journal of hte American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 120, n. 2, p. 300-306, Mar. 1995.

PARK, S. O.; COYNE, D. P.; JUNG, G.; SKROCH, P. W.; ARNAUD-SANTANA, E.; SETADMEN, J. R.; ARIYARATHNE, H. M.; NIENHUIS, J. Mapping of QTL for seed size and shape traits in common bean. **Journal American Society of Horticultural Science**, Alexandria, v. 125, n. 2, p. 466-475, Mar. 2000.

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

REZENDE, V. F.; RAMALHO, M. A. P.; CORTE, H. R. Genetic control of common bean (*Phaseolus vulgaris*) resistance to powdery mildew (*Erysiphe polygone*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 22, n. 2, p. 233-236, June 1999.

SAS Institute. **JMP user's guide, Version 3.1**. Cary, 1995.

TAKEDA, C.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Progeny test for the ESAL 501 x A 354 common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) hibrid at different locations. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 3, p. 771-779, set. 1991.

TAR'AN, B.; MICHAELS, T. E.; PAULS, K. P. Genetic mapping of agronomic traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 544-556, Mar./Apr. 2002.

TEIXEIRA, F. F. **Controle genético do porte do feijoeiro**. 1997. 86 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

YU, K.; PARK, S. J.; POYSA, V., GEPTS, P. Intregation of simple sequence repeat (SSR) marker into a molecular linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of Heredity**, Washington, v. 91, n. 6, p. 429-434, Nov./Dec. 2000.

ANEXOS

ANEXO A	Pág.
TABELA 1A. Primers SSR utilizados, suas seqüências, temperaturas de anelamento, padrão de bandas encontrado e tipo de agarose empregada para a separação dos fragmentos.	142
ANEXO B	Pág.
TABELA 1B. Correlação fenotípica entre os caracteres peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação ao oídio e à mancha angular.	158
ANEXO C	Pág.
TABELA 1C. Resumo das análises de regressão múltipla para peso de 100 sementes.	160
TABELA 2C. Resumo das análises de regressão múltipla para nota de porte da planta.	165
TABELA 3C. Resumo das análises de regressão múltipla produtividade de grãos.	168
TABELA 4C. Resumo das análises de regressão múltipla para reação ao oídio.	171
TABELA 5C. Resumo das análises de regressão múltipla para reação à mancha angular.	172

ANEXO D **Pág.**

FIGURA 1D. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas no peso de 100 sementes nas safras de inverno 2001 em Lavras (a), inverno 2002 Lavras (b), seca 2002 Lavras (c), seca 2003 Lavras (d), seca 2002 Lambari (e), seca 2003 Lambari (f), seca 2002 Sete Lagoas (g) e seca 2003 Sete Lagoas (h) e nas conjuntas das safras de inverno 2001 e 2002 em Lavras (i), seca 2002 e 2003 em Lavras (j), inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003 em Lavras (k), seca 2002 e 2003 em Lambari (l), seca 2002 e 2003 em Sete Lagoas (m), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2002 (n), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2003 (o) e de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas secas de 2002 e 2003 (p). **175**

ANEXO E **Pág.**

FIGURA 1E. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de porte da planta na safra de inverno 2001 em Lavras (a), inverno 2002 em Lavras (b), seca 2003 em Lavras (c), seca 2002 em Lambari (d), seca 2003 em Lambari (e) e seca 2003 em Sete Lagoas (f) e nas conjuntas de Lavras na safra de inverno 2001 e 2002 (g), de Lavras nas safras de inverno 2001 e 2002 e da seca 2003 (h), Lambari na safra 2002 e 2003 (8) e da seca 2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas (i). **179**

ANEXO F **Pág.**

FIGURA 1F. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para a produtividade de grãos por parcela nas safras de inverno 2001 em Lavras (a), seca 2002 Lavras (b), seca 2003 Lavras (c), seca 2002 Lambari (d), seca 2003 Lambari (e), seca 2002 Sete Lagoas (f) e seca 2003 Sete Lagoas (g) e nas conjuntas das safras de inverno 2001 e seca 2003 em Lavras (h), seca 2002 e 2003 em Lavras (i), seca 2002 e 2003 em Lambari (j), seca 2002 e 2003 em Sete Lagoas (k), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2002 (l), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2003 (m) e de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas secas de 2002 e 2003 (n). **182**

ANEXO G	Pág.
FIGURA 1G. Gráfico obtido com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de reação ao oídio na safra da seca 2002 em Lambari.	186

ANEXO H	Pág.
FIGURA 1H. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de reação à mancha angular na safra da seca 2002 em Lavras (a), seca 2003 em Lavras (b), seca 2002 em Lambari (c) e seca 2003 em Lambari (d) e nas conjuntas de Lavras na safra da seca 2002 e 2003 (e), de Lambari na safra 2002 e 2003 (f), da seca 2002 em Lavras e Lambari (g), da seca 2003 em Lavras e Lambari (h) e em Lavras e Lambari na seca 2002 e 2003 (i).	187

TABELA 1A. Primers SSR utilizados, suas seqüências, temperaturas de anelamento, padrão de bandas encontrado e tipo de agarose empregada para a separação dos fragmentos.

