

**PROPORÇÃO ALÉLICA E EFICIÊNCIA DA
SELEÇÃO EM POPULAÇÕES DO
CRUZAMENTO ENTRE FEIJÕES ANDINOS
X MESOAMERICANOS**

AISY BOTEGA BALDONI

2007

AISY BOTEGA BALDONI

**PROPORÇÃO ALÉLICA E EFICIÊNCIA DA
SELEÇÃO EM POPULAÇÕES DO CRUZAMENTO
ENTRE FEIJÕES ANDINOS X MESOAMERICANOS**

Dissertação 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 a obtenção do título de “Mestre”.

Orientador

Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL
2007

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

Baldoni, Aisy Botega

Proporção alélica e eficiência da seleção em populações do cruzamento
entre feijões andinos x mesoamericanos / Aisy Botega Baldoni. – Lavras :
UFLA, 2007.

64 p. : il.

Orientador: Magno Antônio Patto Ramalho

Dissertação (Mestrado) – UFLA.

Bibliografia.

1. *Phaseolus vulgaris*. 2. Conjuntos gênicos. 3. Retrocruzamento. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD-635.65223

AISY BOTEGA BALDONI

**PROPORÇÃO ALÉLICA E EFICIÊNCIA DA
SELEÇÃO EM POPULAÇÕES DO CRUZAMENTO
ENTRE FEIJÕES ANDINOS X MESOAMERICANOS**

Dissertação 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 a obtenção do título de “Mestre”.

Aprovada em 8 de fevereiro de 2007.

Prof. Dr. Luiz Antônio dos Santos Dias

UFV

Prof. Dr. Antônio Alves Soares

UFLA

Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho
UFLA
(Orientador)

LAVRAS
MINAS GERAIS – BRASIL
2007

“A Deus, por guiar e iluminar os meus caminhos em todos os momentos
de minha vida.”

“Aos meus queridos pais, Donizetti e Ana, por serem exemplos de amor,
caráter, dedicação, confiança... É preciso lutar para conseguir vitórias.

Obrigada por lutarem comigo. Amo vocês.”

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me dar a vida e forças para vencer os desafios.

Aos meus pais, Donizetti e Ana, e aos meus irmãos, Glênio e Renan, por me apoiarem em todos os momentos de minha vida.

A toda minha família, pela torcida e apoio.

Ao Plínio, pelo amor e compreensão, na distância.

Ao meu orientador, Magno A. P. Ramalho, que será sempre um exemplo de profissionalismo, dedicação e sabedoria.

Aos professores do Departamento de Biologia, Ângela, João Bosco, João Cândido, César e Flávia, pela colaboração e amizade.

Aos funcionários de Departamento de Biologia, em especial à Elaine, secretária eficiente e amiga.

Aos amigos: Nayara, Marina, Ana Luiza, Fabrício, Juarez, José Ângelo, José Luis, Flavinha, Vanessa, Dheyne, Aninha, Adriano, Alexander, Lívia, Francine, Marciane, Cristiana, Mateus, Flávia, Helton, Diego, Douglas, Paula e a todos que compartilharam de uma amizade verdadeira.

A Marina, pela amizade e por me ‘suportar’ por quase quatro anos.

A todos que, direta ou indiretamente, colaboraram para a minha formação.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
1 INTRODUÇÃO.....	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	3
2.1 Origem e evolução de <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	3
2.2 Incompatibilidade no cruzamento de feijões andinos de diferentes raças.....	8
2.3 Métodos de geração de variabilidade no melhoramento.....	11
2.4 Utilização de espécies não adaptadas no melhoramento.....	12
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1 Local.....	17
3.2 Genitores e testemunhas utilizadas.....	17
3.3 Obtenção de populações segregantes e progênies F _{2.3} com diferentes proporções alélicas.....	18
3.4 Avaliação das progênies da geração F _{2.3}	20
3.5 Avaliação das progênies da geração F _{2.4}	20
3.6 Descrição dos caracteres avaliados.....	20
3.7 Análise dos dados.....	21
3.8 Estimativa dos parâmetros genéticos e fenotípicos.....	23
4 RESULTADOS.....	27
4.1 Número de dias para o início do florescimento.....	27
4.2 Hábito de crescimento.....	32
4.3 Massa de 100 grãos.....	34
4.4 Produtividade de grãos.....	36
5 DISCUSSÃO.....	45
6 CONCLUSÕES.....	53
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	54
ANEXOS.....	62

RESUMO

BALDONI, Aisy Botega. **Proporção alélica e eficiência da seleção em populações do cruzamento entre feijões andinos x mesoamericanos**. 2007. 64p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil.*

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) foi domesticado em pelo menos duas regiões distintas, nos Andes e nos altiplanos do México e América Central. Feijões andinos e mesoamericanos, ao longo do processo evolutivo, desenvolveram expressões fenotípicas bem distintas para algumas características. Por essa razão, no melhoramento, tem-se procurado ampliar a variabilidade por meio do cruzamento de feijões desses dois centros de domesticação. Contudo, além da incompatibilidade que inviabiliza a maioria dos cruzamentos, quando eles ocorrem, a população segregante não apresenta bom desempenho. No intuito de propor estratégias que possam melhorar a eficiência na utilização desses dois conjuntos gênicos foi realizado o presente trabalho. Para isso, foram cruzados um genitor andino, cultivar BRS-Radiante, com um mesoamericano, cultivar Carioca-MG. Por meio de retrocruzamentos, foram obtidas as populações contendo 12,5%, 25%, 50%, 75% e 87,5% da proporção alélica do genitor Carioca-MG. De cada população, foram avaliadas 44 progênies das gerações $F_{2,3}$ e $F_{2,4}$, com semeadura em fevereiro de 2006 e julho de 2006, respectivamente. Em cada geração foram avaliadas as 220 progênies mais os dois genitores e três testemunhas, no delineamento experimental látice 15 x 15. As parcelas foram constituídas de uma linha de dois metros. Os caracteres avaliados foram número de dias para o início do florescimento, peso de 100 grãos e produtividade de grãos (g/parcela). Constatou-se que, em termos de liberação de variabilidade, as populações contendo diferentes frequências alélicas dos genitores não mostraram nenhuma tendência de alteração consistente. De modo geral, todos apresentaram variância genética entre progênies para se obter sucesso com a seleção. As médias das populações diferiram com a frequência alélica dos genitores. Para a produtividade de grãos, a menor média ocorreu nas populações contendo 50% dos alelos de cada genitor. A decisão a respeito da melhor proporção alélica a ser obtida será definida em função do tipo de grão que se deseja. Se forem grãos grandes, a melhor estratégia é realizar um ou dois retrocruzamentos com o genitor andino, antes de iniciar a seleção.

* Comitê Orientador: Magno Antônio Patto Ramalho – UFLA (Orientador); Ângela de Fátima Barbosa Abreu – Embrapa Arroz e Feijão – UFLA (Co-orientadora).

ABSTRACT

BALDONI, Aisy Botega. **Allelic proportion and selection efficiency in cross populations of andean and mesoamerican common bean.** 2007. 64p. Dissertation (Master's degree in Genetics and Plant Breeding). – Federal University of Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil.*

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) was domesticated in at least two distinct regions, in the Andes and the Mexican and Central American highlands. Andean and mesoamerican common beans, along the evolution process, developed clearly different phenotypic expressions for some traits. To increase genetic variability, improvement programs have focused on crossings between plants from both domestication centers. However, incompatibility barriers make most crosses unfeasible and when crosses are possible the performance of the segregating population is poor. The present study aimed to propose strategies that could enhance the efficiency in using the two gene pools. For this purpose, an andean parent, 'BRS-Radiante', was crossed with a mesoamerican, 'Carioca-MG'. Populations with 12.5%, 25%, 50%, 75% and 87.5% of the allelic proportion from 'Carioca-MG' were established through backcrosses. From each population, 44 progenies of F_{2.3} and F_{2.4} generations were evaluated, sown in February 2006 and July 2006, respectively. The 220 progenies plus the two parents and three controls were evaluated in each generation in a 15 x 15 lattice design. Each plot consisted of one two-meter row. The evaluated traits were the number of days to flowering, weight of 100 grains and grain yield (g/plot). Concerning variability release, there was no tendency of consistent alteration in the populations with different frequencies of parental alleles. In general, they all presented sufficient genetic variance among progenies to allow selection gains. The population means differed according to allele frequency of parents. For grain yield, the lowest mean was observed in the populations with 50% of alleles from each parent. The ideal allelic proportion to be obtained has to be defined according to the target grain type. If large grains are desired, one or two backcrosses to the andean parent are recommended, prior to selection.

*Advisor committee: Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (Advisor); Ângela de Fátima Barbosa Abreu – Embrapa Arroz e Feijão/UFLA (Co-advisor).

1 INTRODUÇÃO

O sucesso no melhoramento genético do feijoeiro é inquestionável. Vários relatos quantificaram o progresso genético que comprovam esse fato (Abreu et al., 1994; Matos et al., 2005). Contudo, a possibilidade de se continuar tendo sucesso na mesma intensidade é questionável, devido à dificuldade de se explorar toda a variabilidade existente na espécie (Singh, 2001).

Uma das restrições em utilizar a variabilidade é a de que o feijoeiro foi domesticado em regiões distintas. Uma delas é a região Mesoamericana, cujos feijões possuem grãos médios e ou pequenos e faseolina S. Outra região de domesticação é nos Andes, em que são encontrados os feijões de grãos grandes e faseolina T (Singh, 2001). Normalmente, quando se cruzam feijões dessas duas regiões, Mesoamericana e Andina, ocorre incompatibilidade, isto é, as plantas da geração F_1 não se desenvolvem e não produzem descendentes. Já foi constatado que essa incompatibilidade é geneticamente controlada por dois genes com epistasia recessiva dupla (Arantes et al., 2006; Shii et al., 1980). Feijões mesoamericanos têm o genótipo $D_1D_1d_2d_2$ e os andinos, $d_1d_1D_2D_2$. Só será viável o cruzamento se uma das linhagens ou ambas tiverem o genótipo $d_1d_1d_2d_2$.

Contudo, quando as linhagens mesoamericanas ou andinas são $d_1d_1d_2d_2$ e os cruzamentos viáveis, tem sido constatado que a população segregante, embora fértil, não apresenta bom desempenho. Normalmente, as progênes apresentam comportamento inferior a ambos os genitores (Bruzi et al., 2004; Johnson & Gepts, 1999; Johnson & Gepts, 2002). Uma das explicações é que, durante o processo evolutivo, as plantas desses dois centros de domesticação desenvolveram blocos gênicos e ou combinações epistáticas e,

quando há o cruzamento entre elas, essas combinações são desfeitas, reduzindo a adaptação.

Para atenuar esse efeito, uma das opções é realizar o retrocruzamento, visando aumentar a frequência alélica no sentido do genitor mais adaptado ou com o fenótipo desejado. Essa alternativa tem sido avaliada em algumas espécies como a soja (Ininda et al., 1996; Montaña-Velasco, 1994; Vello et al., 1984; Zimback, 1992). No caso do feijoeiro, no Brasil, essa estratégia ainda não foi pesquisada. Seria interessante verificar se populações segregantes, provenientes do cruzamento de linhagens andinas vs mesoamericanas e diferindo na proporção alélica de cada genitor apresentam diferenças em termo de sucesso seletivo.

Desse modo, o objetivo do presente trabalho foi verificar a proporção alélica de cada genitor na população segregante do cruzamento entre feijões de origem andina e mesoamericana que aumente a chance de obter sucesso com a seleção.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Origem e evolução de *Phaseolus vulgaris*

O feijão-comum pertence ao ramo Embryophytae syphonogamae, subramo Angiospermae, classe Eudicotyledoneae, subclasse Archichlamydeae, ordem Rosales, família Fabaceae, subfamília Papilionoideae, tribo Phaseoleae, subtribo Phaseolineae, gênero *Phaseolus* L. e espécie *Phaseolus vulgaris* L. O gênero *Phaseolus* possui 55 espécies, das quais cinco são cultivadas: *P. vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray var. *latifolius* Freeman e *P. polyanthus* Greenman (Debouck, 1999). Entre estas espécies, *P. vulgaris* é a mais difundida, sendo responsável por 85% da área plantada, no mundo, com o gênero *Phaseolus* (Singh, 2001).

Com base em observações feitas em restos arqueológicos, primeiramente no Peru, depois no sudoeste dos Estados Unidos e em estudos botânicos e históricos realizados até hoje, pode-se inferir que o feijão-comum (*Phaseolus vulgaris* L.) originou-se nas Américas (Gepts & Debouck, 1991; Vieira et al., 2005), local onde se encontra a maior diversidade da espécie. Desse modo, relatos anteriores de que tenha originado na Ásia não são sustentados.

Comentando a respeito da domesticação e da dispersão do feijoeiro, Vieira et al. (2005) assim se expressaram: “*Por meio de análise eletroforética, Gepts (1984) e Gepts (1988) determinaram os tipos de faseolina – a principal fração protéica das sementes de feijão – que ocorrem nas formas silvestres e cultivadas. Descobriram que, no México e na América Central, as formas silvestres exibem os tipos ‘S’ e ‘M’ de faseolina, enquanto na Colômbia, os tipos ‘B’ e ‘CH’ e nos Andes do sul, somente o tipo ‘T’ (Tabela 1).*

TABELA 1. Distribuição geográfica dos tipos de faseolina em feijões silvestres e cultivados.

REGIÃO	SILVESTRE	CULTIVADO
México e América Central	'S', 'M'	'S' (92%) 'T' (8%)
Colômbia	'B', 'CH'	'S' (64%) 'T' (26%) 'C' (7%) 'B' (3%)
Andes (exceto Colômbia)	'T'	'S' (17%) 'T' (50%) 'C' (23%) 'H' (8%) 'A' (2%)

Fonte: Gepts (1984), Gepts (1988).