Par de primers	Seqüências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
X04660	TTG ATG ACG TGG ATG CAT TGC AAA GGG CTA GGG AGA GTA AGT TGG	58	60	M	-
X13329	GCT CAC GTA CGA GTT GAA TCT CAG ATC TGA GAG CAG CGA CAT GGT AG	58	60	P	E
X57022	AAG GAT GGG TTC CGT GCT TG CAC GGT ACA AAC CAT GCT ATC	58	60	P	C
X59469	AAA CAC ACA AAA AGT TGG ACG CAC TTC GTG AGG TAG GAG TTT GGT GG	58	60	M	-
X60000	ACC TAG AGC CTA ATC CTT CTG CGT GAA TGC GAA TAT CAG AAA GCA AAT GG	58	60	M	-
X61293	AAT CTG CCG AGA GTG GTC CTG C GAT TGA AAT ATC AAA GAG AAT TGT TAC C	55	55	P	E
X74919	CCG TTG CCT GTA TTT CCC CAT CGT GTG AAG TCA TCT GGA GTG GTC	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
X79722	CCA ACC ACA TTC TTC CCT ACG TC GCG AGG CAG TTA TCT TTA GGA GTG	58	60	M	-
X80051	AGT TAA ATT ATA CGA GGT CCT AAA TC CAT TCC CTT CAC ACA TTC ACC G	55	55	P	C
X96999	AGT CGC CAT AGT TGA AAT TTA GGT G CTT ATT AAA ACG TGA GCA TAT GTA TCA TTC	68	60	P	C
Z30347	ATC TTT AAA TTA CTA ATT TTC TTG TAT CGT TTC ATC TTT ATT ACA CAA CCT GAC TCA	55	55	P	E
M99497	GGG TAG TAA AGG AAA GAG AAG AAA GAG CCA CCT TCT CGT ACT GTT CCA TG	46	46	M	-
M13968	ACA CCT TAT CAT TTA GAG GAA AAG AGA ACC CGA ACT GGC TGC AAC AG	46	46	M	-
M18093	CCA GCT ACC ATC TCC TCC ATC G TAG TGG TGG AGG TGG AGA TTT	46	46	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
M18094	TAA TTT CTC TCT TCC CAT CCC AAA C GTA GTA ATA AGG AGG AGG CGG TGA G	58	60	M	-
M68913	CAA TTA AAA CTC AAC CAA CCC AAA TA TTT CCC GCC ATA GAA TAT GTAG AGA	46	46	P	C
U10419	TGG AGC CAT CTG TCT CTT ACC CAC GAG CAC GAG TCA CGT TTG CAA C	46	46	M	-
U18349	CTG AAG CCC GAA TCT TGC GA CGC GAG AGG TGA ACG AAA GC	58	60	M	-
U18791	GGG AGG GTA GGG AAG CAG TG GCG AAC CAC GTT CAT GAA TGA	46	46	M	-
U28645	GCA AGA GAA CAC TGA AGA GGA TCG GAC ATT ACT CAT TTC ATC ATC TAC TAC ACG	55	55	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
U34754	GTT TCT TCC TTA TGG TTA GGT TGT TTG TCA CGT TAT CAC CAG CAT CGT AGT A	58	60	M	-
U54703	CGA GGA GGA AGG AGA CGG GAG GGT TAT CAC AAG GAA GAC ACG	46	46	P	C
X02980	ACT TCT TTC ATC ATC CAT CCA TCC TAT CTT GGC TCT CTT CCT CCT CC	55	55	M	-
X04001	TCA CGT ACG AGT TGA ATC TCA GGA T GGT GTC GGA GAG GTT AAG GTT G	58	60	M	-
X13595	TAT ACA CAC GAA CTT TGC ATT CCG ACA TGC AAG TTC ACA CGG TCC TC	58	60	M	-
X52626	TCT CCA TGC ATG TTC CAA CCA C GGA GTG GAA CCC TTG CTC TCA TC	55	55	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
X53603	TTT ACG CAC CGC AGC ACC AC TGG ACT CAT AGA GGC GCA GAA AG	58	60	M	-
X58274	TCG CCG GGA AAG TTG CCA GT TAG AAG GAG CGA GGG CCA TG	46	46	M	-
X63525	GAC GTT CGC AGT ATT TTG TGA TAT AGA CAT AAT ACC ATG CTC CTA CTC TAC A	58	60	P	C
X64769	CAC CAA TGT CTC CGG CGC A CGG TTG CCG TCG AAT GTG AT	58	60	M	-
Z30347	ATC TTT AAA TTA CTA ATT TTC TTG TAT CGT TTC ATC TTT ATT ACA CAA CCT GAC TCA	58	60	P	E
AG1	CAT GCA GAG GAA GCA GAG TG GAGCGT CGT CGT TTC GAT	58	60	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
GATS11	CAC ATT GGT GCT AGT GTC GG GAA CCT GCA AAG CAA AGA GC	58	60	M	-
GATS11B	CCC ACA CAT TGG TGC TAG TG AGC GCA ATG CTA GAA AT	58	60	M	-
AGTS54	GAA CCT GCA AAG CAA AGA GC TCA CTC TCC AAC CAG ATC GAA	58	60	M	-
GATS91	GAG TGC GGA AGC GAG TAG AG TCC GTG TTC CTC TGT CTG TG	58	60	P	C
BM3	CAG AAG TGC TTA TCC CCG AG TGA AAT CTT CCC CTC CTT CA	58	60	M	-
BM6	AGG GTT TAC ACA CGA CAG GC GGT TGA TAT GCC CTC ATG GT	58	60	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM16	CAC CGG GAG TGG CTG ACA GTT TGG GGC GGA GTT CGA	58	60	M	-
BM20	ATC CGT AGA GAG GTG AAC GG ATG AGT GCA GTT TGG TGC AG	58	60	M	-
BM48	GCC GTT GAG CTG GAG AGC A CCT TCT TCT TGA GCC CGC TG	58	60	M	-
BM53	AAC TAA CCT CAT ACG ACA TGA AA AAT GCT TGC ACT AGG GAG TT	55	55	P	C
BM68	TTC GTT CAC AAC CTC TTG CAT T TGC TTG TTA TCT TGC CCA GTG	58	60	M	-
BM79B	CAT GGA GGT AGA GGA TAA TAA GGA G CAT TAG AGC CGC CAC TTG	58	60	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM98	GCA TCA CAA AGG ACT GAG AGC CCC AAG CAA AGA GTC GAT TT	58	60	P	E
BM114	AGC CTG GTG AAA TGC TCA TAG CAT GCT TGT TGC CTA ACT CTC T	58	60	M	-
BM137	CGC TTA CTC ACT GTA CGC ACG CCG TAT CCG AGC ACC GTA AC	58	60	M	-
BM138	TGT CCC TAA GAA CGAATA TGG AAT C GAA TCA AGC AAC CTT GGA TCA TAA C	55	55	M	-
BM139	TTA GCA ATA CCG CCA TGA GAG ACT GTA GCT CAA ACA GGG CAC	58	60	P	C
BM140	TGC ACA ACA CAC ATT TAG TGA C CCT ACC AAG ATT GAT TTA TGG G	46	46	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM141	TGA GA GGA ACA ATG GTG GC CTC ACA AAC CAC AAC GCA CC	55	55	P	C
BM143	GGG AAA TGA ACA GAG GAA A ATG TTG GGA ACT TTT AGT GTG	55	55	P	C
BM 146	GAG ATG AGT CCT TTC CCT ACC C TGC AGA CAC AAT TTA TGA AGG C	58	60	P	C
BM147	GGA ACC AAC AAG TTC CAC TTA G GAG ACT GTG CTT TCG GAC TC	55	55	M	-
BM148	TTG AAA CTC TCT TTG CAG ACA C AAC TAA TCC ATT TGC ACT ACC C	55	55	M	-
BM149	CGA TGG ATG GAT GGT TGC AG GGG CCG ACA AGT TAC ATC AAA TTC	55	55	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM142	TTC CGC TGA TTG GAT ATT AGA G AGC CCG TTC CTT CGT TTA G	58	60	M	-
BM151	CAC AAC AAG AAA GAC CTC CT TTA TGT ATT AGA CAT TAC TTC C	55	55	M	-
BM152	AAG AGG AGG TCG AAA CCT TAA ATC G CCG GGA CTT GCC AGA AGA AC	58	60	P	C
BM154	TCT TGC GAC CGA GCT TCT CC CTG AAT CTG AGG AAC GAT GAC CAG	68	60	P	C
BM155	GTT CAT GTT TGT TTG ACA GTT CA CAG AAG TTA GTG TTG GTT TGA TAC A	58	60	M	-
BM156	CTT GTT CCA CCT CCC ATC ATA GC TGC TTG CAT CTC AGC CAG AAT C	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM157	ACT TAA CAA GGA ATA GCC ACA CA GTT AAT TGT TTC CAA TAT CAA CCT G	55	55	P	C
BM158	CCG AGC ACC GTA ACT GAA TGC CGC TCG CTT ACT CAC TGT ACG C	55	55	M	-
BM159	GGT GCT GTT GCT GCT GTT AT GGG AGA TGT GGT AAG ATA ATG AAA	55	55	M	-
BM160	CGT GCT TGG CGA ATA GCT TTG CGC GGT TCT GAT CGT GAC TTC	55	55	P	C
BM 161	TGC AAA GGG TTG AAA GTT GAG AG TTC CAA TGC ACC AGA CAT TCC	58	60	M	-
BM164	CCA CCA CAA GGA GAA GCA AC ACC ATT CAG GCC GAT ACT CC	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM165	TCA AAT CCC ACA CAT GAT CG TTC TTT CAT TCA TAT TAT TCC GTT CA	58	60	P	C
BM166	AAA GTG GGA GAG AAA CAC TAC ACC GAT GCT GGC TTT CCA TTG AG	55	55	M	-
BM167	TCC TCA ATA CTA CAT CGT GTG ACC CCT GGT GTA ACC CTC GTA ACA G	55	55	M	-
BM170	AGC CAG GTG CAA GAC CTT AG AGA TAG GGA GCT GGT GGT AGC	55	55	M	-
BM171	TGG CAT TTC AGA TTA ACA CTC C CTT CCT TGC TGT TTC CAC TG	55	55	M	-
BM172	CTG TAG CTC AAA CAG GGC ACT GCA ATA CCG CCA TGA GAG AT	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM175	CAA CAG TTA AAG GTC GTC AAA TT CCA CTC TTA GCA TCA ACT GGA	58	60	P	C
BM181	ATG CTG CGA GTT AAT GAT CG TGA GGA GCA AAC AGA TGA GG	58	60	P	C
BM183	CTC AAA TCT ATT CAC TGG TCA GC TCT TAC AGC CTT GCA GAC ATC	58	60	P	C
BM184	AGT GCT CTA TCA AGA TGT GTG ACA TAA TCA ATG GGT CAC TG	55	55	M	-
BM185	AAG GAG GTT TCT ACC TAA TTC C AAA GCA GGG ATG TAGTTG C	58	60	P	E
BM187	TTT CTC CAA CTC ACT CCT TTC C TGT GTT TGT GTT CCG AAT TAT GA	55	55	M	-

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM188	TCG CCT TGA ACT TCT TGT ATC CCC TTC CAG TTA AAT CAG TCG	58	60	P	E
BM189	CTC CCA CTC TCA CCC TCA CT GCG CCA AGT GAA ACT AAG TAG A	58	60	P	E
BM195	ACT GTA GCT CAA ACA GGG CAC T TCC GAG CAC CGT AAC TGA AT	58	60	M	-
BM197	TGG ACT GGT CGA TAC GAA GC CCC AGA AGA TTG AGA ACA CCA C	58	60	P	E
BM199	AAG GAG AAT CAG AGA AGC CAA AAG TGA GGA ATG GAT GTA GCT CAG G	58	60	M	-
BM200	TGG TGG TTG TTA TGG GAG AAG ATT TGT CTC TGT CTA TTC CTT CCA C	55	55	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM201	TGG TGC TAC AGA CTT GAT GG TGT CAC CTC TCT CCT CCA AT	58	60	P	C
BM202	ATG CGA AAG AGG AAC AAT CG CCT TTA CCC ACA CGC CTT C	58	60	P	C
BM205	CTA GAC CAG GCA AAG CAA GC TGA GCT GGG ATT TCA TTT CTG	58	60	P	C
BM210	ACC ACT GCA ATC CTC ATC TTT G CCC TCA TCC TCC ATT CTT ATC G	68	60	P	C
BM211	ATA CCC ACA TGC ACA AGT TTG G CCA CCA TGT GCT CAT CAA GAT	58	60	P	C
BM212	AGG AAG GGA TCC AAA GCT ACT C TGA ACT TTC AGG TAT TGA TGA ATG AAG	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

“...continua...”

“TABELA 1A. Continuação...”

Par de primers	Sequências no sentido 5'3'	Temperatura de anelamento nos ciclos 1 a 9 (° C)	Temperatura de anelamento nos ciclos 10 a 34 (°C)	Padrão de bandas ¹	Tipo de Agarose ²
BM213	AAC CCT AAG CTT CAG GCA TTT G GAG AGA TTG ACG ACG GTT T	58	60	M	-
JO1263	ATG CAT GTT CCA ACC ACC TTC TC GGA GTG GAA CCC TTG CTC TCA TC	58	60	M	-
JO4555	GAG GGT GTT TCA CTA TTG TCA CTG C TTC ATG GAT GGT GGA GGA ACA G	58	60	M	-
K03288	TGC CAC CAC AGC TTT CTC CTC TAT GAG AGA AGC GGT TGG CAC G	58	60	M	-
K03289	AGC TTT CAC ACT ATG ACA CCA CTG G TGC GAC ATG AGA GAA AGA CAC GG	58	60	P	C
M75856	CAA TCC TCT CTC TCT CAT TTC CAA TC GAC CTT GAA GTC GGT GTC GTT T	58	60	P	C

¹ Padrão Monomórfico (M) e Polimórfico (P), sendo os monomórficos testados tanto em agarose comum quanto especial.

² Agarose comum a concentração 2,5 % (C) e agarose especial a concentração 3,5 % (E).

TABELA 1B. Correlação fenotípica entre os caracteres peso de 100 sementes, porte da planta, produtividade de grãos e reação ao oídio e à mancha angular.

Peso de 100 sementes e porte da planta		Peso de 100 sementes e produtividade de grãos	
Ambiente	r	Ambiente	r
Lavras inverno 2001	-0,1118	Lavras inverno 2001	0,1724
Lavras inverno 2002	-0,1910 *	Lavras seca 2002	0,2291 **
Lambari seca 2002	-0,1029	Lambari seca 2002	0,2703 **
Lavras seca 2003	0,0358	Sete Lagoas seca 2002	-0,0963
Lambari seca 2003	-0,0080	Lavras seca 2003	0,1329
Sete Lagoas seca 2003	0,3925 **	Lambari seca 2003	0,1128
		Sete Lagoas seca 2003	0,3413 **
Média das avaliações	-0,0173	Média das avaliações	0,2097 **
Peso de 100 sementes e reação ao oídio		Peso de 100 semente e reação à mancha angular	
Ambiente	r	Ambiente	r
Lambari seca 2002	-0,0384	Lavras seca 2002	-0,5724 **
		Lambari seca 2002	-0,3944 **
		Lavras seca 2003	-0,4339 **
		Lambari seca 2003	-0,3527 **
		Média das avaliações	-0,5416 **
Porte da planta e produtividade de grãos		Porte da planta e reação ao oídio	
Ambiente	r	Ambiente	r
Lavras inverno 2001	-0,0195	Lambari seca 2002	0,0001
Lambari seca 2002	0,0725		
Lavras seca 2003	-0,0602		
Lambari seca 2003	0,1225		
Sete Lagoas seca 2003	0,3432 **		
Média das avaliações	-0,0151		

“...Continua...”

“TABELA 1B. Continuação...”

Porte da planta e reação à mancha angular			Produtividade de grãos e reação ao oídio	
Ambiente	r		Ambiente	r
Lambari seca 2002	0,2234	**	Lambari seca 2002	-0,0848
Lavras seca 2003	0,1881	*		
Lambari seca 2003	0,3023	**		
Média das avaliações	0,3113	**		
Produtividade de grãos e reação à mancha angular			Reação ao oídio e reação à mancha angular	
Ambiente	r		Ambiente	r
Lavras seca 2002	-0,0956		Lambari seca 2002	0,0682
Lambari seca 2002	-0,0901			
Lavras seca 2003	0,1057			
Lambari seca 2003	0,0174			
Média das avaliações	-0,0984			

“...Continua...”

TABELA 1C. Resumo das análises de regressão múltipla para peso de 100 sementes.

Lavras – safra de inverno 2001					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM152	-1,6312	0,2292	0,1161	-5,155	0,0001
BM210	-1,7633	0,2415	0,1110	-5,041	0,0001
BM185	-0,7947	0,0651	0,0244	-2,362	0,0198
BM164	-0,7418	0,1092	0,0225	-2,271	0,0249
X63525	-0,6916	0,0601	0,0204	-2,159	0,0328
R² total			0,2943		
Lavras – safra de inverno 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,8421	0,1422	0,0536	-3,210	0,0017
BM152	-1,6166	0,1602	0,0361	-2,568	0,0285
BM181	-1,3797	0,0417	0,0345	-2,514	0,0133
BM185	-1,2782	0,0416	0,0288	-2,294	0,0235
GAT591	-1,4526	0,1414	0,0264	-2,217	0,0285
R² total			0,1826		
Lambari – safra seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,7363	0,2461	0,1418	-6,215	0,0001
BM156	-1,2528	0,1754	0,0809	-4,696	0,0001
BM143	-0,9757	0,1435	0,0296	-2,840	0,0053
BM164	-0,7695	0,1402	0,0248	-2,600	0,0105
BM200	-0,7793	0,0570	0,0245	-2,582	0,0110
X63525	-0,5776	0,0527	0,0175	-2,192	0,0311
R² total			0,3190		

“...Continua...”

“TABELA 1C. Continuação...”

Lavras – safra seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,7801	0,2113	0,1295	-5,404	0,0001
BM152	-1,2525	0,2050	0,0580	-3,616	0,0004
BM143	-0,9471	0,1274	0,0271	-2,473	0,0147
X80051	-0,7196	0,0516	0,0227	-2,260	0,0255
X63525	-0,6786	0,0543	0,0209	-2,172	0,0317
R² total			0,2582		
Sete Lagoas – safra seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,4409	0,1129	0,0760	-3,646	0,0004
BM156	-1,2230	0,1478	0,0412	-2,688	0,0082
BM152	-1,0254	0,1722	0,0285	-2,236	0,0271
R² total			0,1455		
Lavras – safra seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-2,0910	0,1799	0,1450	-5,193	0,0001
BM152	-1,0822	0,1739	0,0293	-2,332	0,0214
BM156	-0,9822	0,1485	0,0248	-2,149	0,0337
X74919	0,8494	0,0255	0,0231	2,071	0,0405
R² total			0,2222		
Lambari – safra seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,7724	0,2477	0,1893	-6,475	0,0001
BM152	-0,8669	0,1697	0,0381	-2,905	0,0043
X63525	-0,7809	0,0689	0,0380	-2,901	0,0044
BM143	-0,7510	0,1076	0,0234	-2,276	0,0246
R² total			0,2887		

“...Continua...”

“TABELA 1C. Continuação...”

Sete Lagoas – safra seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,3448	0,1870	0,1186	-4,743	0,0001
BM152	-0,9609	0,1299	0,0686	-3,607	0,0004
BM164	-0,7963	0,1176	0,0445	-2,907	0,0043
R² total			0,2317		
Lavras – médias das safras de inverno 2001 e 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,9453	0,2222	0,1100	-5,03	0,0001
BM152	-1,5274	0,2322	0,0577	-3,64	0,0004
BM185	-1,0443	0,0624	0,0340	-2,80	0,0060
BM188	-1,1481	0,0260	0,0363	-2,60	0,0106
GAT591	-1,0424	0,1665	0,0247	-2,39	0,0189
BM181	-0,7970	0,0386	0,0196	-2,12	0,0359
R² total			0,2753		
Lavras – médias das safras da seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,9568	0,2230	0,1685	-6,065	0,0001
BM156	-1,2772	0,1567	0,0750	-4,046	0,0001
BM143	-1,0945	0,1115	0,0407	-2,982	0,0034
X63525	-0,7154	0,0456	0,0244	-2,307	0,0227
R² total			0,3086		
Lavras – médias das safras de inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,7133	0,2519	0,1090	-5,148	0,0001
BM152	-1,4070	0,2555	0,0615	-3,866	0,0002
BM183	-0,7789	0,0609	0,0245	-2,440	0,0162
GAT591	-0,9082	0,1761	0,0244	-2,437	0,0163
BM164	-0,7789	0,0874	0,0173	-2,05	0,0423
R² total			0,2367		

“...Continua...”

“TABELA 1C. Continuação...”

Lambari – médias das safras da seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,8921	0,2755	0,2081	-7,365	0,0001
BM156	-1,0504	0,1596	0,0670	-4,179	0,0001
BM143	-1,1272	0,1415	0,0571	-3,857	0,000
X63525	-0,8466	0,0670	0,0451	-3,428	0,0008
R² total			0,3773		
Sete Lagoas – médias das safras da seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,2313	0,1805	0,0819	-4,21	0,0001
BM164	-1,3651	0,1144	0,0733	-3,99	0,0001
BM156	-1,0965	0,1560	0,0660	-3,78	0,0002
BM139	0,9442	0,0166	0,0332	2,68	0,0084
GAT591	-0,7800	0,1287	0,0310	-2,59	0,0107
BM185	-0,5749	0,0347	0,0190	-2,03	0,0444
R² total			0,3045		
Seca 2002 – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,7675	0,2147	0,1548	-6,087	0,0001
BM156	-1,2675	0,1740	0,0832	-4,462	0,0001
BM143	-1,2514	0,1349	0,0600	-3,789	0,0002
X63525	-0,8189	0,0590	0,0360	-2,934	0,0040
R² total			0,3339		
Seca 2003 – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,6461	0,2414	0,1546	-5,884	0,0001
BM152	-0,8149	0,1913	0,0274	-2,479	0,0145
BM156	-0,7426	0,1426	0,0244	-2,338	0,0210
BM164	-0,5731	0,1014	0,0201	-2,119	0,0361
X63525	-0,5355	0,0487	0,0178	-1,995	0,0483
R² total			0,2443		

“...Continua...”

“TABELA 1C. Continuação...”

Seca – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas safras de 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	-1,5972	0,2484	0,1476	-6,032	0,0001
BM152	-1,1149	0,2368	0,0538	-3,642	0,0004
BM164	-0,8234	0,1244	0,0418	-3,210	0,0017
GAT591	-0,6505	0,1543	0,0180	-2,104	0,0373
R² total			0,2611		

TABELA 2C. Resumo das análises de regressão múltipla para nota de porte da planta.

Lavras – safra de inverno 2001					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM152	-0,0865	0,0339	0,0339	-2,185	0,0306
R² total			0,0339		
Lavras – safra de inverno 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM143	-0,1771	0,0477	0,0557	-2,88	0,0557
BM157	0,1475	0,0476	0,0429	2,53	0,0429
BM212	0,1219	0,0930	0,0333	2,23	0,0275
R² total			0,1319		
Lambari – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X13329	0,1362	0,0433	0,0486	2,665	0,0086
BM175	0,1311	0,0346	0,0399	2,416	0,0170
R² total			0,0885		
Lavras – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM175	0,1605	0,0854	0,0967	4,04	0,0001
BM152	-0,1390	0,0895	0,0843	-3,77	0,0002
BM53	0,1244	0,0385	0,0647	3,30	0,0012
R² total			0,2456		
Lambari – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM165	0,1422	0,0627	0,0595	3,14	0,0021
BM146	0,1377	0,0621	0,0504	2,89	0,0045
X57022	0,1094	0,0652	0,0465	2,78	0,0063
BM143	-0,1091	0,0365	0,0327	-2,33	0,0215
BM181	-0,1091	0,0094	0,0300	-2,23	0,0275
R² total			0,2190		

“...Continua...”

“TABELA 2C. Continua...”

Sete Lagoas – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM181	-0,1846	0,0555	0,0809	-3,58	0,0005
BM210	-0,1683	0,1078	0,0641	-3,18	0,0019
BM160	-0,1168	0,0379	0,0401	-2,52	0,0133
U54703	0,1207	0,0235	0,0344	2,33	0,0215
BM143	-0,1095	0,0358	0,0249	-1,98	0,0133
R² total			0,2445		
Seca 2003 – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM143	-0,1189	0,0951	0,0701	-3,47	0,0007
BM146	0,1143	0,0525	0,0627	3,28	0,0013
BM175	-0,0858	0,0281	0,0398	-2,61	0,0100
BM210	-0,0817	0,0426	0,0374	-2,54	0,0125
BM202	0,0632	0,0214	0,0245	2,05	0,0425
X57022	0,0589	0,0442	0,0239	2,02	0,0451
R² total			0,2584		
Lambari – seca 2002 e seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM146	0,1134	0,0418	0,0454	2,62	0,0097
GAT591	-0,0986	0,0341	0,0427	-2,54	0,0122
BM165	0,0942	0,0451	0,0351	2,31	0,0227
BM175	0,0847	0,0283	0,0289	2,10	0,0381
R² total			0,1519		
Lavras – inverno 2001 e inverno 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM152	-0,0863	0,0344	0,0344	-2,208	0,0290
BM210	0,0841	0,0331	0,0322	2,136	0,0345
R² total			0,0667		

“...Continua...”

“TABELA 2C. Continuação...”