Verificou-se, ainda, que há correspondência na distribuição geográfica dos tipos de faseolina entre os feijões silvestres e cultivados. Os feijões do tipo 'S' predominam no México e na América Central, ao passo que os com o tipo 'T' predominam no sul dos Andes (Tabela 1). O tipo 'B' somente foi encontrado em feijões silvestres e cultivados da Colômbia. Por outro lado, os tipos 'C', 'H' e 'A' foram achados apenas em formas cultivadas dos Andes

Há associação entre o tipo de faseolina e o tamanho da semente. Cultivares com os tipos 'T', 'C', 'H' e 'A' têm sementes maiores que as cultivares com os tipos 'S' e 'B' de faseolina. Posteriormente, Koenig et al. (1990) identificaram novos tipos de faseolina: 'J', em formas silvestres da Argentina e 'I', num acesso silvestre do norte do Peru. Em feijões cultivados, encontram formas variantes da faseolina 'S': 'Sb', em algumas cultivares de sementes pequenas do Brasil, como 'Rio Tibagi' e 'Mulatinho Vagem Roxa'; e 'Sd', predominando nas cultivares do altiplano central do México. Esses autores verificaram, ainda, que a distribuição da faseolina 'B' é mais ampla do que se supunha, abrangendo, além da Colômbia, também a América Central.

Combinando as informações sobre tipos de faseolina e o tamanho das sementes, Gepts et al. (1986) e Gepts & Bliss (1986) concluíram que houve três centros de domesticação do feijoeiro: (1) no México e na América Central, a domesticação deu origem a cultivares de sementes pequenas, com faseolina do tipo 'S'; (2) na Colômbia, a cultivares com sementes pequenas e faseolina do tipo 'B'; e (3) no sul dos Andes, cultivares com sementes grandes e faseolina do tipo 'T' (e possivelmente 'A', 'C' e 'H'). O primeiro e o terceiro centro são considerados primários e o da Colômbia, de menor importância. Outros centros secundários abrangem algumas das regiões da Espanha, China, Filipinas, Turquia, Irã, Afeganistão e países do leste da África (Debouck, 1988).

A domesticação do feijoeiro trouxe-lhe diversas modificações em relação às formas selvagens: crescimento mais restringido e forma mais compacta das plantas, tornando-as de menor altura e mais eretas; folhas maiores; caule mais robusto; flores, sementes e vagens maiores; menor número de sementes por vagem; sementes com maior permeabilidade à água, possibilitando-lhes germinação mais uniforme e cozimento mais fácil; supressão do mecanismo de dispersão das sementes; grande número de cores das sementes, incluindo diversos feitiços de manchas, salpicos e estrias; diminuição do conteúdo de fibras nas vagens, e ocorrência de neutralidade ao comprimento do dia, permitindo o cultivo do feijão em zonas temperadas (Evans, 1980; Smartt, 1988).”

Formas silvestres de *P. vulgaris* têm sido encontradas apenas nas Américas e são consideradas como ancestrais das formas cultivadas atualmente. No entanto, há diferenças botânicas entre os feijões silvestres encontrados no México e na América Central (*Phaseolus vulgaris* var. *mexicanus*) e dos Andes, na América do Sul (*Phaseolus vulgaris* var. *aborigineus*) (Gepts & Debouck, 1991).

Dada à diversidade desta espécie, pesquisadores do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), na Colômbia, publicaram alguns artigos visando o melhor agrupamento dos diferentes conjuntos gênicos (Singh et al., 1991; Singh, 2001). Inicialmente, eles propuseram a classificação em doze conjuntos gênicos (“gene pool”) (Singh, 1988). Uma descrição detalhada das características de cada um desses conjuntos gênicos é apresentado por Vieira et al. (2005). Posteriormente, Singh et al. (1991), visando facilitar ainda mais a classificação, agruparam esses doze conjuntos gênicos em seis raças, que serão descritas a seguir.

A raça M, de Mesoamérica, que pertence ao conjunto gênico mesoamericano, envolve os feijões com vagem de 8-15 cm de comprimento e 6-8 sementes/vagem, sendo as cores das sementes variadas e o peso de cem sementes menor que 25g. Possui hábito de crescimento variado, tipo de faseolina predominante ‘S’ e, além disso, apresenta características como insensibilidade ao fotoperíodo, resistência ao vírus do mosaico-comum (gene II) e tolerância à mancha-angular, ao mosaico-dourado, às altas temperaturas, à seca e à baixa fertilidade do solo.

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

A raça J (Jalisco), em seu hábitat, pode atingir mais de três metros de altura. Apresenta hábito de crescimento indeterminado tipo IV, faseolina tipo ‘S’, suas vagens apresentam de 8-15 cm de comprimento, com 5-8 sementes;

possui alta capacidade de produção de grãos, alto nível de resistência à antracnose, tolerância à mancha-angular e à baixa fertilidade do solo.

No pool gênico andino, está a raça N (Nova Granada), que apresenta sementes de tamanho médio (25-40g/100 sementes) e grande (>40g/100 sementes). Possui vagens secas fibrosas, com 10-20 cm de comprimento e com 4-6 sementes, hábito de crescimento tipos I, II e III, faseolina predominante tipo 'T'. São encontradas nesta raça insensibilidade ao fotoperíodo, precocidade e resistência ao mosaico-comum, antracnose e mancha-angular.

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

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

A distribuição geográfica da raça Mesoamérica se encontra em toda América Latina e alguns exemplos são citados por Singh et al. (1991), como as landraces 'Mulatinho', 'Porrillo', 'Rojo de Seda', dentre outros. Na raça Durango, distribuída nas ilhas semi-áridas do México, são encontradas as landraces 'Pinto', 'Bayo', 'Morado de Agua'. Já da raça Jalisco, distribuída nas ilhas úmidas do México, são exemplos as landraces 'Flor de Mayo', 'Frijola' e 'Conejo'. A raça Nova Granada encontra-se nas altitudes intermediárias dos Andes e tem como exemplos 'Jalo', 'Bagajo' e 'Cargabello'. No sul dos Andes está a raça Chile, com exemplos como 'Frutilla', 'Coscorrón' e 'Tórtolas' e, por fim, a raça Peru, nas ilhas altas dos Andes (altitude >2000m), com as landraces 'Cargamanto', 'Bayo' e 'Nuñas'.

Para mostrar o considerável polimorfismo que existe entre e dentro dos conjuntos gênicos, foram usados marcadores moleculares RAPD. Nestes estudos foram observados valores de 83,4% de polimorfismo entre andinos e mesoamericanos, 60,4% entre raças dentro do conjunto gênico andino e 61,7% entre raças dentro de mesoamericanos (Haley et al., 1994). No sul do Brasil, pesquisas nessa mesma linha mostraram correlação entre os grupos formados por análises de RAPD com o tipo de faseolina e o peso de sementes (Maciel et al., 2001).

Um aspecto muito fascinante é verificar a coevolução do patógeno com o hospedeiro. No caso do feijão, dada a diversidade de condições de domesticação, a ocorrência desse fenômeno pode ser comprovada. Para a mancha angular (*Phaeoisariopsis griseola*), por exemplo, Pastor-Corrales (2004) comprovou que ela ocorre. Isto é, as raças que infectam os feijões andinos normalmente não ocorrem nos feijões de origem mesoamericana e vice-versa. Assim, os patógenos dessas regiões desenvolveram alelos de virulência específicos para os feijões de cada região.

No Brasil, os colonizadores utilizaram tanto os feijões andinos como os mesoamericanos e, portanto, eles coexistem aqui há muitos anos. Contudo, as raças se mantêm isoladas, embora alguma introgressão certamente deva ter ocorrido quando a incompatibilidade não atuou. Assim, são encontrados tanto feijões do conjunto gênico andino como mesoamericano, com boa adaptação.

2.2 Incompatibilidade no cruzamento de feijões de diferentes raças

Ao que tudo indica, durante a domesticação, os feijões com grãos pequenos provenientes da América Central, mesoamericanos, começaram a desenvolver mecanismos de isolamento em relação aos feijões com grãos grandes, domesticado nos Andes. Isso foi constatado a partir de 1965, quando Coyne (1965) publicou um trabalho relatando a ocorrência de plantas de

crescimento anormal, fracas e normalmente não produzindo frutos, no cruzamento entre feijões com grãos grandes vs grãos pequenos. Posteriormente, vários trabalhos foram realizados. Em um deles, Shii et al. (1980) mencionaram que, no controle genético da incompatibilidade, ocorre epistasia recessiva dupla, isto é, estariam envolvidos dois genes, simbolizados por Dl_1 e Dl_2 (*dosage dependent lethal*). Linhagens do conjunto gênico andino apresentam a constituição genotípica $dl_1dl_1Dl_2Dl_2$ e as do conjunto gênico mesoamericano, $Dl_1Dl_1dl_2dl_2$. Quando cruzadas, irão apresentar o genótipo $Dl_1dl_1Dl_2dl_2$, ou seja, com os alelos dominantes dos dois genes e as plantas na geração F_1 não chegarão a produzir descendente. Já as linhagens de genótipo $dl_1dl_1dl_2dl_2$ podem cruzar com qualquer outra linhagem, produzindo híbridos F_1 normais.

Posteriormente, foi relatado que a ação desses genes é dependente de fatores ambientais, especialmente a temperatura. Sob condições de alta temperatura, acima de 25°C , os sintomas se intensificam, limitando os programas de melhoramento nos trópicos. Verificou-se também que o gene Dl_1 é expresso na raiz e o Dl_2 manifesta-se na parte aérea. Quando eles estão juntos no mesmo genótipo, o produto da raiz é incompatível com a parte aérea. Para se obter plantas viáveis, uma opção é realizar a enxertia de plântulas sobre raízes que não possuem no seu genótipo o alelo Dl_1 (Mumba & Galwey, 1998; White et al., 1992). Hannah et al. (2000) também observaram, por meio da enxertia, que plantas com o genótipo letal para o nanismo exibiam falhas no crescimento e na acumulação de amido no seu hipocótilo, mas, em meio de cultura, tanto as plantas com o genótipo letal como aquelas enxertadas com combinações letais apresentaram crescimento radicular quando a sacarose foi adicionada para o crescimento. Isso indica que a falha na translocação de sacarose para as raízes é, provavelmente, responsável pelo seu menor crescimento, o que deve originar sinalização de incompatibilidade entre os genótipos.

Outros autores que estudaram o desenvolvimento anormal em plântulas descendentes do cruzamento dos dois conjuntos gênicos também observaram resultados interessantes. Um deles foi o restabelecimento do crescimento normal depois que plantas com características típicas de anormalidade do híbrido foram submetidas a uma solução com hormônio para estimular o crescimento das raízes adventícias (Beaver, 1993). Outro trabalho, realizado por Shii et al. (1981), mostrou que as restrições no crescimento da raiz em altas temperaturas poderiam ser superadas pela adição de citoquinina em solução hidropônica, sugerindo que os genes Dl_1 e Dl_2 podem estar relacionados com a regulação da função hormonal ou metabólica.

Além desses trabalhos, inúmeros outros foram publicados, mencionando o problema e, sobretudo, procurando identificar linhagens com o genótipo $dl_1dl_1dl_2dl_2$, que permite o cruzamento em ambas as direções, possibilitando sua utilização como genitores “pontes”, isto é, de veículo do cruzamento entre linhagens incompatíveis (Gepts & Bliss, 1985; Johnson & Gepts, 1999; Koinange & Gepts, 1992; Mumba & Galwey, 1999).

O controle genético também foi questionado em outras oportunidades. Vilarinho (2004) comentou que, provavelmente, não deveriam ser apenas dois genes controlando o caráter, propondo a existência de três genes. Como há incompatibilidade, a planta F_1 não se desenvolve e isso dificulta o estudo do controle genético. Por isso, Arantes et al. (2006), propuseram uma alternativa de estudo do controle genético utilizando uma linhagem “ponte” (‘Small White’, mesoamericana e compatível com as demais), que serviu de veículo para a realização das hibridações entre a linhagem andina ‘Jalo EEP’ e a mesoamericana ‘Mulatinho da Vagem Roxa’, já que a geração F_1 deste cruzamento é incompatível. Os híbridos obtidos do cruzamento de ‘Jalo EEP’ vs ‘Small White’ e ‘Mulatinho da Vagem Roxa’ vs ‘Small White’ foram cruzados entre si. Os autores constataram que a descendência segregou 3 compatíveis : 1

incompatível, como era esperado no sistema de dois genes, proposto por Shii et al., (1980).

A fraqueza do híbrido F₁ não foi observada apenas em *Phaseolus vulgaris*. Outras espécies de grande importância econômica, como o arroz, também apresentaram híbridos inviáveis. Foi observado que os descendentes fracos do cruzamento intervarietal entre *Oryza breviligulata* (selvagem) e *Oryza glaberrima* (cultivada) estão sob o controle de dois genes complementares dominantes, W₁ e W₂ (Chu & Oka, 1972). O mesmo foi observado em trigo e, em ambos os casos, os genes envolvidos têm diferentes distribuições geográficas (Zeven, 1976).

Assim, a incompatibilidade entre indivíduos da mesma espécie, além de limitar o fluxo gênico espontâneo entre os materiais, gera perda de tempo e dinheiro nos programas de melhoramento (Vieira et al., 1989).

2.3 Métodos de geração de variabilidade no melhoramento

Só é possível realizar a seleção de linhagens superiores e, assim, promover o melhoramento genético, se existir variabilidade (Ramalho et al., 2005). Até recentemente, a única fonte de novos alelos em uma espécie seria a mutação. Com o advento dos transgênicos, esses também podem ser considerados fonte de novos “genes”, embora ainda muito restrito em relação à mutação. Outras fontes de variabilidade não convencionais foram comentadas por Rasmusson & Phillips (1997), contudo, elas não serão discutidas aqui.

A mutação é proveniente de alterações na seqüência das bases do DNA. Ela ocorre, principalmente, durante a sua duplicação e apresenta frequência muito baixa, de 1:10.000 à 1:100.000 gametas. Além do mais, é aleatória, isto é, não pode ser direcionada. Contudo, considerando o grande número de genes que uma espécie possui e o número de indivíduos que são cultivados anualmente, a ocorrência de mutação torna-se expressiva (Santos et al., 2002).