Lavras – inverno 2001, inverno 2002 e seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM152	-0,0975	0,0646	0,0580	-2,968	0,0036
BM175	0,0934	0,0525	0,0459	2,639	0,0093
R² total			0,1039		

TABELA 3C. Resumo das análises de regressão múltipla para produtividade de grãos.

Lavras – safra de inverno 2001					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X63525	22,7288	0,0500	0,0478	2,589	0,0108
U54703	19,8604	0,0373	0,0353	2,224	0,0279
GAT591	-17,9730	0,0066	0,0292	-2,025	0,0450
R² total			0,1124		
Lavras – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
Z30347	-11,8088	0,0170	0,0579	-2,54	0,0128
X80051	-11,7052	0,0875	0,0521	-2,41	0,0180
Z30347	-9,8284	0,0427	0,0452	-2,25	0,0272
BM210	8,8473	0,0116	0,0363	2,01	0,0472
R² total			0,1915		
Lambari – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X80051	-23,9950	0,0601	0,1110	-3,787	0,0003
X13329	20,0200	0,0631	0,0887	3,385	0,0010
Z30347	-15,5954	0,0394	0,0530	-2,617	0,0104
BM212	-12,5569	0,0300	0,0334	-2,079	0,0404
R² total			0,2860		
Sete Lagoas – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM181	14,4162	0,0286	0,0286	2,003	0,0472
R² total			0,0286		
Lavras – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X80051	-32,9786	0,0712	0,0571	-2,94	0,0039
BM175	-25,4536	0,0488	0,0347	-2,29	0,0235
R² total			0,0918		

“...Continua...”

“TABELA 3C. Continuação...”

Lambari – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM140	-15,2000	0,0226	0,0226	-2,306	0,0226
R² total			0,0226		
Sete Lagoas – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X74919	-10,5545	0,0348	0,0400	-2,349	0,0204
X80051	-8,8333	0,0524	0,0313	-2,077	0,0399
BM202	8,9442	0,0202	0,0305	2,051	0,0424
R² total			0,1018		
Lavras – médias das safras de inverno 2001 e da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X63525	23,5239	0,0476	0,0719	3,460	0,0007
BM175	-24,6498	0,0640	0,0699	-3,410	0,0009
X80051	-22,5529	0,0968	0,0612	-3,193	0,0018
BM210	-16,0272	0,0319	0,0308	-2,265	0,0252
R² total			0,2339		
Lavras – médias das safras da seca 2002 e seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X80051	-23,1751	0,0997	0,0810	-3,571	0,0005
BM175	-16,7305	0,0618	0,0431	-2,606	0,0102
R² total			0,1241		
Lambari – médias das safras da seca 2002 e seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
X80051	-14,5598	0,0645	0,0578	-2,931	0,0040
BM149	-10,0533	0,0334	0,0267	-1,992	0,0484
R² total			0,0845		

“...Continua...”

“TABELA 3C. Continuação...”

Sete Lagoas – médias das safras da seca 2002 e seca 2003					
Não foram encontrados marcadores associados ao caráter					
Seca 2002 – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas					
Marcador	b	R ² isolado	R ² parcial	t	Prob t
X80051	-18,0803	0,0550	0,1130	-3,566	0,0006
Z30347	-9,05474	0,0339	0,0363	-2,021	0,0461
R² total			0,1493		
Seca 2003 – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas					
Marcador	b	R ² isolado	R ² parcial	t	Prob t
X80051	-18,0552	0,0768	0,0584	-3,02	0,0031
BM175	-16,1578	0,0551	0,0472	-2,71	0,0076
X63525	12,5689	0,0235	0,0297	2,15	0,0333
R² total			0,1352		
Seca – médias de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas safras de 2002 e 2003					
Marcador	b	R ² isolado	R ² parcial	t	Prob t
X80051	-14,8021	0,0947	0,0766	-3,479	0,0007
X63525	10,0720	0,0320	0,0372	2,425	0,0166
BM175	-9,6875	0,0403	0,0331	-2,288	0,0237
R² total			0,1470		

TABELA 4C. Resumo das análises de regressão múltipla para reação ao oídio.

Lambari – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM160	-0,2716	0,0559	0,0438	-2,548	0,0120
X13329	0,2644	0,0535	0,0364	-2,321	0,0218
X80051	-0,2589	0,0253	0,0349	2,274	0,0246
R² total			0,1151		

TABELA 5C. Resumo das análises de regressão múltipla para reação à mancha angular.

Lavras – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM200	0,2800	0,1235	0,0819	3,751	0,0003
BM165	0,2259	0,0701	0,0619	3,261	0,0015
BM139	0,2068	0,0395	0,0515	2,976	0,0035
BM157	0,1631	0,0449	0,0334	2,397	0,0181
BM210	0,1636	0,0694	0,0315	2,328	0,0219
R² total			0,2603		
Lambari – safra da seca 2002					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM165	0,2373	0,0725	0,0686	3,422	0,0008
BM146	0,2537	0,0969	0,0685	3,419	0,0009
BM140	0,2034	0,0156	0,0608	3,223	0,0016
BM197	0,1606	0,0320	0,0374	2,528	0,0127
BM205	0,1495	0,0503	0,0251	2,069	0,0406
R² total			0,2604		
Lavras – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM146	0,2817	0,0620	0,0806	3,52	0,0006
X63525	0,1841	0,0304	0,0428	2,56	0,0115
X57022	0,1413	0,0316	0,0299	2,15	0,0336
BM210	0,1462	0,0378	0,0259	2,00	0,0481
R² total			0,1792		

“...Continua...”

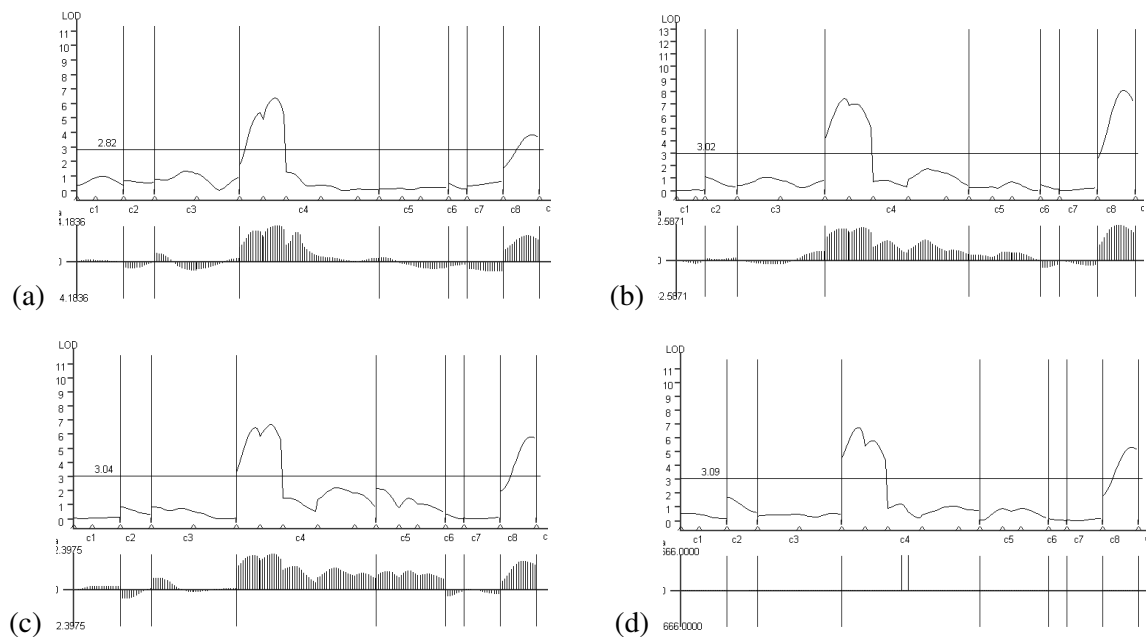
“TABELA 5C. Continuação...”

Lambari – safra da seca 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM183	0,2924	0,0306	0,0717	3,49	0,0007
BM164	0,2221	0,0446	0,0579	3,13	0,0022
BM146	0,2268	0,0464	0,0478	2,85	0,0052
X57022	0,1837	0,0406	0,0468	2,82	0,0057
BM160	-0,1929	0,0028	0,0358	-2,46	0,0152
BM154	0,1545	0,0515	0,0255	2,08	0,0396
BM210	0,1511	0,0813	0,0248	2,05	0,0425
R² total			0,3102		
Lavras – safra da seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM200	0,2404	0,1028	0,0728	3,402	0,0009
BM139	0,1686	0,0322	0,0413	2,563	0,0117
BM165	0,1568	0,0479	0,0360	2,391	0,0184
BM157	0,1485	0,0396	0,0339	2,320	0,0221
BM210	0,1502	0,0634	0,0321	2,258	0,0258
R² total			0,2160		
Lambari – safra da seca 2002 e 2003					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM210	0,2217	0,1046	0,0830	3,748	0,0003
BM146	0,2079	0,0919	0,0603	3,194	0,0018
BM149	0,1737	0,0334	0,0491	2,883	0,0047
BM165	0,1522	0,0560	0,0377	2,526	0,0128
R² total			0,2302		

“...Continua...”

“TABELA 5C. Continuação....”