Durante as centenas de anos de domesticação dos feijões andinos e mesoamericanos, certamente, eles foram submetidos à mutação e outras formas de gerar variabilidade e, portanto, deram origem a conjuntos gênicos bem distintos, como é preconizado em várias situações (Johnson & Gepts, 1999; Singh, 2001,). Uma vez ocorrendo novos alelos, esses devem ser disseminados na população. O principal mecanismo para isto é a hibridação, por meio da qual são combinados, em um único indivíduo, alelos diferentes que estão em genitores distintos. Desse modo, por meio da recombinação, são produzidas novas combinações alélicas e em locos diferentes, gerando grande variabilidade que tem permitido não só a evolução das espécies, como também o melhoramento genético. Como preconizado por Dudley (1997) e Rasmusson & Phillips (1997), o melhoramento de plantas é uma acumulação de vantagens, isto é, a associação dos alelos mais favoráveis dos distintos locos.

Por essa razão, a hibridação é o principal método de melhoramento utilizado (Borém, & Miranda, 2005; Fehr, 1987). Contudo, como já mencionado, no feijão e em outras espécies podem ocorrer barreiras, como, por exemplo, mecanismos de incompatibilidade que impedem a obtenção de algumas combinações híbridas. Assim, há restrição na utilização de toda a variabilidade disponível na espécie. Nesse caso, a opção é o emprego de cultivares pontes. Uma outra barreira é a própria diferença na adaptação, isto é, os genitores são tão divergentes que a geração F_1 é mal adaptada. Essa diferença em adaptação restringe a utilização mais ampla da variabilidade genética nos programas de melhoramento.

2.4 Utilização de espécies não adaptadas no melhoramento

Apesar de o Brasil estar entre os países com maior biodiversidade do mundo, é extremamente dependente de germoplasma de outros países. Muitas vezes, durante a condução de um programa de melhoramento, há a necessidade

de se recorrer a esses germoplasmas exóticos, pois não se dispõe de variabilidade nas linhagens adaptadas para o caráter de interesse. Isso ocorre freqüentemente, visando à obtenção de resistência aos patógenos. O problema é que esse germoplasma exótico, por não ser adaptado, além de ter baixa produtividade de grãos, tem uma série de outros fenótipos sem interesse comercial. Assim, quando realizado o cruzamento, a população segregante obtida, embora possua ampla variabilidade, tem pequeno potencial produtivo, o que inviabiliza a seleção de linhagens que possam substituir as existentes.

Sendo assim, a definição de ‘germoplasma exótico’ refere-se à planta que não é natural do país onde vive, ou seja, tem procedência de país estrangeiro. Esse termo pode ser considerado também todas as fontes de germoplasma que não são imediatamente úteis ou adaptadas sem a seleção para uma determinada área (Hallauer, 1978; Nass et al., 2001). Acontece que é necessário tomar cuidado, pois, em um país com grande extensão territorial, ser exótico é uma questão de diferenças de adaptação e não de divisas geográficas.

A utilização desses germoplasmas exóticos no melhoramento pode ser por meio de cruzamentos tanto intra como interespecíficos, inclusive envolvendo gêneros distintos. Harlan & de Wet (1971), citado por Nass et al. (2001), sugeriram uma metodologia para classificar as plantas cultivadas para uso no melhoramento genético, tendo sido identificadas três categorias: conjunto gênico primário, que corresponde ao conceito tradicional de espécie biológica, sendo o cruzamento dentro deste grupo fácil, produzindo híbridos férteis; conjunto gênico secundário, que inclui outras espécies biológicas que podem ser cruzadas com a espécie de interesse, produzindo níveis variáveis de fertilidade e esterilidade, e o conjunto gênico terciário, na qual o cruzamento das espécies desse nível com a espécie de interesse resulta em progênies anômalas, com índice significativo de letalidade e ou completa esterilidade.

Contudo, para a introgressão e a piramidação de alelos favoráveis, ou seja, para a transferência de um único gene ou de um complexo de genes para um germoplasma elite adaptado, é necessário conhecer a distância genética entre os germoplasmas e as cultivares a serem melhoradas, pois, quanto maior for essa distância, maior será a dificuldade no seu uso.

No caso da soja (*Glycine max* L.), as alternativas para se introduzir alelos de genitores não adaptados na obtenção de uma população para a seleção recorrente foi testada por Vello et al. (1984). Esses autores utilizaram 40 linhagens introduzidas e 40 linhagens comerciais e obtiveram populações com 0%, 25%, 50%, 75% e 100% de alelos dos genitores introduzidos e verificaram que a média em produtividade de grãos da população diminuiu com o aumento na porcentagem de alelos dos genitores introduzidos. Ocorreu maior variabilidade na população com maior frequência de alelos de linhagens introduzidas. Os autores ressaltaram a importância do uso de elevado número de plantas introduzidas (PIs) no desenvolvimento de populações para programas de longo prazo e concluíram que 25% de germoplasma exótico deve permitir uma combinação adequada entre produtividade e variabilidade.

No Brasil, foram realizados poucos estudos nesse sentido, com a cultura da soja. Um deles foi o de Zimback (1992), que avaliou as gerações F_2 obtidas por cruzamentos em cadeia entre genótipos adaptados e exóticos. Foram observadas diferenças entre as médias das combinações híbridas, tendo aquelas 50% do germoplasma exótico apresentado melhor desempenho para o caráter peso de 100 sementes e porcentagem de óleo. Contudo, para os demais caracteres estudados, as melhores populações possuíam 100% de germoplasma adaptado. Outro estudo semelhante, também realizado no Brasil, foi proposto por Montaño-Velasco (1994), que obteve resultados semelhantes.

Para realizar esses estudos são feitos retrocruzamentos que consistem em cruzamentos de um híbrido F_1 com qualquer um de seus genitores. Sendo

assim, há duas alternativas propostas nos programas de melhoramento. A primeira é o “recurrent backcrossing”, isto é, um sistema de retrocruzamento recorrente. A geração F_1 do cruzamento da linhagem comercial vs exótica seria retrocruzada algumas vezes com a linhagem comercial. Espera-se, assim, manter o fenótipo de interesse da linhagem exótica e, para os demais caracteres, a expressão fenotípica da linhagem comercial (Singh, 2001; Singh, 2004). Outra alternativa é o chamado “congruity backcrossing”, ou seja, os cruzamentos são feitos alternando-se os pais. Singh et al (2002) realizaram “congruity backcrossing” na geração F_1 do cruzamento entre genitores andinos e mesoamericanos e também do cruzamento entre raças dentro do conjunto gênico andino. Como o objetivo era selecionar para produtividade de grãos e sementes grandes, concluíram que a seleção simultânea para múltiplos caracteres deveria ser promissora na obtenção de genitores mais apropriados para o desenvolvimento de cultivares, mas pode resultar em menor ganho de produção. Observou também que plantas andinas (sementes grandes) são de 40% a 60% menos produtivas que as mesoamericanas (sementes pequenas).

Na tentativa de verificar a eficiência desses métodos de retrocruzamento, foram realizados cruzamentos interespecíficos entre *P. vulgaris* e *P. acutifolius* e, posteriormente, foram feitos “congruity backcrossing”. Os resultados mostraram que “congruity backcrossing” pode ajudar gradualmente a reduzir ou superar barreiras na hibridação interespecífica, como incompatibilidade genotípica, aborto precoce do embrião, esterilidade do híbrido e baixa frequência de hibridização (Anderson et al., 1996; Mejía-Jiménez et al., 1994). Comparando congruity e recurrent backcrossing, já em cruzamentos interraciais, observou-se que, para a máxima recombinação entre raças e a retenção de fenótipos desejáveis para características em pais distantemente aparentados, é recomendado o uso de “congruity backcrossing” (Urrea & Singh, 1995).

Assim, o método do retrocruzamento é uma alternativa eficiente para a transferência de fenótipos de caracteres controlados por poucos genes e na adaptação de germoplasma exótico (Nass et al., 2001). Um questionamento que surge é o número de retrocruzamentos necessários para se ter sucesso (Schoener e Fehr, 1979; Singh, 2004; Vello et al., 1984), sendo que, quando o germoplasma exótico não é adaptado para um determinado local, um ou dois retrocruzamentos para o material adaptado são necessários.

No caso do feijão, o germoplasma andino, como já mencionado, normalmente tem menor adaptação. Seria interessante verificar qual a melhor proporção alélica de germoplasma andino e mesoamericano nas populações segregantes para se ter maior sucesso com a seleção. Infelizmente, nenhuma informação a esse respeito foi encontrada na literatura.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local

Os experimentos foram realizados na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), no município de Lavras, localizada na região sul do estado de Minas Gerais, à 21°14'S de latitude, 44°59'W de longitude e altitude de 918 metros.

3.2 Genitores e testemunhas utilizadas

Os genitores utilizados são duas cultivares recomendadas para o estado de Minas Gerais, Carioca-MG e BRS-Radiante.

A cultivar Carioca-MG pertence ao grupo comercial Mulatinho, possui grãos de cor creme e estrias marrons, hábito de crescimento indeterminado tipo II, com massa média de 100 sementes de 20 a 22g e pertence ao conjunto gênico mesoamericano, provavelmente à raça Mesoamérica. Seu genótipo, possivelmente, é $dl_1dl_1dl_2dl_2$. Esta cultivar é resistente à antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) e ao mosaico-comum (*Bean common mosaic virus* - BCMV) e apresenta alta suscetibilidade ao agente causal da mancha angular (*Phaeoisariopsis griseola*) e do crestamento bacteriano (*Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*).

Já a cultivar 'BRS-Radiante' pertence ao grupo comercial Manteigão/Rajado, possui sementes de cor bege com rajas/pontuações de cor vinho, porte ereto, hábito de crescimento determinado tipo I, massa média de 100 sementes maior que 40g e pertencente ao conjunto gênico andino, provavelmente à raça Nova Granada. Possui resistência ao mosaico comum e suscetibilidade ao crestamento bacteriano, ao mosaico dourado (*Bean golden*

mosaic virus - BGMV) e à mancha-angular. Porém, essa suscetibilidade à mancha-angular é menor comparada com a cultivar Carioca-MG.

As testemunhas utilizadas, além dos genitores, foram as cultivares Talismã, Majestoso e Carioca, que são também recomendadas na região.

3.3 Obtenção de populações segregantes e progênies $F_{2,3}$ com diferentes proporções alélicas

As etapas na obtenção das populações segregantes são mostradas na Figura 1. Inicialmente, foi realizado o cruzamento entre as cultivares Carioca-MG e BRS-Radiante, para a obtenção da geração F_1 . Posteriormente, foi obtida a primeira geração de retrocruzamento (RC_{11} - primeira geração de retrocruzamento com genitor recorrente 'BRS-Radiante' e RC_{12} - primeira geração de retrocruzamento com o genitor recorrente 'Carioca-MG'). Na safra seguinte, foi obtida a segunda geração do retrocruzamento. Essas etapas do trabalho foram conduzidas em casa de vegetação, no Departamento de Biologia da UFLA.

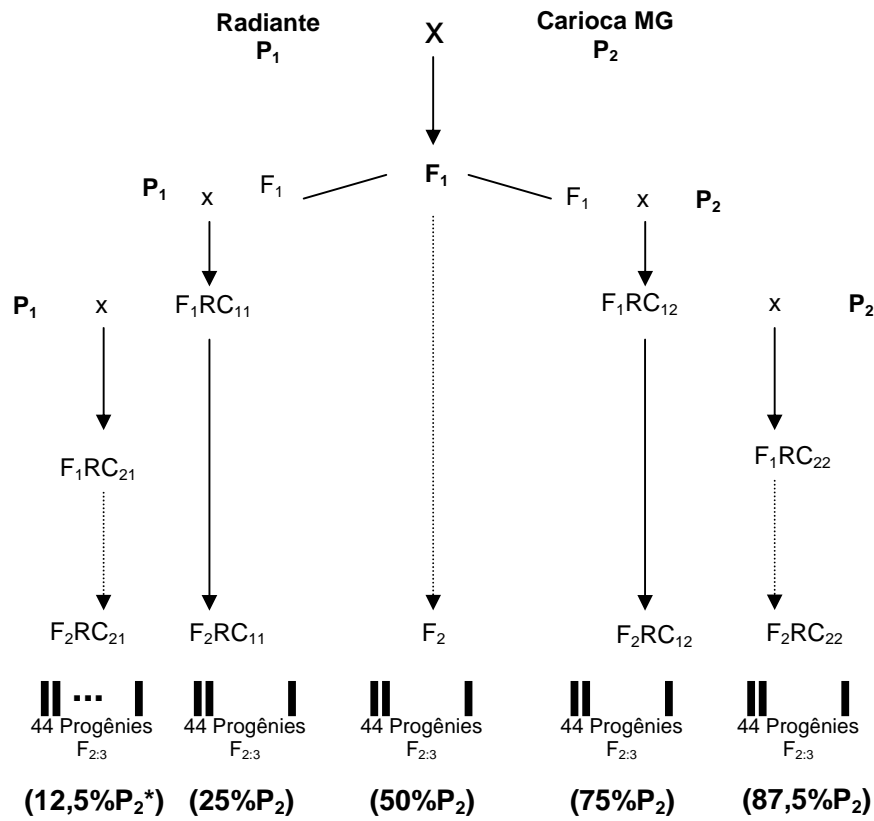


FIGURA 1. Etapas da obtenção de populações segregantes e de progênies F_{2.3} com diferentes proporções alélicas. * Proporção alélica do pai 2 ('Carioca-MG').

A partir das gerações F₁ das cinco populações (F₁RC₂₁, F₁RC₁₁, F₁, F₁RC₁₂ e F₁RC₂₂), com diferentes proporções alélicas (12,5%, 25%, 50%, 75% e 87,5% da proporção alélica do genitor Carioca-MG, respectivamente), semeou-se para a obtenção da geração F₂. Em seguida, as sementes F₂ de cada população foram semeadas em linhas e foram colhidas plantas individuais, formando, assim, 44 progênies F_{2.3} de cada população (Figura 1).

3.4 Avaliação das progênies da geração F_{2:3}

Foram utilizadas 44 progênies F_{2:3} de cada população, ou seja, 220 no total, mais dois genitores e as três testemunhas, perfazendo 225 tratamentos. Esses foram avaliados no delineamento experimental látice simples 15 x 15, com parcelas do tamanho de uma linha de dois metros, com densidade de semeadura de 15 sementes por metro linear. O experimento foi realizado na safra da “seca”, com semeadura em fevereiro de 2006.

Os tratos culturais foram os mesmos recomendados na região para a cultura do feijoeiro. Foi realizada a adubação na semeadura, com 400 kg/ha do fertilizante 8-28-16 de N, P₂O₅ e K₂O, respectivamente. A adubação de cobertura foi realizada 25 dias após a emergência das plantas, com 150 kg/ha de sulfato de amônio e o controle de plantas daninhas foi feito por meio de herbicida de pós-emergência. Foi utilizada a irrigação por aspersão, quando necessário.

3.5 Avaliação das progênies da geração F_{2:4}

Após a colheita do experimento anterior, foram obtidas progênies da geração F_{2:4}. Essas foram avaliadas novamente com semeadura em julho de 2006. Utilizaram-se os mesmos procedimentos experimentais da etapa anterior, exceto no uso de três repetições.

3.6 Descrição dos caracteres avaliados

- **Número de dias para o início do florescimento:** foi anotado o número de dias, após a emergência, para a ocorrência de, pelo menos, uma flor aberta em cinquenta por cento das plantas na parcela.
- **Hábito de crescimento:** foi avaliada apenas a geração F_{2:4}. Foram considerados três tipos de fenótipos, ou seja, 100% das

plantas com hábito determinado, 100% com hábito indeterminado e segregando.

- **Massa de 100 grãos:** como cada população foi formada por 44 progênies, foram coletados, ao acaso, 10 grãos de cada progênie, e obtida a massa média para 100 grãos.
- **Produtividade de grãos:** foi obtida a produtividade de grãos em g/parcela.

3.7 Análise dos dados

Os dados obtidos em cada geração para os caracteres produtividade de grãos (g/parcela) e número de dias para o início do florescimento foram submetidos à análise de variância por meio do seguinte modelo:

$$Y_{ikq} = m + p_i + t_k + b_{q(k)} + \bar{e}_{(ikq)}$$

em que:

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

m : média geral;

p_i : efeito do i-ésimo tratamento, $i = 1, 2, 3, \dots, n$;

t_k : efeito da k-ésima repetição, $k = 1, \dots, r$;

$b_{q(k)}$: efeito do q-ésimo bloco dentro da k-ésima repetição, $q = 1, 2, 3, \dots, 15$;

$\bar{e}_{(ikq)}$: erro experimental associado à observação Y_{ikq} , assumindo erros independentes e normalmente distribuídos, com média zero e variância σ_e^2 .

O quadro da análise de variância e as respectivas esperanças dos quadrados médios estão apresentados na Tabela 2.

Posteriormente, utilizando-se as médias ajustadas, foram efetuadas as análises conjuntas das duas gerações para os caracteres produtividade de grãos (g/parcela) e número de dias para o início do florescimento, por meio do seguinte modelo, considerando o efeito da média e das gerações fixo e, os demais, aleatórios.

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

em que:

Y_{ig} : efeito do i-ésimo tratamento, na g-ésima geração;

m : média geral;

p_i : efeito do i-ésimo tratamento, $i = 1, 2, 3, \dots, n$;

l_g : efeito da g-ésima geração, $g = 1, \dots, s$;

$(pl)_{ig}$: efeito da interação do i-ésimo tratamento com g-ésima geração;

\bar{e} : erro experimental médio.

O quadro da análise conjunta de variância e as respectivas esperanças dos quadrados médios estão apresentados na Tabela 3.

TABELA 2. Modelo da análise de variância por geração.

Fonte de variação	Quadrado médio	E(QM) ¹
Repetições		
Tratamentos (ajustado)	Q_1	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PJ}^2$
Erro efetivo	Q_2	σ_e^2

¹ Esperanças dos quadrados médios; J refere-se à geração $F_{2:3}$ ou $F_{2:4}$.

TABELA 3. Modelo da análise conjunta de variância.

Fonte de variação	Quadrado médio	E(QM) ¹
Geração (G)		
Tratamento (ajustado)(P)	Q_3	$\sigma_e^2 + sr''\sigma_p^2$
P X G	Q_4	$\sigma_e^2 + r\sigma_{PG}^2$
Erro efetivo	Q_5	σ_e^2

¹ Esperanças dos quadrados médios;

Foi utilizado o programa MSTAT-C (1991) para a realização das análises de variância.

3.8 Estimativa dos parâmetros genéticos e fenotípicos

A partir das esperanças dos quadrados médios das análises de variância foram obtidas as estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos de modo semelhante ao apresentado por Vencovsky & Barriga (1992):

- a) Variância genética entre progênes na geração J (σ_{PJ}^2) nas análises individuais:

$$\sigma_{PJ}^2 = \frac{Q_1 - Q_2}{r},$$

em que:

‘r’ : número de repetições.

Foram estimados os intervalos de confiança (IC) associados às estimativas dos componentes de variância genética entre progênes:

$$IC_{1-\alpha} = P \left[\frac{GL\sigma_{PJ}^2}{\chi_{\alpha/2}^2} < \sigma_{PJ}^2 < \frac{GL\sigma_{PJ}^2}{\chi_{1-\alpha/2}^2} \right]$$

b) Variância genética entre progênies (σ_p^2) nas duas gerações.

Para obter essa estimativa foi estimada a covariância entre a média das progênies nas duas gerações, ou seja:

$$\sigma_P^2 = COV_{F_{2,3}/F_{2,4}}$$

c) Variância da interação progênies x geração (σ_{PG}^2):

$$\sigma_{PG}^2 = \frac{Q_4 - Q_5}{r}$$

Esses mesmos procedimentos foram utilizados para se estimar a variância entre progênies por população.

d) Herdabilidade para a seleção na média das progênies por geração:

$$h^2 = \frac{\sigma_{PJ}^2}{\sigma_{FJ}^2} = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1}$$

em que:

σ_{PJ}^2 : variância genética entre progênies na geração j ;

σ_{FJ}^2 : variância fenotípica entre médias de progênies na geração j .

Os limites inferiores (LI) e superiores (LS) desta estimativa foram obtidos pelas equações:

$$LI = \left\{ 1 - \left[\left(\frac{Q_1}{Q_2} \right) x F_{1-\alpha/2}; GL_{erro}, GL_{tratamento} \right]^{-1} \right\}$$

$$LS = \left\{ 1 - \left[\left(\frac{Q_1}{Q_2} \right) x F_{\alpha/2}; GL_{erro}, GL_{tratamento} \right]^{-1} \right\}$$

e) Herdabilidade para a seleção na média das progênes na análise conjunta:

$$h^2 = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_F^2} = \frac{COV_{F_{2,3}/F_{2,4}}}{Q_3/rs}$$

Para estimar a herdabilidade entre progênes com diferentes proporções alélicas, foram adotados os mesmos procedimentos.

f) Ganho com a seleção na média das progênes em relação à média dos genitores:

$$GS = h^2 ds$$

$$ds = M_S - M_O$$

em que:

ds : diferencial de seleção;

h^2 : herdabilidade;

M_S : média das dez progênes com melhor desempenho por população;

M_o : média geral da população.

O ganho percentual ($GS\%$), para permitir a comparação das diferentes proporções alélicas, foi obtido pelo estimador:

$$GS\% = \frac{GS}{M_g} \times 100$$

Em que, M_g é a média dos genitores.

Foram adotados os mesmos procedimentos para estimar o ganho com a seleção para as populações com diferentes proporções alélicas.

3.9 Regressão

Obteve-se também, para todos os caracteres, a regressão entre a variável dependente (X) percentagem de alelos da ‘Carioca-MG’ e, como variável independente (Y), a média das progênies de cada proporção alélica (Ramalho et al., 2005).

4 RESULTADOS

4.1 Número de dias para o início do florescimento

Os resumos das análises de variância do número de dias para o início do florescimento, nas gerações $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ estão apresentados na Tabela 1A. Ocorreram diferenças significativas entre as progênies ($P \leq 0,01$). Também foram detectadas diferenças significativas ($P \leq 0,01$) entre a média das progênies oriundas de populações com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG, evidenciando que há variabilidade genética entre as progênies e, mais ainda, que, dependendo das frequências alélicas, a população apresentou diferenças com relação à precocidade.

Analogamente ao observado nas análises individuais, constataram-se diferenças significativas ($P \leq 0,01$) para a maioria das fontes de variação na análise de variância conjunta (Tabela 4). A fonte de variação ‘gerações’ foi significativa ($P \leq 0,01$). É necessário enfatizar que o efeito de gerações é confundido com o de safras, ou seja, elas foram avaliadas em épocas diferentes. Constatou-se que o número médio de dias para o início do florescimento das progênies $F_{2:4}$ foi 1,26 vez superior à média das progênies $F_{2:3}$ (Tabela 5).

Observaram-se diferenças significativas entre ‘tratamentos’, entre progênies com diferentes proporções alélicas e entre proporções alélicas. Essa última fonte de variação mostra que, dependendo da frequência alélica, na média das progênies e das duas gerações, ocorreram diferenças na precocidade. Verificou-se a tendência de maior precocidade, ou seja, menor número de dias para o início do florescimento, com a diminuição na participação do genitor Carioca-MG (Tabela 5). Esse resultado fica bem evidenciado por meio da equação de regressão entre a variável independente proporção alélica (X) e a variável dependente número de dias para o início do florescimento (Y). Veja

que, com o aumento de 1% na proporção dos alelos do genitor mais tardio, Carioca-MG, o ciclo é acrescido de 0,0977 dias (Figura 2).

TABELA 4. Resumo da análise conjunta do número de dias para o início do florescimento, a partir da emergência, obtida na avaliação das progênes com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2,3} e F_{2,4}, safras da “seca”/2006 e “inverno”/2006, respectivamente.

Fontes de Variação	GL	QM	F ¹
Gerações	1	13.693,18	6.688,08**
Tratamentos	224	76,26	37,25**
Entre 12,5%²	43	25,56	12,48**
Entre 25%	43	12,47	6,09**
Entre 50%	43	51,32	25,07**
Entre 75%	43	68,30	33,36**
Entre 87,5%	43	24,87	12,15**
Entre proporções alélicas	4	2.182,19	1.065,83**
Progênes vs testemunhas	1	90,12	44,02**
Entre testemunhas	4	103,93	50,76**
Tratamento x gerações	224	10,44	5,10**
Entre 12,5% x gerações	43	2,52	1,23 ^{n.s}
Entre 25% x gerações	43	0,88	0,43 ^{n.s}
Entre 50% x gerações	43	9,43	4,61**
Entre 75% x gerações	43	7,35	3,59**
Entre 87,5% x gerações	43	8,34	4,07**
Entre proporções alélicas x gerações	4	257,66	125,85**
(Progênes vs testemunhas) x	1	26,43	12,91**
gerações			
Entre testemunhas x gerações	4	13,85	6,76**
Erro efetivo médio	602	2,05	
Média		30,88	
Coefficiente de variação (%)		6,75	

¹ * **Teste de F significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente; ²

Entre progênes da população, tendo a frequência alélica do genitor Carioca-MG.

TABELA 5. Número médio de dias para o início do florescimento, a partir da germinação, obtido na avaliação das progênies com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2:3} e F_{2:4}, safras da “seca”/2006 e “inverno”/2006, respectivamente.

Média	F_{2:3}	(LI – LS)¹	F_{2:4}	(LI – LS)¹	Média geral
Entre 12,5%²	25,31	(24,67;25,94)	31,08	(30,25;31,90)	28,19
Entre 25%	24,96	(24,43;25,48)	30,34	(29,85;30,82)	27,65
Entre 50%	27,35	(26,38;28,33)	32,63	(31,45;33,81)	29,99
Entre 75%	28,89	(27,98;29,79)	38,01	(36,56;39,45)	33,45
Entre 87,5%	30,00	(29,46;30,54)	39,82	(38,83;40,82)	34,91
Média progênies	27,30		34,38		30,84
Genitores					
Carioca-MG	30,00		42,04		36,02
BRS-Radiante	21,00		29,06		25,03
Média genitores	25,5		35,55		30,53
Média	28,20		37,39		32,78
testemunhas					

¹ Limite inferior e superior da estimativa média das progênies; ² Entre progênies derivadas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG.

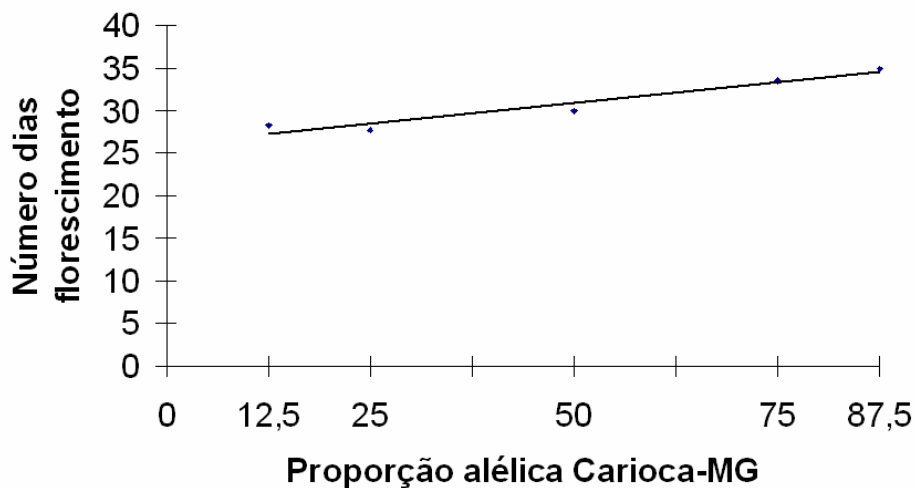


FIGURA 2. Equação de regressão linear entre as variáveis ‘proporção alélica do genitor Carioca-MG’ (X) e ‘número médio de dias para o início do florescimento’ (Y). $Y = 25,952 + 0,0977X$; $R^2 = 0,9192$.