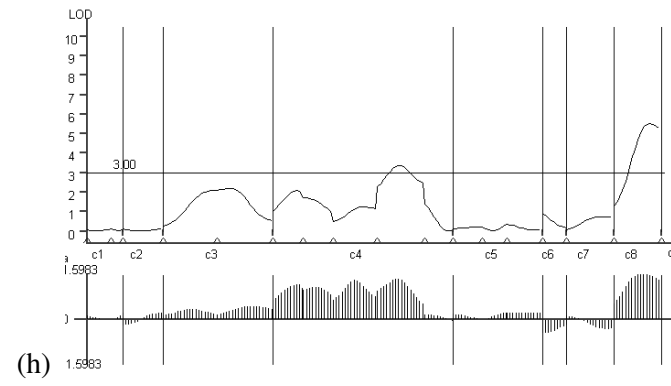
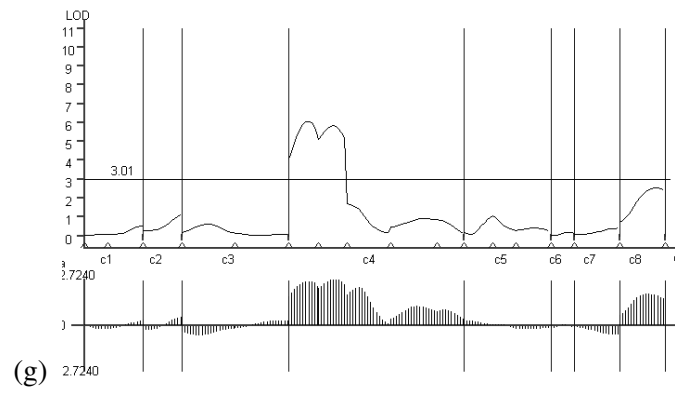
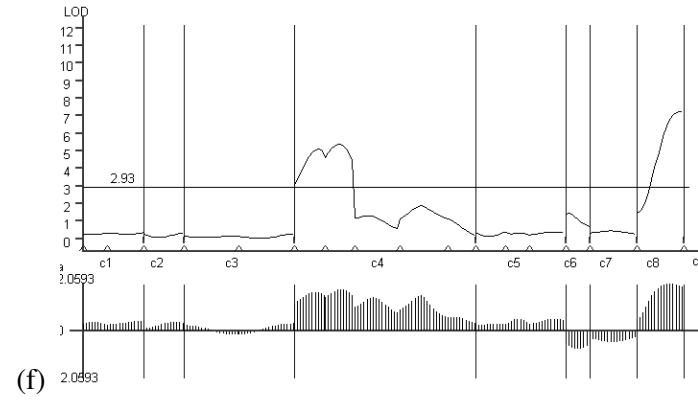
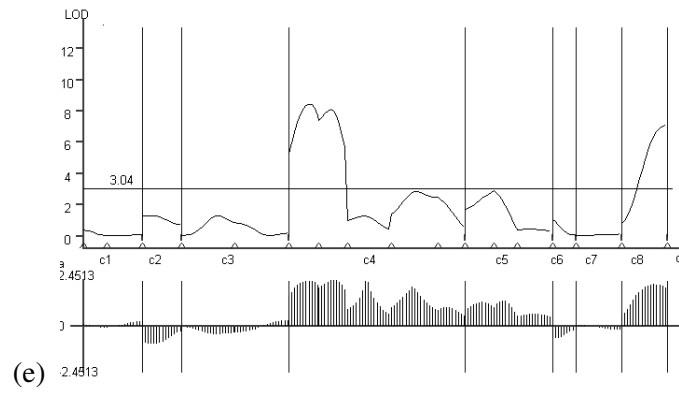
Seca 2002 – médias de Lavras e Lambari					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM146	0,2580	0,1230	0,0923	4,150	0,0001
BM165	0,2171	0,0933	0,0756	3,755	0,0003
BM210	0,2041	0,0977	0,0694	3,597	0,0005
BM149	0,1403	0,0309	0,0310	2,404	0,0178
BM157	0,1264	0,0363	0,0275	2,263	0,0256
R² total			0,2957		
Seca 2003 – médias de Lavras e Lambari					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM146	0,2428	0,0674	0,0757	3,458	0,0007
BM210	0,2034	0,0716	0,0607	3,096	0,0024
X57022	0,1363	0,0447	0,0340	2,316	0,0222
BM157	0,1321	0,0279	0,0268	2,055	0,0420
R² total			0,1972		
Seca 2002 e seca2003 – médias de Lavras e Lambari					
Marcador	b	R² isolado	R² parcial	t	Prob t
BM146	0,2377	0,1095	0,0890	3,978	0,0001
BM210	0,2058	0,0986	0,0800	3,772	0,0003
BM165	0,1463	0,0622	0,0390	2,633	0,0096
BM149	0,1472	0,0320	0,0387	2,623	0,0099
BM160	0,1246	0,0376	0,0303	2,322	0,0220
R² total			0,2769		



“...Continua...”

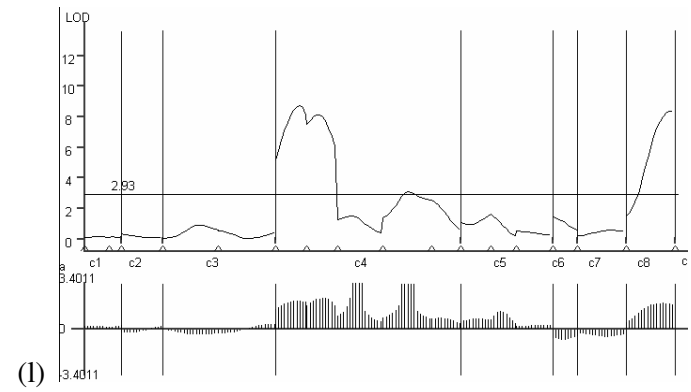
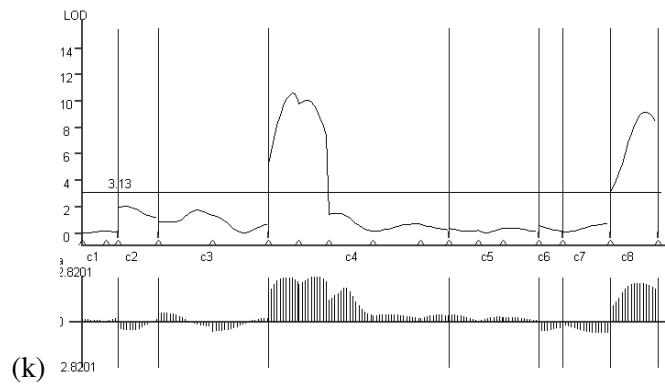
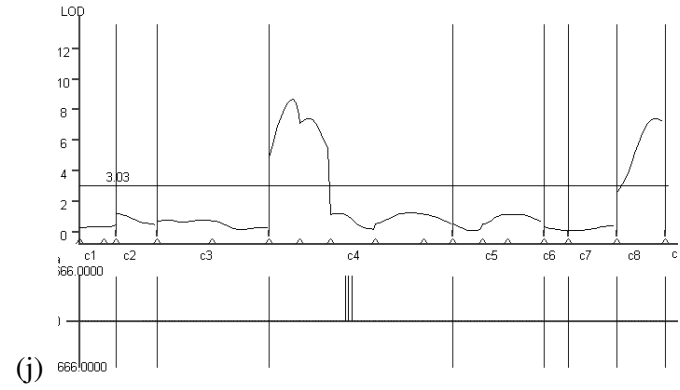
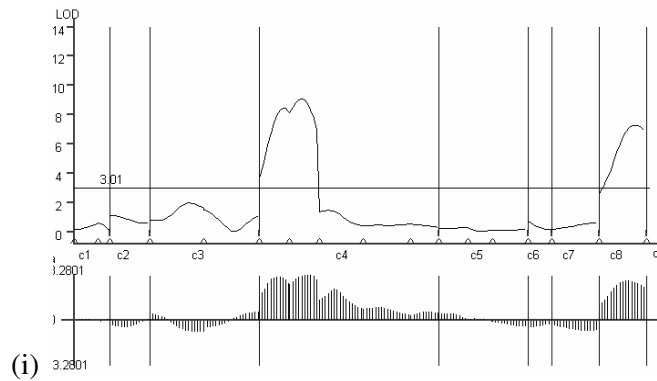
FIGURA 1D. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas no peso de 100 sementes nas safras de inverno 2001 em Lavras (a), inverno 2002 Lavras (b), seca 2002 Lavras (c), seca 2003 Lavras (d), seca 2002 Lambari (e), seca 2003 Lambari (f), seca 2002 Sete Lagoas (g) e seca 2003 Sete Lagoas (h) e nas conjuntas das safras de inverno 2001 e 2002 em Lavras (i), seca 2002 e 2003 em Lavras (j), inverno 2001 e 2002 e seca 2002 e 2003 em Lavras (k), seca 2002 e 2003 em Lambari (l), seca 2002 e 2003 em Sete Lagoas (m), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2002 (n), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2003 (o) e de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas secas de 2002 e 2003 (p).

“FIGURA 1D. Continuação...”



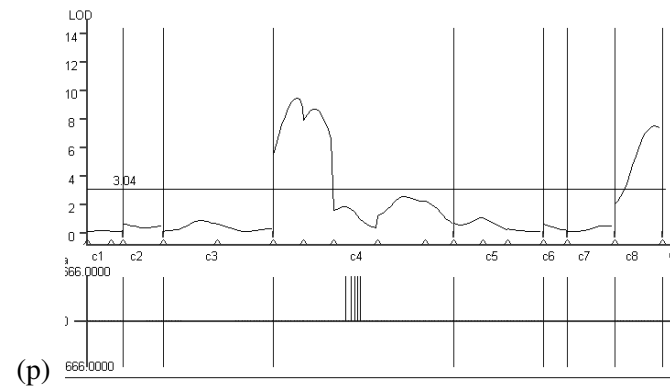
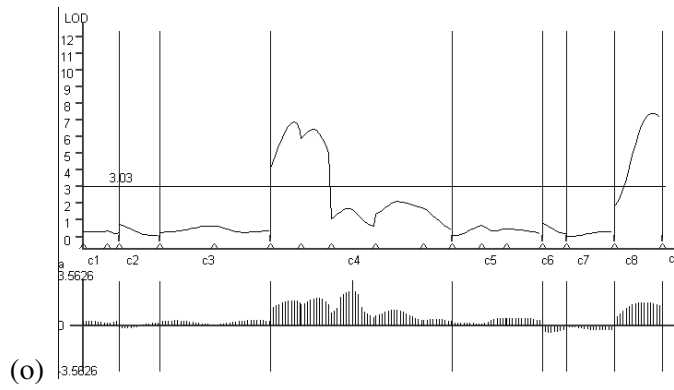
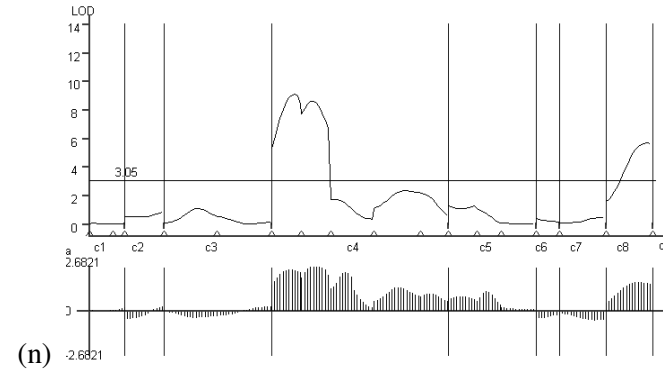
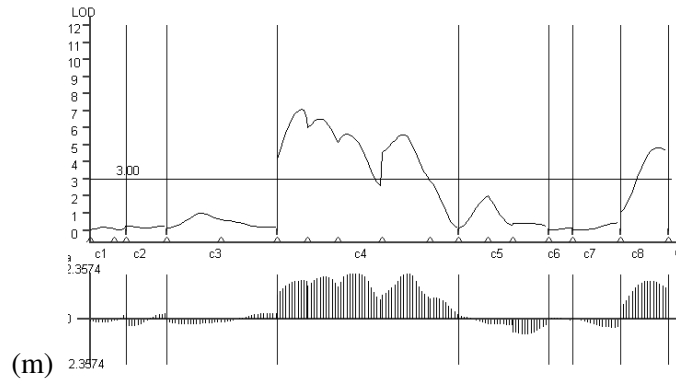
“...Continua...”