O contraste ‘progênies vs testemunhas’ também foi significativo ($P \leq 0,01$) (Tabela 4). As progênies, em média, foram mais precoces que as cinco testemunhas. Contudo, a média das progênies foi muito semelhante à média dos dois genitores. Os dois genitores também diferiram com relação ao número médio de dias para o início do florescimento. A cultivar BRS-Radiante foi, na média das duas gerações, praticamente 11 dias mais precoce que a cultivar Carioca-MG (Tabela 5). A fonte de variação interação ‘tratamentos x gerações’ foi significativa ($P \leq 0,01$). O mesmo ocorreu com a maioria das decomposições dessa fonte de variação. Esse resultado evidencia que o comportamento das progênies não foi coincidente nas duas gerações (Tabela 4).

Embora fossem detectadas diferenças significativas ($P \leq 0,01$) para a fonte de variação ‘entre proporções alélicas x gerações’ (Tabela 4), o comportamento médio das progênies em cada proporção alélica foi muito

semelhante nas duas gerações, ou seja, como já comentado, houve aumento na precocidade com a diminuição na proporção dos alelos do genitor Carioca-MG (Tabela 5). A fonte de variação ‘entre testemunhas x gerações’ mostra que o comportamento médio das testemunhas, em relação ao número de dias para o início do florescimento, não foi coincidente nas duas gerações. A cultivar BRS-Radiante foi proporcionalmente mais precoce na geração $F_{2:3}$ do que na $F_{2:4}$.

A variabilidade detectada entre as progênies na análise de variância pode ser comprovada por meio das estimativas da variância genética entre as progênies (σ_p^2) (Tabela 6). Observe que, para todas as proporções alélicas, nas duas gerações, a σ_p^2 foi diferente de zero, isto é, limite inferior sempre positivo. Ocorreram diferenças em magnitudes nas estimativas de σ_p^2 , em função das proporções alélicas. Na análise de variância conjunta, as estimativas da σ_p^2 foram maiores nas populações com 50% e 75% dos alelos do genitor Carioca-MG. Nas outras proporções, ocorreram sobreposições nos intervalos de confiança, inferindo-se, portanto, que a magnitude de σ_p^2 , nesse caso, deve ser semelhante. Embora a interação ‘progênies x gerações’ tenha sido significativa, de modo geral, as variâncias dessa interação (σ_{PG}^2) foram de pequena magnitude. Envolvendo todas as progênies, por exemplo, a estimativa de σ_{PG}^2 correspondeu a 25,4% da estimativa para σ_p^2 . As mesmas observações realizadas para a σ_p^2 podem ser feitas para a herdabilidade (h^2). Veja que os valores de h^2 foram de grande magnitude. A menor estimativa foi de 66,5% na população com 87,5% dos alelos do genitor Carioca-MG. Infere-se, portanto, que o número de dias para o início do florescimento é um caráter que se espera ganhos com a seleção (Tabela 6).

TABELA 6. Estimativas dos parâmetros genéticos ‘variância genética entre progênies com diferentes proporções alélicas’ (σ_P^2), ‘variância da interação progênies x gerações’ (σ_{PG}^2) e ‘herdabilidade entre médias das progênies’ (h^2), obtidos na avaliação do número de dias para o início do florescimento, a partir da emergência, das progênies com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$.

	$F_{2:3}$	$F_{2:4}$	Conjunta
σ_P^2	9,35 (7,84 ; 11,37) ¹	25,46 (21,33 ; 30,92) ¹	13,72 (11,50 ; 16,66) ¹
σ_{PG}^2			3,49
$\sigma_{P12,5\%}^2$	3,97 (2,71 ; 6,37)	6,42 (4,38 ; 10,31)	4,80 (3,28 ; 7,71)
$\sigma_{PG12,5\%}^2$			0,20
$\sigma_{P25\%}^2$	2,58 (1,76 ; 4,14)	1,68 (1,14 ; 2,69)	2,42 (1,65 ; 3,88)
$\sigma_{PG25\%}^2$			-0,49
$\sigma_{P50\%}^2$	9,84 (6,71 ; 15,79)	14,17 (9,67 ; 22,74)	8,73 (5,96 ; 14,02)
$\sigma_{PG50\%}^2$			3,08
$\sigma_{P75\%}^2$	8,42 (5,75 ; 13,52)	21,79 (14,87 ; 34,98)	12,70 (8,67 ; 20,39)
$\sigma_{PG75\%}^2$			2,21
$\sigma_{P87,5\%}^2$	2,70 (1,84 ; 4,33)	9,83 (6,71 ; 15,78)	3,45 (2,36 ; 5,54)
$\sigma_{PG87,5\%}^2$			2,62
h^2 (%)	95,49 (94,07 ; 96,55)	96,70 (95,85 ; 97,39)	86,31 (83,08 ; 89,05)
$h_{12,5\%}^2$ (%)	89,98 (84,37 ; 93,97)	88,07 (82,05 ; 92,69)	90,14 (85,29 ; 93,93)
$h_{25\%}^2$ (%)	85,36 (77,16 ; 91,18)	65,84 (48,61 ; 79,08)	92,94 (89,48 ; 95,66)
$h_{50\%}^2$ (%)	95,70 (93,29 ; 97,41)	94,22 (91,30 ; 96,46)	81,63 (72,59 ; 88,69)
$h_{75\%}^2$ (%)	95,01 (92,22 ; 96,99)	96,16 (94,22 ; 97,65)	89,24 (83,95 ; 93,37)
$h_{87,5\%}^2$ (%)	85,92 (78,03 ; 91,52)	91,87 (87,77 ; 95,02)	66,47 (49,99 ; 79,35)

¹ Limite inferior (LI) e limite superior (LS).

4.2 Hábito de crescimento

Foram analisados também o hábito de crescimento das progênies com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG, na geração F_{2:4}. Todas as progênies de cada população foram classificadas quanto ao hábito de crescimento, isto é, determinado ou indeterminado. Foram somados os resultados para cada população, que estão apresentados na Tabela 7. Constatou-se que a segregação observada ocorreu de acordo com a esperada, na maioria dos casos, isto é, teste de qui-quadrado não significativo.

TABELA 7. Segregação para o caráter hábito de crescimento de progênies com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG, na geração F_{2:4}, em que D : hábito de crescimento determinado, I:hábito de crescimento indeterminado e S:segregando.

População	Frequência observada			Frequência esperada			χ^2 ¹
	D	S	I	D	S	I	
12,5% ²	26	7	11	35,75	5,5	2,75	27,82*
25%	26	9	9	27,5	11	5,5	5,58 ^{n.s}
50%	12	16	16	11	22	11	4,00 ^{n.s}
75%	2	13	29	5,5	11	27,5	2,67 ^{n.s}
87,5%	2	4	38	2,75	5,5	35,75	0,76 ^{n.s}

¹ Teste de Qui-quadrado a 5% de probabilidade; ² Progênies derivadas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG.

4.3 Massa de 100 grãos

Como os genitores Carioca-MG e BRS-Radiante são muito contrastantes para a massa de grãos, constatou-se variação entre as populações com diferentes frequências alélicas para esse caráter (Tabela 8). Observou-se também que a fonte de variação ‘gerações’ foi significativa. A massa média dos grãos na geração F_{2:4} foi 9% superior ao observado na geração F_{2:3}.

Verificou-se que a massa média de 100 grãos diminuiu com o incremento dos alelos do Carioca-MG (Tabela 9). Esse resultado é evidenciado na equação de regressão entre a variável independente ‘proporção alélica do genitor Carioca-MG’ (X) e a variável dependente ‘massa de 100 grãos’ (Y) (Figura 3). Veja que com o aumento de 1% na proporção alélica do genitor Carioca-MG, houve uma redução de 0,2407 gramas na massa de 100 grãos.

TABELA 8. Resumo da análise de variância para massa de 100 grãos (g) obtida na avaliação das progênes das cinco populações com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG.

Fontes de Variação	GL	QM	F ¹
Gerações	1	18,44	17,64 *
Populações	4	126,66	121,12**
Erro	4	1,05	
Média		30,58	
Coefficiente Variação (%)		3,34	

¹ * ** Teste de F significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente.

TABELA 9. Massa média de 100 grãos (g) obtido na avaliação das populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2:3} e F_{2:4}, safras da “seca”/2006 e “inverno”/2006, respectivamente.

Frequências alélicas do Carioca-MG	Massa de 100 grãos (g)		
	F _{2:3}	F _{2:4}	Média geral
12,5%	38,14	41,59	39,87
25%	35,75	39,96	37,86
50%	28,67	29,04	28,86
75%	22,38	25,36	23,87
87,5%	21,16	23,73	22,45
Média	29,22	31,94	30,58
Genitores			
Carioca-MG	19,81	22,25	21,03
BRS-Radiante	47,08	46,20	46,64

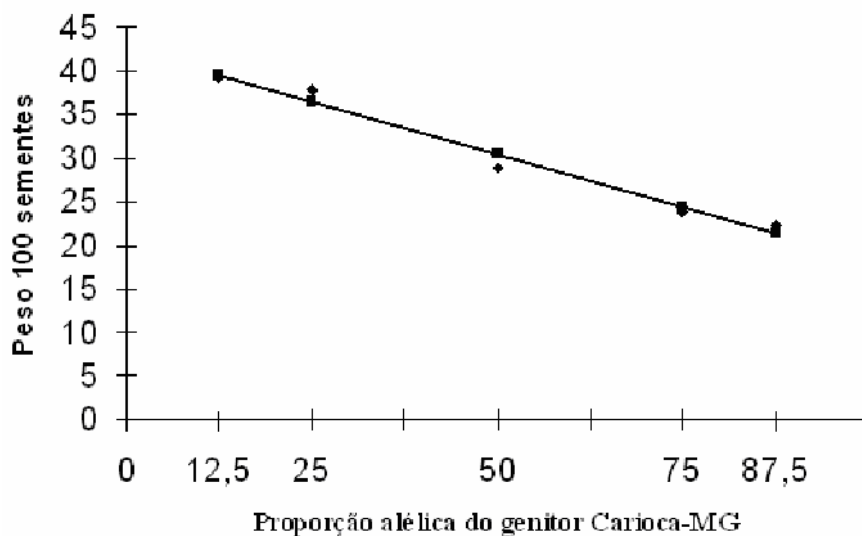


FIGURA 3. Equação de regressão linear entre as variáveis ‘proporção alélica do genitor Carioca-MG’ (X) e ‘peso de 100 grãos (g)’ (Y).
 $Y = 42,483 - 0,2407X$; $R^2 = 0,9673$.

4.4 Produtividade de grãos

Os resumos das análises de variância para produtividade de grãos (g/parcela) nas gerações $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ estão apresentados na Tabela 2A. Constataram-se diferenças significativas ($P \leq 0,01$) entre as progênies e entre progênies oriundas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG. Além disso, a fonte de variação ‘entre proporções alélicas’ também foi significativa ($P \leq 0,01$), nas duas gerações, indicando diferenças nas médias das populações com diferentes proporções alélicas.

O resumo da análise conjunta para o caráter produtividade de grãos (g/parcela) está apresentado na Tabela 10. O teste de F foi significativo ($P \leq 0,01$) para a fonte de variação ‘gerações’. Constatou-se que o desempenho médio de

todas as progênies na geração F_{2:4} foi 1,58 vez superior à obtida na geração F_{2:3} (Tabela 11).

TABELA 10. Resumo da análise conjunta para produtividade de grãos (g/parcela) obtida na avaliação das progênies com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2:3} e F_{2:4}, safras da “seca”/2006 e “inverno”/2006, respectivamente.

Fontes de variação	GL	Quadrado médio	F ¹
Gerações	1	3.839.622,43	854,94**
Tratamentos	224	10.140,81	2,26**
Entre 12,5%²	43	6.632,66	1,48*
Entre 25%	43	8.344,79	1,86**
Entre 50%	43	11.013,67	2,45**
Entre 75%	43	4.544,45	1,01 ^{n.s}
Entre 87,5%	43	11.232,19	2,50**
Entre proporções alélicas	4	87.585,29	19,50**
Progênies vs testemunhas	1	77.966,09	17,36**
Entre testemunhas	4	188.879,62	42,06**
Tratamentos x gerações	224	6.966,39	1,55**
Entre 12,5% x gerações	43	4.640,43	1,03 ^{n.s}
Entre 25% x gerações	43	7.120,35	1,59*
Entre 50% x gerações	43	7.169,72	1,60**
Entre 75% x gerações	43	7.428,35	1,65**
Entre 87,5% x gerações	43	6.511,03	1,45*
Entre Proporções alélicas x gerações	4	23.929,45	5,33**
(Progênies vs testemunhas) x gerações	1	5.541,46	1,23 ^{n.s}
Entre testemunhas x gerações	4	11.451,81	2,55*
Erro efetivo médio	602	4.491,09	
Média		269,97	
Coefficiente de variação (%)		19,96	

¹ * **Teste de F significativo a 5% e 1% de probabilidade, respectivamente;

² Entre progênies da população tendo a frequência alélica do genitor Carioca-MG.

TABELA 11. Produtividade média de grãos (g/parcela) obtidas na avaliação das progênies com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2:3} e F_{2:4}, safras da “seca”/2006 e “inverno”/2006, respectivamente.

Média	F _{2:3}	(LI – LS) ¹	F _{2:4}	(LI – LS) ¹	Média geral
Entre 12,5% ²	209,14	(194,98;223,30)	364,02	(348,74;379,31)	286,58
Entre 25%	227,73	(210,06;245,40)	344,06	(327,23;360,90)	285,90
Entre 50%	190,21	(167,85;212,57)	291,17	(277,01;305,33)	240,69
Entre 75%	201,72	(187,21;216,23)	307,11	(291,28;322,94)	254,41
Entre 87,5%	214,66	(198,32;231,00)	337,24	(316,81;357,66)	276,05
Média progênies	208,69		328,72		268,73
Genitores					
Carioca-MG	256,61		417,08		336,84
BRSRadiante	305,94		415,48		360,71
Média genitores	281,28		416,28		348,78
Média testemunhas	283,02		368,17		325,59

¹ Limite inferior e superior da estimativa média das progênies; ² Entre progênies derivadas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG.

As fontes de variação ‘progênies’ e ‘entre progênies com diferentes proporções alélicas’ foram significativas ($P \leq 0,01$). Outra observação importante é a significância ($P \leq 0,01$) da fonte de variação ‘entre proporções alélicas’ (Tabela 10). Dependendo das frequências alélicas, a população apresentou diferenças com relação à produtividade de grãos. O pior desempenho foi das progênies oriundas da população com 50% dos alelos dos genitores (Tabela 11). Esse resultado é comprovado por meio da equação de regressão entre a variável independente ‘proporção alélica do genitor Carioca-MG’ (X) e a variável

dependente ‘produção de grãos (g/parcela)’ (Y). Veja que a equação foi quadrática, evidenciando o pior desempenho da população com 50% dos alelos de cada genitor (Figura 4). Embora a fonte de variação ‘entre proporções alélicas x gerações’ tenha sido significativa ($P \leq 0,01$), verificou-se (Tabela 11) que a mesma observação feita anteriormente, na média, é válida para ambas as gerações.

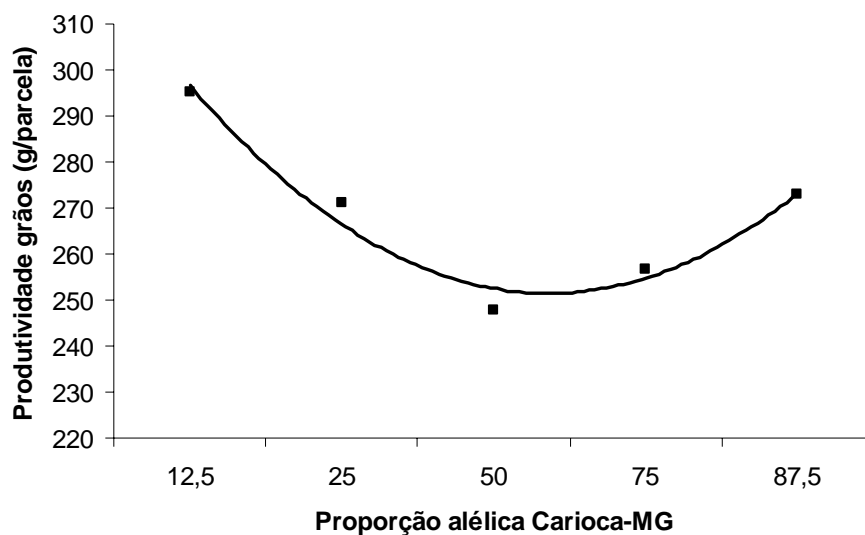


FIGURA 4. Equação de regressão entre as variáveis ‘proporção alélica do genitor Carioca-MG’ (X) e ‘produtividade de grãos (g/parcela)’ (Y). $Y = 327 - 2,8818X + 0,0259X^2$; $R^2 = 0,9990$.

O contraste ‘progênes vs testemunhas’ também foi significativo ($P \leq 0,01$) (Tabela 10). Verificou-se que a produtividade média das progênes (268,73g/parcela) foi 17,4% inferior à média das cinco testemunhas (325,59g/parcela). Quando se considera apenas a média dos dois genitores (348,78g/parcela), constatou-se que o desempenho relativo da média geral das progênes foi de 22,95% inferior (Tabela 11).

Vale destacar também a fonte de variação interação ‘tratamentos x gerações’ significativa ($P \leq 0,01$), assim como a maioria das suas decomposições, indicando comportamento das progênes não coincidentes nas duas gerações (Tabela 10).

As diferenças significativas ($P \leq 0,01$) detectadas entre progênes e entre progênes com diferentes proporções alélicas confirmam a existência de variabilidade genética entre elas. Essa variabilidade observada na análise de variância pode ser detectada também nas estimativas de variância genética (σ_p^2), apresentadas na Tabela 12. Observou-se que todas as estimativas de σ_p^2 , na análise conjunta, foram altas e a maioria foi diferente de zero, já que os limites inferiores foram positivos. Somente a população com 75% da proporção alélica do genitor Carioca-MG apresentou valores negativos, indicando que a estimativa, provavelmente, é nula. As populações com 12,5%, 50% e 87,5% da proporção alélica do genitor Carioca-MG foram as de magnitudes mais elevadas.

Com relação às estimativas da variância genética entre progênie por geração verificou-se que os resultados não foram concordantes. Na geração $F_{2:3}$, a maior estimativa de $\sigma_{F_{2:3}}^2$ foi entre progênes com 50% dos alelos da Carioca-MG e o contrário ocorreu na geração $F_{2:4}$.

A interação ‘tratamentos x gerações’ foi significativa (Tabela 10) e, de modo geral, constataram-se altos valores para as variâncias dessa interação

(σ_{PG}^2). Analisando-se todas as progênies, observou-se que a estimativa de σ_{PG}^2 correspondeu a 56% a mais do valor da estimativa para σ_p^2 .

O fato comentado anteriormente, das estimativas de $\sigma_{P_{F_{2:3}}}^2$ e $\sigma_{P_{F_{2:4}}}^2$, é uma comprovação da importância da interação ‘progênies x gerações’. As estimativas de herdabilidade para a produtividade de grãos foram de magnitudes inferiores às do número de dias para o início do florescimento. Em alguns casos, o limite inferior da herdabilidade foi negativo, podendo a estimativa ser nula também. O que ocorreu com $\sigma_{P_{F_{2:3}}}^2$ e $\sigma_{P_{F_{2:4}}}^2$ com 50% dos alelos da Carioca-MG refletiu na herdabilidade, que foi superior na geração $F_{2:3}$ e atingiu menor valor na geração $F_{2:4}$.

TABELA 12. Estimativas dos parâmetros genéticos ‘variância genética entre progênies com diferentes proporções alélicas’ (σ_p^2), ‘variância da interação progênies x gerações’ (σ_{PG}^2) e ‘herdabilidade entre médias das progênies’ (h^2), obtidos na avaliação da produtividade de grãos (g/parcela), das progênies com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG, nas gerações F_{2,3} e F_{2,4}, safra da ‘seca’/2006 e ‘inverno’/2006, respectivamente.

	F_{2,3}	F_{2,4}	Conjunta
σ_p^2	1.631,35(1.366,86;1.981,24)	2.003,90(1.639,01;2.433,70)	661,34(554,11;803,18)
σ_{PG}^2			1.031,375
$\sigma_{P12,5\%}^2$	292,98(200,00 ; 470,33)	912,03(622,59 ; 1.464,13)	892,32(609,14;1432,49)
$\sigma_{PG12,5\%}^2$			62,23
$\sigma_{P25\%}^2$	1.499,31(1.023,49 ;2.406,92)	1.451,76(991,04 ; 2.330,59)	255,09(174,14;409,51)
$\sigma_{PG25\%}^2$			1.095,53
$\sigma_{P50\%}^2$	3.530,81(2.410,29 ;5.668,20)	552,86(377,40 ; 887,53)	800,82(546,68;1.285,61)
$\sigma_{PG50\%}^2$			1.116,10
$\sigma_{P75\%}^2$	400,32(273,27 ; 642,65)	1.095,61(747,91 ; 1.758,84)	-600,81(-964,52;-410,14)
$\sigma_{PG75\%}^2$			1.223,86
$\sigma_{P87,5\%}^2$	1.011,69(690,62 ; 1.624,12)	2.896,98(1.977,61 ; 4.650,67)	983,57(671,42;1.578,98)
$\sigma_{PG87,5\%}^2$			841,64

“...continua...”

“Tabela 12, cont.”

h^2 (%)	46,50 (29,19 ; 59,18)	55,36 (43,97 ; 64,71)	31,30(15,09;45,03)
$h_{12,5\%}^2$ (%)	13,50 (-34,95 ; 47,92)	36,08 (3,84 ; 60,86)	30,04(-4,36;56,92)
$h_{25\%}^2$ (%)	44,39 (14,07 ; 66,53)	47,33 (20,76 ; 67,74)	14,67(-27,28;47,46)
$h_{50\%}^2$ (%)	65,29 (46,35 ; 79,10)	26,00 (-12,08 ; 54,37)	34,90(2,89;59,91)
$h_{75\%}^2$ (%)	17,58 (-27,39 ; 50,38)	40,41 (10,36 ; 63,51)	-63,46(-143,82;-0,65)
$h_{87,5\%}^2$ (%)	35,02 (-0,43 ; 60,88)	64,20 (46,14 ; 78,07)	42,03(13,53;64,31)

¹ Limite inferior (LI) e limite superior (LS).

Uma estimativa importante a ser considerada é o ganho com a seleção (GS) para o caráter produtividade de grãos (g/parcela) (Tabela 13). Para tornar os resultados diretamente comparáveis, uma vez que as médias das populações com diferentes frequências alélicas são distintas, os ganhos percentuais foram estimados sempre em relação à média dos dois genitores. Constatou-se que, nas gerações F_{2:3} e F_{2:4}, as estimativas do ganho percentual foram de maior magnitude do que na média das duas gerações. Novamente, esses resultados são explicados em função da inflação das estimativas de $\sigma_{P_{F_{2:3}}}^2$ e $\sigma_{P_{F_{2:4}}}^2$, devido à interação ‘progênies x gerações’. Chama a atenção a alta estimativa do ganho percentual com a seleção entre as progênies da população com 50% da proporção alélica dos genitores, na geração F_{2:3}. O contrário ocorreu na geração F_{2:4}.

TABELA 13. Estimativas do ganho com a seleção (%), nas duas gerações, para o caráter produtividade de grãos (g/parcela) das populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG.

	F _{2:3}	F _{2:4}	Média duas gerações
GS (%)	18,87	17,08	5,87
GS_{12,5%} (%)	3,03	5,55	4,17
GS_{25%} (%)	11,81	7,25	2,09
GS_{50%} (%)	21,56	3,83	6,38
GS_{75%} (%)	4,13	6,64	-
GS_{87,5%} (%)	8,22	14,58	7,89

5 DISCUSSÃO

Os dois genitores são cultivares que pertencem a dois ‘pools’ gênicos diferentes, um andino, ‘BRS-Radiante’ e outro mesoamericano, ‘Carioca-MG’. Contudo, elas não sofrem incompatibilidade quando cruzadas, como ocorre na maioria das hibridações entre feijões desses dois centros de origem (Singh et al., 2002), condição essa essencial ao que se propôs realizar no presente trabalho.

As populações com diferentes frequências alélicas dos dois genitores foram obtidas por meio de retrocruzamentos. O questionamento que poderia ser feito é se 44 progênies representariam cada uma dessas populações. Uma inferência a esse respeito pode ser obtida por meio da segregação do caráter hábito de crescimento. Um dos genitores, a BRS-Radiante, possui hábito determinado e a Carioca-MG, indeterminado. Há relatos, na literatura, de que esse caráter é controlado por um gene (*fin*) cujo alelo dominante é responsável pelo fenótipo indeterminado (Bassett, 2004). Assim, por meio das segregações observadas nas diferentes populações, para esse caráter, pode-se avaliar se elas ocorreram de acordo com o esperado. Por exemplo, com a geração F₂ da população com 50% dos alelos de cada genitor são esperados $\frac{1}{4}$ de indivíduos *Fin fin*, $\frac{2}{4}$ *Fin fin* e $\frac{1}{4}$ *fin fin*. Com progênies F_{2,3}, então, espera-se que $\frac{1}{4}$ seja *Fin Fin* (hábito indeterminado), no exemplo 11 progênies, $\frac{2}{4}$ esteja segregando e $\frac{1}{4}$ seja *fin fin* (hábito determinado).

Pelos dados da Tabela 7 percebe-se que, exceto em um caso, o ajustamento não ocorreu como o esperado. Infere-se que as 44 progênies formam uma amostra representativa da população, pelo menos no que se refere a um gene. Na literatura, há relatos de números inferiores a esse sendo utilizado para representar uma população. Trabalhos de simulação mostraram que esse

número não precisa ser grande (Baker, 1984; Fouilloux e Bannerot, 1988). Já Ferreira et al., (2000) comentaram que esse número não deve ser inferior a 100, se a herdabilidade do caráter for inferior a 30%. Como serão vistos posteriormente, as estimativas de herdabilidade obtidas no presente trabalho foram superiores a esse valor na quase totalidade dos casos.

Para se ter inferência confiável, é necessário que os experimentos sejam conduzidos com boa precisão. Para a produtividade de grãos, na análise conjunta, o coeficiente de variação experimental foi inferior a 20%, valor esse que é normalmente obtido em experimentos conduzidos na região, envolvendo a avaliação de linhagens, em que as parcelas são maiores (Abreu et al., 2005). Portanto, a precisão experimental pode ser considerada boa.

Constatou-se, para os caracteres avaliados, nas duas gerações, que o efeito de ‘gerações’ foi significativo. No caso da produtividade de grãos, ele foi maior na geração $F_{2.4}$ do que na $F_{2.3}$. O efeito de gerações é confundido com o de safras, uma vez que a semeadura das gerações ocorreu em safras diferentes. Assim, é difícil separar o efeito genético do ambiental. Contudo, na ausência de dominância, a média das gerações era para permanecer constante. Na presença de dominância, a média deve reduzir com a endogamia e não aumentar como ocorreu. Assim, pode-se argumentar que a diferença na média das gerações $F_{2.3}$ e $F_{2.4}$ deve ser atribuída apenas ao efeito ambiental, inclusive porque há evidências de que a ocorrência de efeito aditivo predomine para a produtividade de grãos do feijoeiro (Moreto et al., 2006). Há vários relatos na região de que na semeadura de ‘inverno’, quando foram avaliadas as progênies $F_{2.4}$, a produtividade do feijoeiro, normalmente, é superior à obtida na semeadura da ‘seca’ (Sena, 2006; Oliveira et al., 2006).