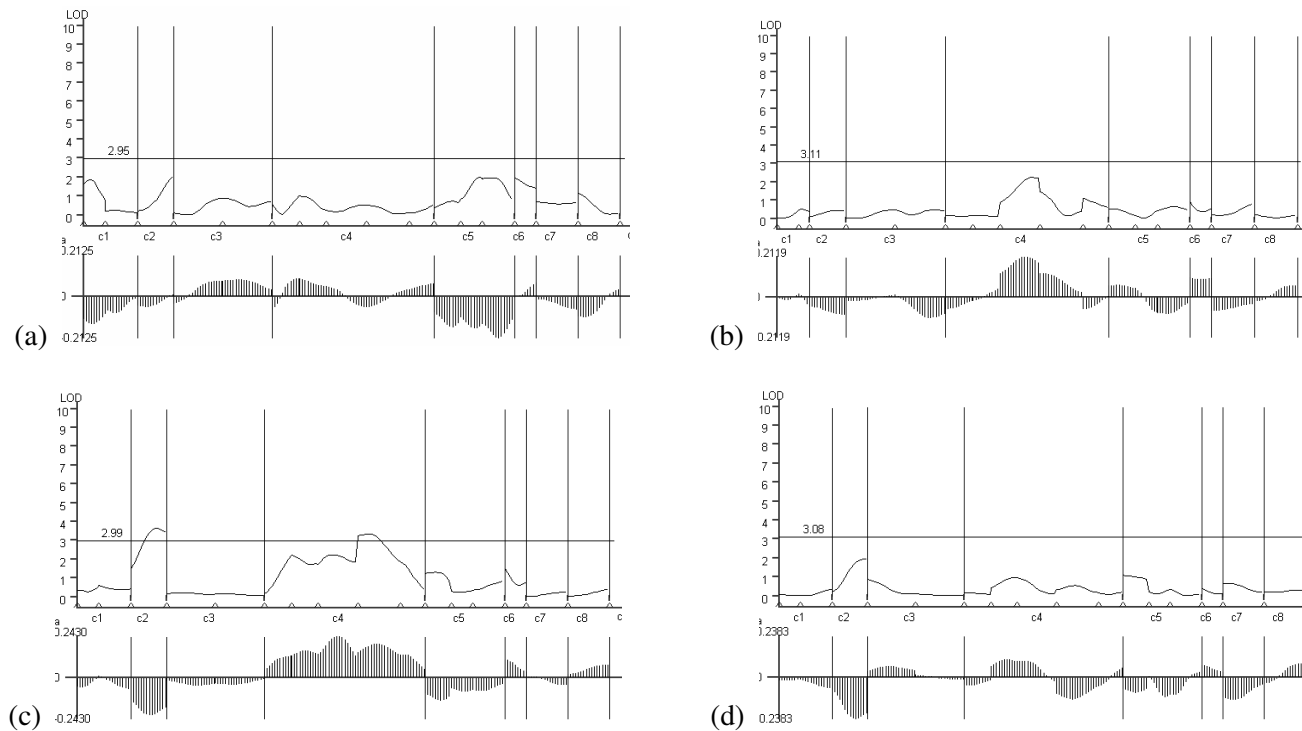
“FIGURA 1D. Continuação...”



“...Continua...”

“FIGURA 1D. Continuação...”

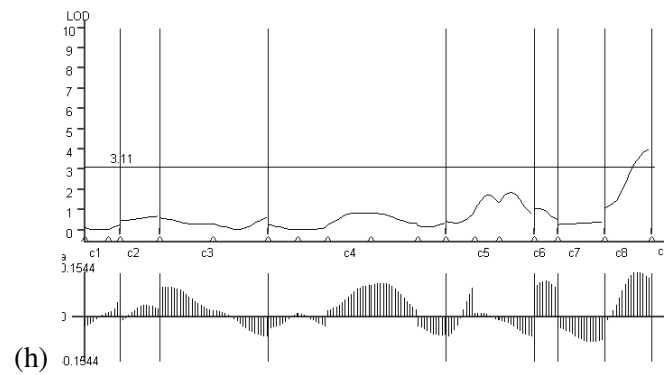
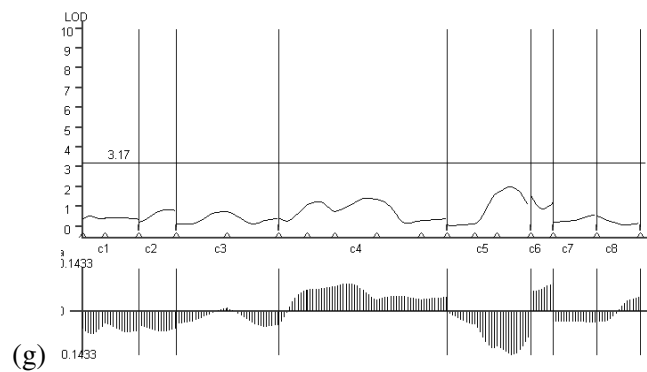
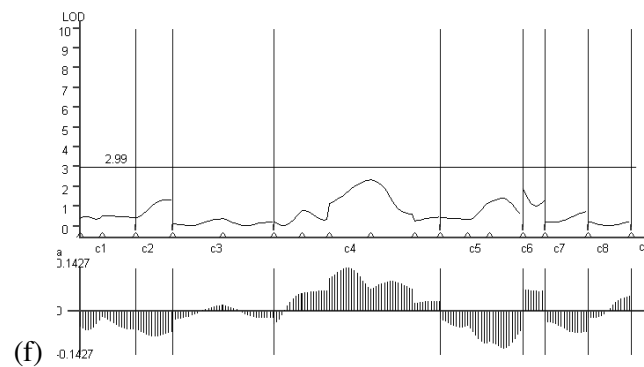
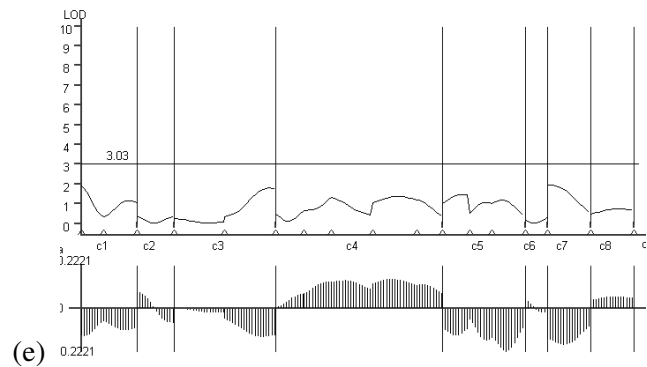




“...Continua...”

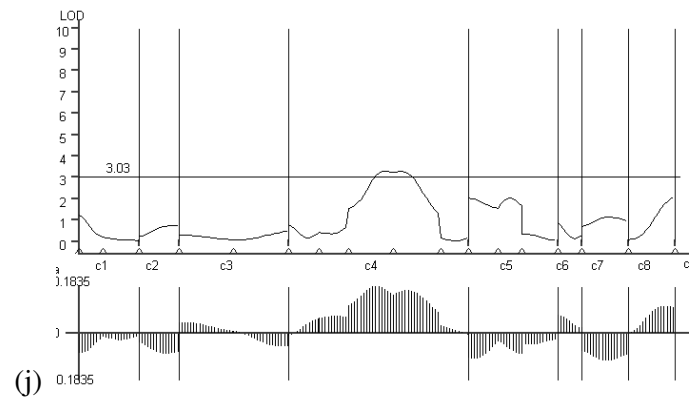
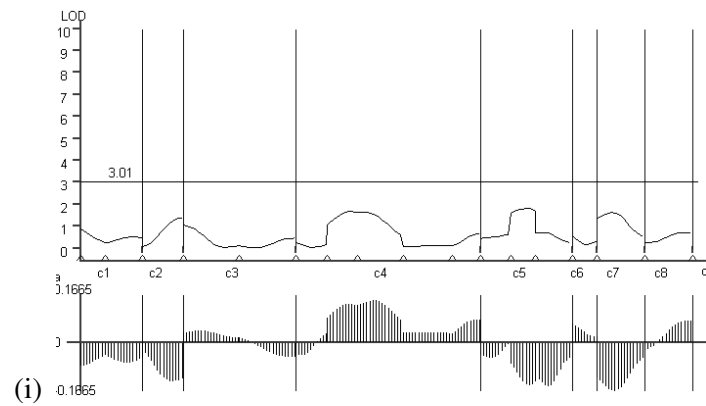
FIGURA 1E. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de porte da planta na safra de inverno 2001 em Lavras (a), inverno 2002 em Lavras (b), seca 2003 em Lavras (c), seca 2002 em Lambari (d), seca 2003 em Lambari (e) e seca 2003 em Sete Lagoas (f) e nas conjuntas de Lavras na safra de inverno 2001 e 2002 (g), de Lavras nas safras de inverno 2001 e 2002 e da seca 2003 (h), Lambari na safra 2002 e 2003 (8) e da seca 2003 em Lavras, Lambari e Sete Lagoas (i).