Observação semelhante à da produtividade de grãos pode ser feita com relação ao número de dias para o início do florescimento. Na geração $F_{2.4}$, o número médio para o início do florescimento das progênies foi 7 dias acima do

que ocorreu na $F_{2:3}$. Nesse caso, o efeito também deve ser exclusivamente ambiental, pois, na semeadura do inverno, nos dois primeiros meses, julho e agosto, as temperaturas são baixas, especialmente durante a noite. Isso contribuiu para que ocorresse atraso no início do florescimento.

Para todos os caracteres, constataram-se diferenças entre as progênies. As estimativas da variância genética (σ_p^2) comprovam essa observação (Tabelas 6 e 12). Para produtividade de grãos (Tabela 12), verificou-se que a magnitude de σ_p^2 variou entre as populações. Contudo, quando se considera a análise conjunta, não se observou nenhuma tendência de alteração do valor de σ_p^2 em função das proporções alélicas.

Inferências a respeito das estimativas da variância genética entre as populações são difíceis. Isso porque a magnitude de σ_p^2 depende das frequências alélicas e também do tipo de interação alélica predominante. Falconer e Mackay (1996) mostram que, considerando um loco, a variância genética é máxima quando $p = q = 0,5$, na ausência de dominância. Já quando há dominância completa, por exemplo, σ_p^2 será máximo quando $p = 0,75$. No caso do feijoeiro, há indícios de que a interação alélica predominante é aditiva (Souza & Ramalho, 1995; Moreto et al., 2006). Assim, a população com 50% dos alelos deveria apresentar a maior estimativa de σ_p^2 , como ocorreu na geração $F_{2:3}$, mas não se repetiu em $F_{2:4}$.

A presença de dominância, contudo, não pode ser descartada e tem sido evidenciada em várias situações (Santos, 1984). As comparações são ainda dificultadas não só pela questão dos possíveis erros amostrais e experimentais, mas também pelo fato de as populações derivadas dos retrocruzamentos não estarem em equilíbrio como é esperado que ocorra, nos locos não ligados, na população contendo 50% dos alelos do genitor Carioca-MG. Em ocorrendo

desequilíbrio de ligação, a variância genética é inflacionada, como mostrado por Falconer & Mackay (1996).

Para os dois caracteres em que foi realizada a avaliação nas duas gerações, a interação progênies x gerações (safras) foi significativa. A existência de interação ‘progênies x ambientes’ (safras) na cultura do feijoeiro é freqüentemente relatada na literatura, especialmente para a produtividade de grãos (Ramalho et al., 1993). Chama a atenção o fato de que a estimativa da variância da interação ‘progênies x gerações’ (σ_{PG}^2), para a produtividade de grãos, foi 1,6 vez superior à estimativa de σ_p^2 . O mesmo observou-se, na maioria dos casos, quando se estimou a σ_{PG}^2 envolvendo as progênies de uma população com uma determinada frequência alélica.

As estimativas da herdabilidade (h^2) para a seleção na média das progênies também comprovam a existência de variação. Veja que, para a produtividade de grãos, a h^2 envolvendo todas as progênies foi de 31,3%. Na literatura, são comuns estimativas de h^2 entre progênies (Cunha, 2005; Raposo et al., 2000; Londero et al., 2006). Quando se considerou a estimativa de herdabilidade por geração, verificou-se que os valores foram ligeiramente superiores aos obtidos na média geral. Vale destacar a estimativa para a população com 50% dos alelos dos genitores, que apresentou o maior valor na geração F_{2.3} e o menor na F_{2.4}. Esse fato comprova a importância da interação ‘progênies x gerações’ inflacionando as estimativas da variância genética entre progênies em cada geração e, por conseguinte, aumentando a estimativa de h^2 , como já mencionado.

No caso do florescimento, as estimativas de herdabilidade (h^2) foram bem superiores à obtida para a produtividade de grãos (Tabela 6). Considerando a média de todas as progênies, a h^2 foi de 86,3%, com pequeno erro associado.

Na literatura, foram encontrados vários relatos de estimativa de herdabilidade do número de dias para o início do florescimento em feijoeiro que comprovam ter o caráter, normalmente, alta h^2 (Arriel et al., 1990; Nunes et al., 1999; Abreu et al., 2005; Silva et al., 2006). Também não se constatou nenhuma tendência nos valores de herdabilidade em função da alteração nas frequências alélicas das populações. A mesma observação feita com relação à σ_p^2 é válida para a herdabilidade, quando se comparam as populações com diferentes frequências alélicas.

É necessário salientar que as estimativas de h^2 obtidas são no sentido amplo, pois, na variância genética entre progênies, está contida não só a variância aditiva (σ_A^2) como também a variância de dominância (σ_D^2). Na população com 50% dos alelos da cultivar Carioca-MG, por exemplo, $\sigma_{P_{F_{2,3}}}^2$ contém $1\sigma_A^2 + \frac{1}{4}\sigma_D^2$. Já nas populações com 25% ou 75%, $\sigma_{P_{F_{2,4}}}^2$ contém $1\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2$. Nesse caso, além desses componentes, ainda há a covariância dos efeitos aditivos e de dominância (*ad*, em que para um loco, *a* é o desvio dos homozigotos em relação à média, efeito aditivo; *d* é o desvio dos heterozigotos em relação à média, efeito de dominância). Desse modo, apenas na ausência de dominância é que as h^2 seriam diretamente comparáveis, mesmo desconsiderando a questão do desequilíbrio de ligação já comentada.

O aspecto fundamental dessa pesquisa era o de verificar o efeito das frequências alélicas das populações na possibilidade de sucesso com a seleção. Esse é dependente da variabilidade genética disponível e da média populacional (Ramalho et al., 2001). A questão da variabilidade genética já foi comentada, isto é, de modo geral, sob a ótica da variabilidade genética liberada, não houve tendência de alteração na possibilidade de sucesso com a seleção, em função das frequências alélicas das populações. Dizendo de outro modo, os

retrocruzamentos, independentemente dos genitores utilizados, não proporcionaram alteração expressiva, em termos de variabilidade genética.

Contudo, no caso da média das populações, o efeito da frequência alélica ficou bem evidenciado. Considerando o florescimento, por exemplo, se o objetivo é obter linhagens mais precoces, a melhor estratégia é promover dois ou, pelo menos, um retrocruzamento com o genitor mais precoce, no caso, o ‘BRS-Radiante’, para ampliar a chance de sucesso com a seleção. Esse fato fica bem evidenciado por meio da Figura 2.

Com relação à produtividade de grãos, o resultado é bem particular. Na Tabela 11 pode constatar que, em ambas as gerações, a menor média foi obtida com a população contendo 50% dos alelos de ambos os genitores. Inclusive, a média das progênies dessa população foi sempre inferior à média dos pais, ou seja, ocorre heterose negativa. A existência de heterose negativa é explicada em função da ocorrência de combinações epistáticas (Lamkey & Edwards, 1999). Como já mencionado, os genitores são de conjuntos gênicos diferentes, o ‘BRS-Radiante’ é andino e o ‘Carioca-MG’, mesoamericano. Como as condições ambientais nessas duas regiões são bem distintas, durante o processo evolutivo, em cada região, as linhagens de feijão devem ter formado combinações de alelos favoráveis, nos diferentes locos envolvidos com a adaptação. Esses locos formaram blocos gênicos que permaneceram ao longo do tempo. Quando os feijões andinos e mesoamericanos são cruzados, essas combinações favoráveis são desfeitas e, normalmente, o desempenho e a adaptação das progênies são inferiores aos de ambos os genitores. Esse fato tem sido comprovado em algumas situações (Johnson & Gepts, 2002; Bruzi et al., 2004). A existência de epistasia no controle do caráter produtividade de grãos em populações do cruzamento da cultivar ‘BRS-Radiante’ x ‘Carioca-MG’, o mesmo utilizado neste trabalho, também já foi comprovada (Moreto et al., 2006). Essas constatações explicam porque o sucesso nas hibridações envolvendo feijões

andinos x mesoamericanos tem sido muito pequeno, embora os genitores, normalmente, sejam muito divergentes.

Quando os melhoristas desejam fazer alguma hibridação envolvendo um genitor não adaptado, a estratégia utilizada tem sido um ou mais retrocruzamentos no sentido da linhagem adaptada (Vello et al., 1984; Ininda et al., 1996; Montaña-Velasco, 1994). Assim procedendo, a média populacional aumenta e incrementa-se a chance de se obter linhagens com bom desempenho, associando algum fenótipo desejado do genitor não adaptado.

As estimativas do ganho com a seleção para o caráter produtividade de grãos em relação à média dos genitores apresentaram valores, de modo geral, de grande magnitude. A comparação dessas estimativas com as apresentadas na literatura não são muito válidas, devido às questões já comentadas e também pelo fato de que, nas populações empregadas, a intensidade de seleção aplicada e a precisão experimental na avaliação das progênies são diferentes. O que interessa, de fato, é comparar os ganhos esperados, considerando-se as diferentes proporções alélicas. As estimativas dos ganhos variaram entre populações, porém, não houve constância nas duas gerações, devido à interação das 'progênies x gerações', como já comentado. Tomando como referência a média das duas gerações, o ganho foi ligeiramente superior na população com 87,5% dos alelos da 'Carioca-MG'. Contudo, a estimativa para as progênies com 50% dos alelos também foi expressiva. Esse último resultado é particularmente importante se for considerado que a população com 50% dos alelos apresentou a menor média. Assim, a maior estimativa de herdabilidade, com 50% dos alelos, compensou a média inferior. Na literatura, não há muitas informações para comparar os ganhos de seleção com os realizados neste trabalho. Um dos relatos encontrados foi com a cultura da soja (Ininda et al., 1996), contudo, seus autores utilizaram um programa de seleção recorrente em que foram realizados três

ciclos de seleção. As estimativas dos ganhos foram de 2,8%, 3,1% e 2,0% para as populações com 25%, 50% e 75% do germoplasma exótico.

No Brasil, linhagens de feijões andinas e mesoamericanas já são cultivadas há longo tempo e, portanto, há algumas adaptadas, como as utilizadas no presente trabalho. Isso pode diferir, em princípio, do que tem sido observado para germoplasma exótico. Contudo, pelo que foi exposto anteriormente, a população com 50% dos alelos dos genitores pode não ser a melhor opção para se ter sucesso com a seleção, apesar da estimativa do ganho ter sido alta. A melhor estratégia seria também um ou mais retrocruzamentos com o genitor desejado. A linhagem a ser utilizada como recorrente irá depender dos objetivos do melhorista. Se, por exemplo, o desejo for ter linhagens com grãos grandes, a melhor opção é usar como recorrente o genitor andino; caso contrário, o mesoamericano. Singh et al. (2002) denominaram esse procedimento de ‘recurrent backcrossing’, isto é, retrocruzamento recorrente. Eles observaram também que plantas andinas foram de 40% a 60% menos produtivas que as mesoamericanas, fato que não ocorreu no presente trabalho.

Há de se ressaltar também que, quando o objetivo for obter um determinado tipo de grão, carioca, por exemplo, o fato de ser realizado o retrocruzamento no sentido do genitor desejado, por si só, não indica sucesso. Esse fato foi constatado neste trabalho, uma vez que, entre as progênies avaliadas, nenhuma delas apresentou tipo de grão carioca dentro do padrão aceitável comercialmente. Como os caracteres associados ao tipo de grãos são controlados por vários genes (Bassett, 2004), haverá necessidade de se manusear um maior número de indivíduos e ou de progênies, para se ter sucesso.

6 CONCLUSÕES

- Em termos de liberação de variabilidade, as populações contendo diferentes frequências alélicas dos genitores não mostraram nenhuma tendência de alteração consistente. De modo geral, todas apresentaram variância genética entre progênies para se obter sucesso com a seleção.
- As médias das populações diferiram com a frequência alélica dos genitores. Para a produtividade de grãos, a menor média ocorreu nas populações contendo 50% dos alelos de cada genitor. A decisão a respeito da melhor proporção alélica a ser obtida será definida em função do tipo de grão que se deseja. Se forem grãos grandes, a melhor estratégia é realizar um ou dois retrocruzamentos com o genitor andino, antes de iniciar a seleção.
- O número de dias para o início do florescimento apresentou maiores estimativas de herdabilidade e foi mais eficiente. Se o objetivo for a obtenção de linhagens mais precoces, deve-se proceder a um ou dois retrocruzamentos com o genitor andino para, posteriormente, obterem-se as progênies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; MARTINS, L. A. . Progresso do melhoramento genético do feijoeiro nas décadas de setenta e oitenta nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 1, p. 105-112, jan. 1994.
- ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; CARNEIRO, J. E. S.; PELOSO, M. J. D.; CHAGAS, J. M.; PEREIRA FILHO, I. A.; FARIA, L. C.; MELO, L. C.; GONÇALVES, F. M. A.; PAULA JUNIOR, T. J.; SANTOS, J. B. Valor de cultivo e uso para feijoeiro comum de grãos tipo carioca em Minas Gerais, no período de 2002 a 2004. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 8., 2005, Goiânia, GO. **Anais...** Goiânia, 2005. v. 1, p. 589-592.
- ANDERSON, N. O.; ASCHER, P. D.; HAGHIGHI, K. Congruity backcrossing as a means of creating genetic variability in self pollinated crops: seed morphology of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray hybrids. **Euphytica**, Wageningen, v. 87, n. 3, p. 211-224, 1996.
- ARANTES, L. O.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. . Controle genético da incompatibilidade do cruzamento entre linhagens andinas e mesoamericanas de *Phaseolus vulgaris* L. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UFLA, 19., 2006, Lavras. **Anais...** Lavras: Editora UFLA, 2006. p. 133-133.
- ARRIEL, E. F.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos. Análise dialélica do número de dias para o florescimento do feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 5, p. 759-763, maio 1990.
- BAKER, R. J. Quantitative genetic principles in plant breeding. In: GUSTAFSON, J. P. (Ed.). **Gene manipulation in plant improvement**. Columbia: University of Missouri, 1984. p. 147-176.
- BASSETT, M. J. List Of genes – *Phaseolus vulgaris* L. **Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 47, p. 1-24, 2004.
- BEAVER, J. S. A simple method for producing seed from hybrid dwarfs derived from crossed between Middle American and Andean gene pools. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 36 p. 28-29, 1993.