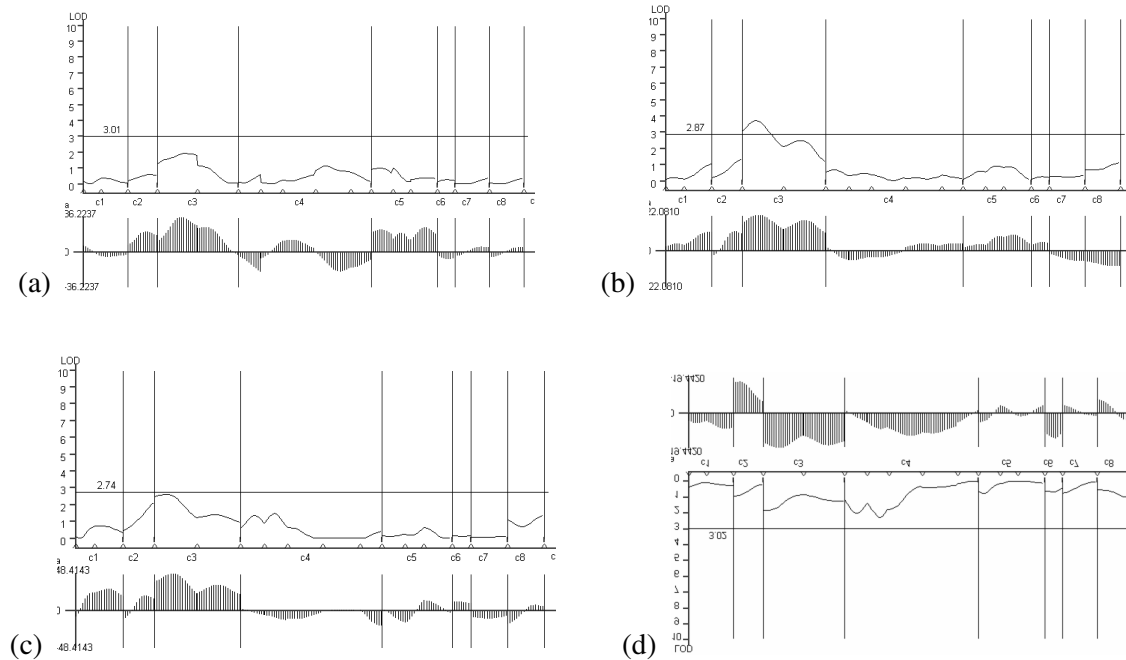
“FIGURA 1E. Continuação...”



“...Continua...”

“FIGURA 1E. Continuação...”

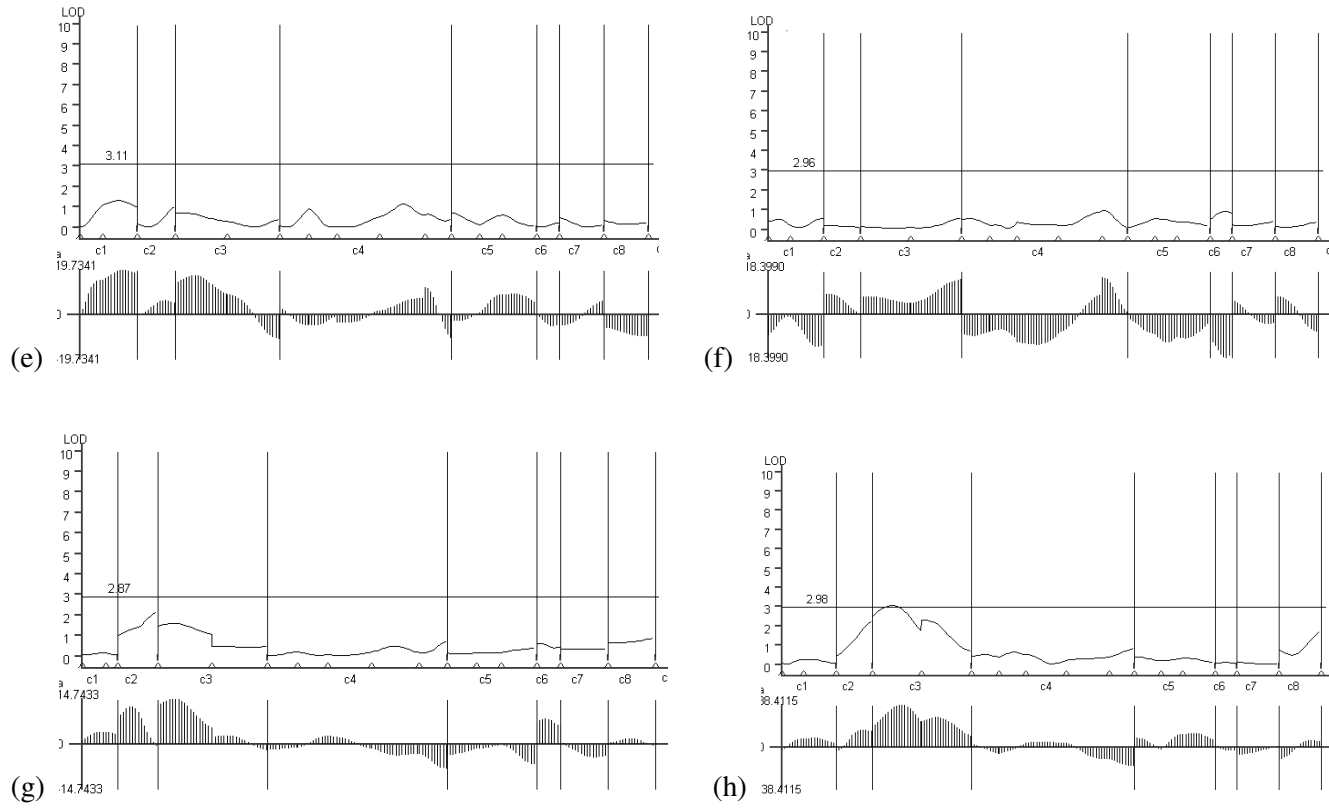




“...Continua...”

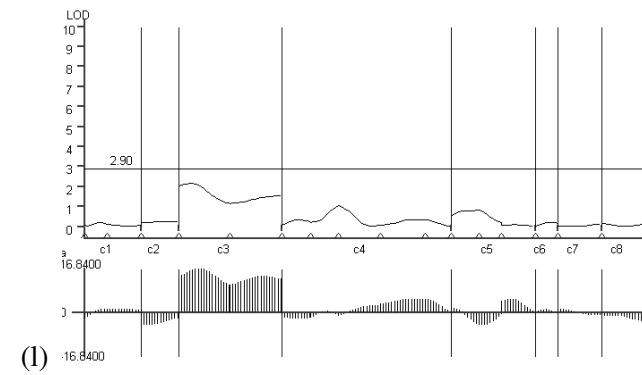
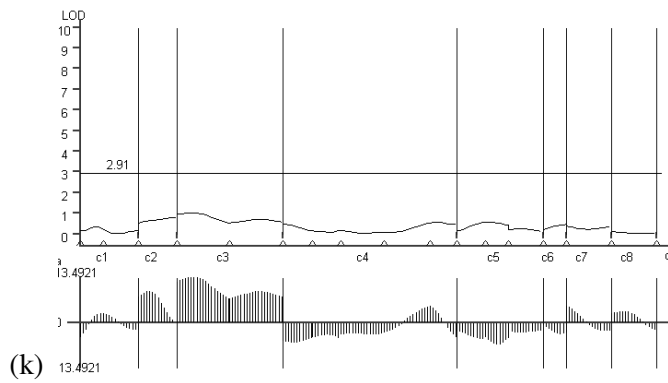
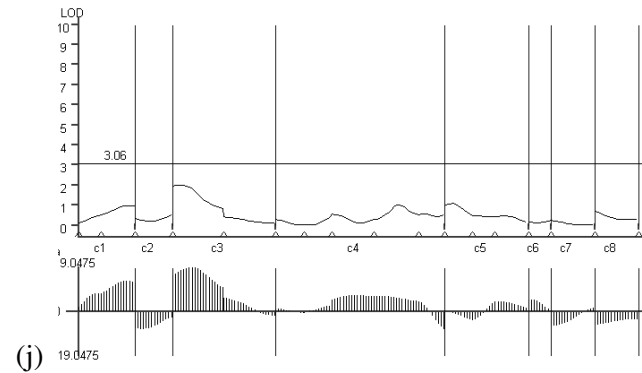
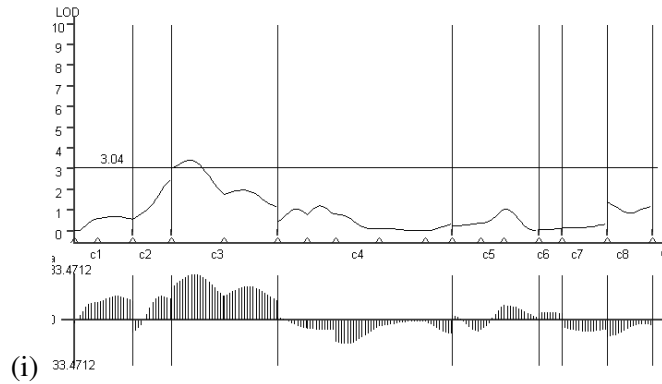
FIGURA 1F. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para a produtividade de grãos por parcela nas safras de inverno 2001 em Lavras (a), seca 2002 Lavras (b), seca 2003 Lavras (c), seca 2002 Lambari (d), seca 2003 Lambari (e), seca 2002 Sete Lagoas (f) e seca 2003 Sete Lagoas (g) e nas conjuntas das safras de inverno 2001 e seca 2003 em Lavras (h), seca 2002 e 2003 em Lavras (i), seca 2002 e 2003 em Lambari (j), seca 2002 e 2003 em Sete Lagoas (k), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2002 (l), de Lavras, Lambari e Sete Lagoas na seca de 2003 (m) e de Lavras, Lambari e Sete Lagoas nas secas de 2002 e 2003 (n).

“FIGURA 1F. Continuação...”



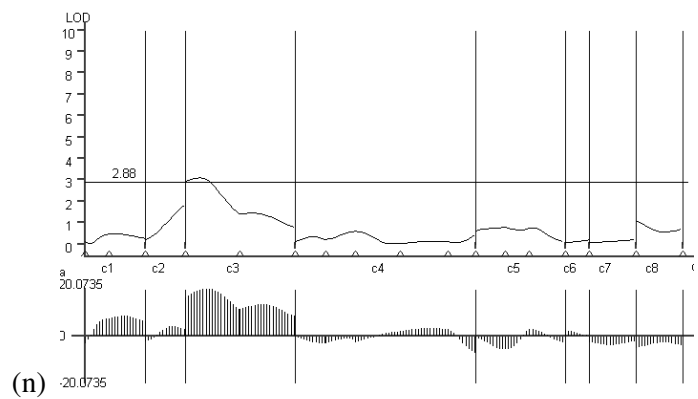
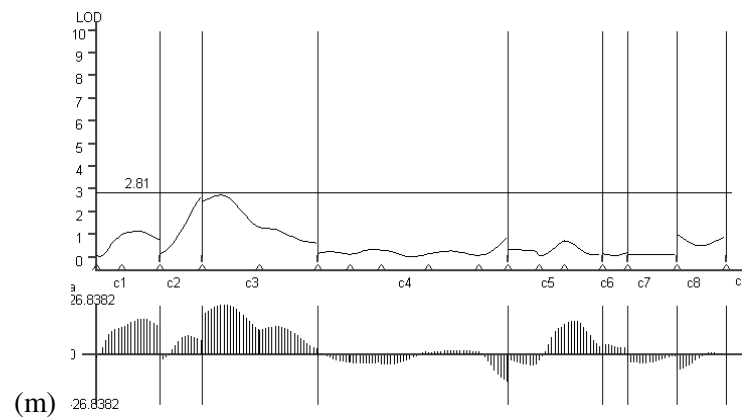
“...Continua...”

“FIGURA 1F. Continuação...”



“...Continua...”

“FIGURA 1F. Continuação...”



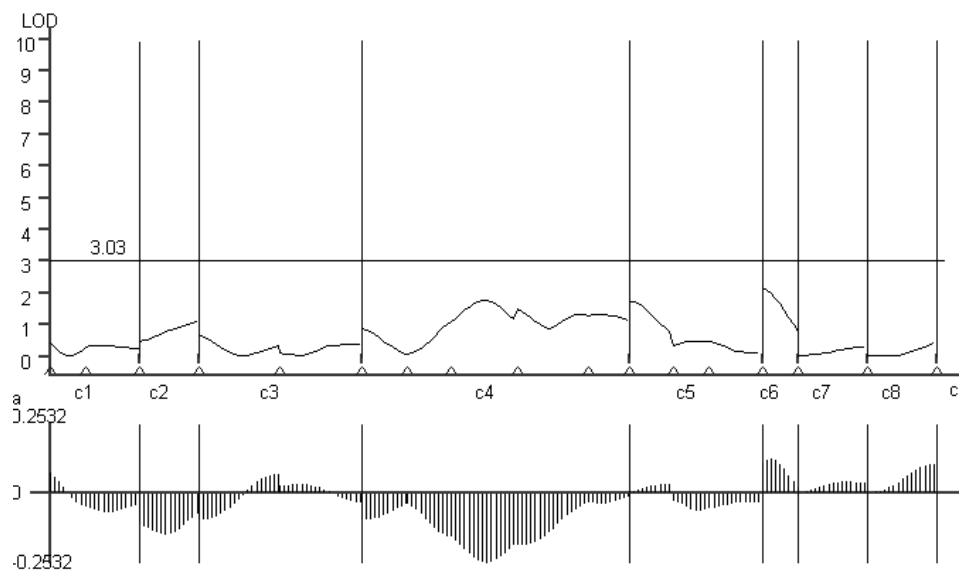
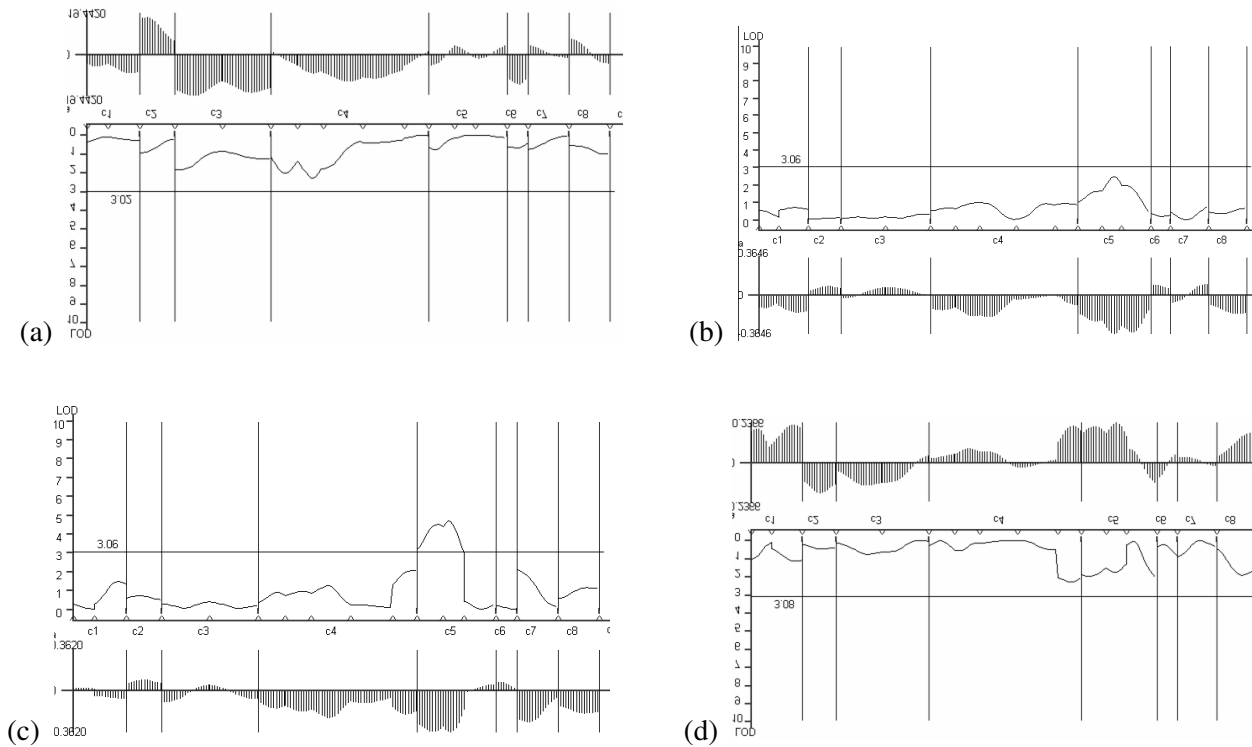


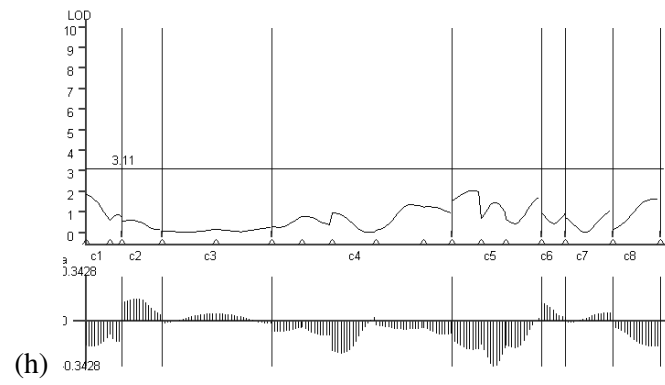
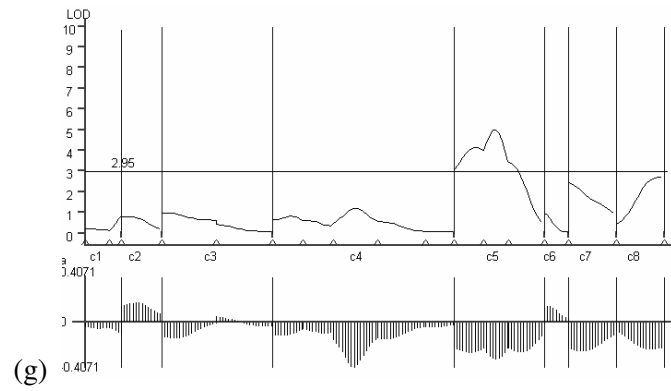
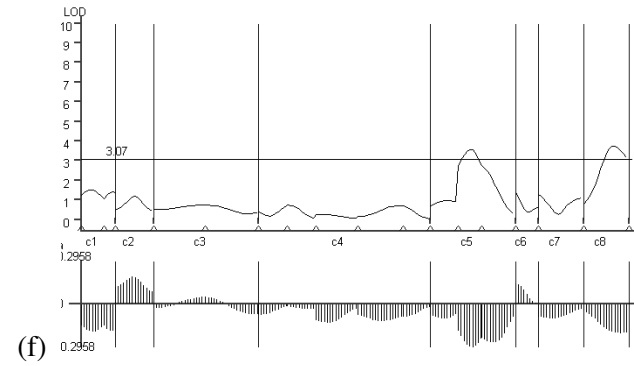
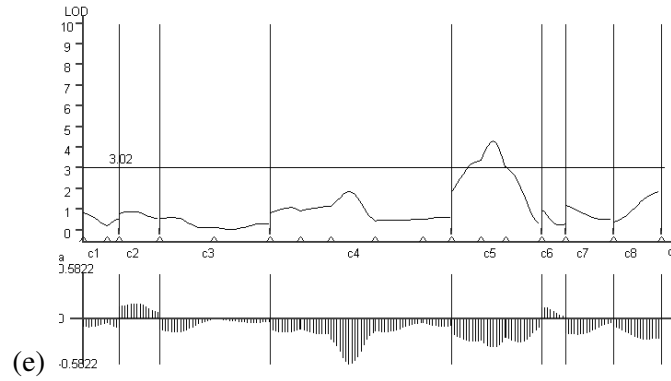
FIGURA 1G. Gráfico obtido com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de reação ao oídio na safra da seca 2002 em Lambari.



“...Continua...”

FIGURA 1H. Gráficos obtidos com a aplicação do método do mapeamento por intervalo composto para as médias obtidas para nota de reação à mancha angular na safra da seca 2002 em Lavras (a), seca 2003 em Lavras (b), seca 2002 em Lambari (c) e seca 2003 em Lambari (d) e nas conjuntas de Lavras na safra da seca 2002 e 2003 (e), de Lambari na safra 2002 e 2003 (f), da seca 2002 em Lavras e Lambari (g), da seca 2003 em Lavras e Lambari (h) e em Lavras e Lambari na seca 2002 e 2003 (i).

“FIGURA 1H. Continuação...”



“...Continua...”

“FIGURA 1H. Continuação...”