BOREM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de plantas**. 4. ed. Viçosa: Editora UFV, 2005. 525 p.

BRUZI, A. T.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. Performance of common bean families from crossing of Andean and Mesoamerican lines. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Michigan, v. 47, p. 299-300, 2004.

CHU, Y; OKA, H. The distribution and effects of genes causing f_1 weakness in *Oryza breviligulata* and *O. glaberrima*. **Genetics**, Baltimore, v. 70 n. 1, p. 163-173, Jan. 1972.

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

CUNHA, W. G. da; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Selection aiming at upright growth habit common bean with carioca type grains. **Crop Breeding And Applied Biotechnology**, Londrina, v. 5, n. 4, p. 379-386, Dec. 2005.

DEBOUCK, D. G. *Phaseolus* germoplasm exploration. In: GEPTS, P. G. (Ed.) **Genetic resources of *Phaseolus* beans: their maintenance, domestication, evolution, and utilization**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 3-29.

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

DUDLEY, J. W. Quantitative genetics and plant breeding. **Advances in Agronomy**, New York, v. 59, p. 1-20, 1997.

EVANS, A. M. Structure, variation, evolution, and classification in *Phaseolus*. In: SUMMERFIELD, R. J.; BUNTING, A. H. **Advances in legume science**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1980. p. 337-347.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction of quantitative genetics**. 4. ed. England: Longman, 1996. 463 p.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. Iowa: Macmillan, 1987. v. 1, 1987. 768 p.

FERREIRA, W. D.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; SOUZA, M. A. de. Family number in common bean selection. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 23, n. 2, p. 403-409, June 2000.

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

GEPTS, P. **Nutritional and evolutionary implications of phaseolin seed protein variability in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 1984. 209 p. Thesis (PhD.) - University of Wisconsin, Madison.

GEPTS, P. Phaseolin as an evolutionary marker. In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic resources of Phaseolus beans: their maintenance, domestication, evolution, and utilization**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 215-241.

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

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

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

GEPTS, P.; OSBORN, T. C.; RASHKA, K.; BLISS, F. A. Phaseolin-protein variability in wild forms of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 451-468, Oct./Dec. 1986.

HALEY, S. D.; MIKLAS, P. N.; AFANADOR, L.; KELLY, J. D. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) marker variability between and within gene pools of common bean. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 119, n. 1, p. 122-125, Jan. 1994.

HALLAUER, A. R.; SEARS, J. H. Integrating exotic germoplasm into Corn Belt maize breeding programs. **Crop Science**, Madison, v. 12, n. 2, p. 203-206, Mar./Apr. 1978.

HANNAH, M. A.; IQBAL, M. J.; SANDERS, F. E. The DL gene system in common bean: a possible mechanism for control of root–shoot partitioning. **New Phytologist**, Cambridge, v. 147, n. 3, p. 487-496, Sept. 2000.

HARLAN, J. R.; DE WET, J. M. J. Toward a rational classification of cultivated plants. **Taxon**, Utrecht, v. 20, p. 509-517, 1971.

ININDA, J.; FEHR, W. R.; CIANZIO, S. R.; SCHNEBLY, S. R. Genetic gain in soybean populations with different percentages of plant introduction parentage. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 6, p. 1470-1472, Nov./Dec. 1996.

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

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

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

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

LAMKEY, K. R.; EDWARDS, J. W. Quantitative genetics of hererosis. In: COORS, J. G.; PANDEY, S. **Genetics and exploration of heterosis in crops**. Madison: American Society of Agronomy, 1999. p. 31-48.

LONDERO, P. M. G.; RIBEIRO, N. D.; CARGNELUTTI FILHO, A.; RODRIGUES, J. de A.; ANTUNES, I. F. Herdabilidade dos teores de fibra alimentar e rendimento de grãos em populações de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 1, p. 51-58, jan. 2006.

MACIEL, F. L.; GERALD, L. T. S.; ECHEVERRIGARAY, S. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers variability among cultivars and landraces of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) of south-Brazil. **Euphytica**, Wageningen, v. 120, n. 2, p. 257-263, July 2001.

MATOS, J. W. de; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Trinta e dois anos do programa de melhoramento genético do feijoeiro comum em Minas Gerais. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, (no prelo).

MEJÍA-JIMÉNEZ, A.; MUÑOZ, C.; JACOBSEN, H. J.; ROCA, W. M.; SINGH, S. P. Interspecific hybridization between common and therapy beans: increases hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v. 88, n. 3/4, p. 324-331, June 1994.

MONTAÑO-VELASCO, J. C. **Análise genética de progênies F₃, de soja derivadas de cruzamentos em cadeia com ênfase na produção de óleo**. 1994. 115 p. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; NUNES, J. A. R.; ABREU, A. de F. B. Estimação dos componentes da variância fenotípica em feijoeiro utilizando o método-genealógico. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, (no prelo).

MSTAT-C. **A software program for the design, management and analysis of agronomic research experiments**. Michigan: Michigan State University, 1991. p. ir.

MUMBA, L. E.; GALWEY, N. W. Compatibility between wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes of the Mesoamerican and Andean gene pools: evidence from the inheritance of quantitative characters. **Euphytica**, Wageningen, v. 108, n. 2, p. 105-119, 1999.

MUMBA, L. E.; GALWEY, N. W. Compatibility of crosses between gene pools and evolutionary classes in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetic Resources and Crop Evolution**, Dordrecht, v. 45, n. 1, p. 69-80, Feb. 1998.

NASS, L. L.; MIRANDA FILHO, J. B.; SANTOS, M. X. dos. Uso de germoplasma exótico no melhoramento. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S. de; VALADARES-INGLIS, M. C. (Ed.). **Recursos genéticos e melhoramento - plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p. 102-121.

NUNES, G. H. S.; SANTOS, J. B. dos; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B. . Seleção de famílias de feijão adaptadas às condições de inverno do sul de Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 11, p. 2051-2058, nov. 1999.

OLIVEIRA, G. V.; CARNEIRO, P. C. S.; CARNEIRO, J. E. S.; CRUZ, C. D. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens de feijão comum em Minas Gerais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 2, p. 257-265, fev. 2006.

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

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. Desempenho de progenies precoces de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) em diferentes locais e épocas de plantio. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 40, n. 229, p. 272-280, maio/jun. 1993.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. B. F.; SANTOS, J. B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L. L.; VALOIS, A. C. C.; MELO, I. S. : INGLIS, M. C. V. (Org.). **Recursos genéticos & melhoramento de plantas**. Rondonópolis: Fundação M. T. 2001. v. 1, p. 201-230.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2. ed. Lavras: UFLA, 2005. 326 p.

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

RASMUSSEN, D. C.; PHILLIPS, R. L. Plant breeding progress and genetic diversity from *de novo* variation and elevated epistasis. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 2, p. 303-310, Mar./Apr. 1997.

SANTOS, P. S. J. dos; Abreu, A. de F. B.; RAMALHO, M. A. P. Seleção de linhas puras no feijão carioca. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 26, p. 1942-1948, 2002. Edição Especial.

SCHOENER, C. S.; FEHR, W. R. Utilization of plant introductions in soybean breeding populations. **Crop Science**, Madison, v. 19, p. 185-188, Mar./Apr. 1979.

SENA, M. R. **Melhoramento participativo na cultura do feijoeiro**. 2006, 57 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG

SHII, C. T.; TEMPLE, S. R.; MOK, D. W. S.; MOK, M. C. Expression of developmental abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L. interaction between temperature and allelic dosage. **The Journal of Heredity, New York**, v. 71, n. 4, p. 218-222, 1980.

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

SILVA, F. B. **Seleção recorrente fenotípica para florescimento precoce de feijoeiro tipo carioca**. 2006. 61 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG.

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

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

SINGH, S. P. Broadening the Genetic Base of common Bean Cultivars: A Review. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 6, p. 1659-1675, Nov./Dec. 2001.

SINGH, S. P.; TERÁN, H.; MUÑOZ, C. G.; OSORNO, J. M. Selection for seed yield in Andean intra-gene pool and Andean x Middle American inter-gene pool populations of common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 127, n. 3, p. 437-444, 2002.

SINGH, S. P. Use of exotic interracial and wide crosses for common bean cultivars development. **Annul Report of the Bean Improvement Cooperative**, Michigan State University, v. 47, p. 37-38, 2004

SMARTT, J. Morphological, physiological and biochemical changes in *Phaseolus* beans under domestication. In: GEPTS, P. (Ed.). **Genetic Resources of Phaseolus benas**: their maintenance, domestication, evolution, and utilization. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. p. 143-161.

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

- UREA, C. A.; SINGH, S. P. Comparison of recurrent and congruity backcrossing for interracial hybridization in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 81, n. 1, p. 21-26, Jan. 1995.
- VELLO, N. A.; FEHR, W. R.; BAHRENFUS, J. B. Genetic variability and Agronomic Performance of Soybean Populations Developed from Plant Introduction. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 3, p. 511-514, May/June 1984.
- VIEIRA, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. dos. Crossing incompatibility in some bean cultivars utilized in Brazil. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 12, n. 1, p. 169-171, Mar. 1989.
- VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, A. P.; CARNEIRO, J. E. de S. In: BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Ed. UFV, 2005. p. 301-391.
- VILARINHO, L. B. O. **Cultivares-ponte de feijoeiro, resistência à mancha angular e mapeamento de QTLs**. 2004. 81 p. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- WHITE, J. W.; MONTES, C.; MENDOZA, L. Y. Use of grafting to characterize and alleviate hybrid dwarfness in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 59, p. 19-25, 1992.
- ZEVEN, A. C. Seventh supplementary list of wheat varieties classified according to their genotype for hybrid necrosis and the geographical distribution of Ne-genes. **Euphytica**, Wageningen, v. 25, n. 2, p. 255-276, 1976.
- ZIMBACK, L. **Cruzamentos em cadeia entre genótipos adaptados e exóticos de soja com ênfase na produção de óleo**. 1992. 178 p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba.

ANEXOS

TABELA 1A. Resumo das análises de variância do número de dias para o início do florescimento, a partir da germinação obtidas na avaliação das progênes $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG.....63

TABELA 2A. Resumo das análises de variância da produção de grãos (g/parcela) obtidas na avaliação das progênes $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG.....64

TABELA 1A. Resumo das análises de variância do número de dias para o início do florescimento, a partir da germinação obtidas na avaliação das progêneses F_{2:3} e F_{2:4} com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG.

Fonte de variação	F _{2:3}			F _{2:4}		
	GL ¹	QM ²	F ³	GL ¹	QM ²	F ³
Tratamentos	224	19,60	22,19**	224	78,98	30,27**
Entre 12,5%⁴	43	8,82	9,98**	43	21,87	8,38**
Entre 25%	43	6,04	6,83**	43	7,64	2,93**
Entre 50%	43	20,55	23,25**	43	45,11	17,29**
Entre 75%	43	17,73	20,05**	43	67,97	26,05**
Entre 87,5%	43	6,28	7,10**	43	32,10	12,30**
Entre proporções alélicas	4	424,58	480,29**	4	2.412,78	3.699,17**
Progênes vs testemunhas	1	7,90	8,94**	1	134,2653	51,46**
Entre testemunhas	4	32,38	36,63**	4	98,6438	37,81**
Erro efetivo	196	0,884		406	2,61	
Média		27,32			34,44	
Coefficiente de variação(%)		3,45			4,69	

¹ Grau de liberdade; ² Quadrado médio; ³ Teste de F a 1% (**) e 5% (*) de probabilidade; ⁴ Entre progênes derivadas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG.

TABELA 2A. Resumo das análises de variância da produção de grãos (g/parcela) obtidas na avaliação das progênes F_{2:3} e F_{2:4} com diferentes frequências alélicas do genitor Carioca-MG.

Fonte de variação	F _{2:3}			F _{2:4}		
	GL ¹	QM ²	F ³	GL ¹	QM ²	F ³
Tratamentos	224	7.016,99	1,87**	224	10.858,50	2,24**
Entre 12,5%⁴	43	4.340,25	1,16 ^{n.s}	43	7.582,87	1,56*
Entre 25%	43	6.752,91	1,79**	43	9.202,07	1,90**
Entre 50%	43	10.815,92	2,88**	43	6.505,36	1,34 ^{n.s}
Entre 75%	43	4.554,93	1,21 ^{n.s}	43	8.133,60	1,68**
Entre 87,5%	43	5.777,68	1,54*	43	13.537,72	2,79**
Entre proporções alélicas	4	17.351,44	4,62**	4	113.231,17	23,36**
Progênes vs testemunhas	1	53.976,41	14,38**	1	22.822,92	4,71*
Entre testemunhas	4	15.512,86	4,13**	4	5.801,71	1,20 ^{n.s}
Erro efetivo	196	3.754,30		406	4.846,79	
Média		210,34			329,59	
Coefficiente de variação (%)		29,12			21,12	

¹ Grau de liberdade; ² Quadrado médio; ³ Teste de F a 1% (**) e 5% (*) de probabilidade; ⁴ Entre progênes derivadas de populações com diferentes proporções alélicas do genitor Carioca-MG;