



ELAINE APARECIDA DE SOUZA

CONTROLE GENÉTICO DE ALGUNS CARACTERES DO
FEIJOEIRO

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



ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS
LAVRAS - MINAS GERAIS

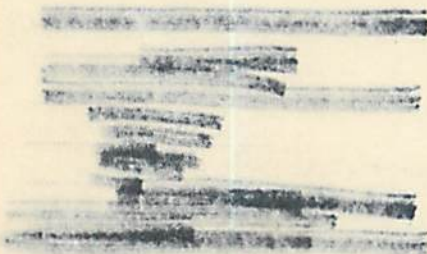
1993



PLANTAS APARECIDAS DE SOUZA

CONTROLE GENÉTICO DE ALGUNS CARACTERES DO

FELJOIRO



Este trabalho apresenta a análise genética de algumas
plantas como parte do curso de Pós-graduação em
Genética em andamento, sob a orientação do Dr.
Mário de Moraes e Silva, com o auxílio do Sr.
de "MISTRE".



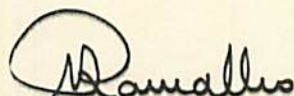
ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA DE LAVRAS

LAVRAS - MINAS GERAIS

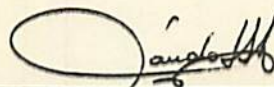
1983

**CONTROLE GENÉTICO DE ALGUNS CARACTERES
DO FEIJOEIRO**

APROVADA EM: 14 de julho de 1993



Prof. Magno Antônio Patto Ramalho
Orientador



Prof. Claudio Lopez Souza Júnior



Prof. João Bosco dos Santos

À Deus

Aos meus pais, Maria e Manoel

Às minhas irmãs Beth, Regina e Éllen

DEDICO

BIOGRAFIA DO AUTOR

Elaine Aparecida de Souza, filha de Manoel Jacinto de Souza e Maria Nazaré de Souza, nasceu em Lavras-MG, no dia 17 de fevereiro de 1968.

Concluiu o curso de Engenharia Agronômica na Escola Superior de Agricultura de Lavras-ESAL, em 1990.

Em 1991, iniciou o curso de Mestrado na Escola Superior de Agricultura de Lavras, na área de Genética e Melhoramento de Plantas, concluindo em julho de 1993.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por ter tão pouco a pedir a tanto a agradecer.

À Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL), pela oportunidade concedida.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos durante o curso.

Ao professor Magno Antônio Patto Ramalho, que durante esses anos de convivência soube conciliar em sua orientação, dedicação, capacidade, incentivo, confiança e amizade.

Ao professor João Bosco dos Santos, pela participação, importantes sugestões apresentadas, disponibilidade, amizade e ensinamentos transmitidos.

Ao professor Claudio Lopez Souza Júnior, pela participação e importantes sugestões apresentadas para melhoria deste trabalho.

Aos professores César Augusto Brasil Pereira Pinto e Lisete Chamma Davide pelos ensinamentos transmitidos,

disponibilidade e amizade demonstrados.

Ao colega de curso de pós-graduação, Daniel Ferreira Furtado, pela amizade e valiosas contribuições na elaboração de programas específicos indispensáveis à realização deste trabalho.

À Ângela de Fátima B. Abreu, pela amizade e sugestões na redação final deste trabalho.

Aos amigos do curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, Valéria, Maria Rosa, Elias, Daniel, Dehon, Bruno, Beny, Sérgio, Marcelo, Eduardo, Otoniel, Joaquim, Nair, Cláudio, Luciana, Leonardo, Paulo, José Sérgio, Farias, João Acácio, Vilma, Erick, Paulo, Oswaldo, Márcio e demais colegas, pelo convívio e amizade.

Aos amigos Deborah, Rafael e Edgar pela amizade e convívio.

Aos trabalhadores de campo, Biu, Leninha e outros que prestaram seu auxílio para o bom êxito da condução dos experimentos.

Aos funcionários da Biblioteca da ESAL, pelo atendimento e correção das referências bibliográficas.

À Gabriela pela amizade e serviços de digitação.

A todos que, de algum modo, contribuíram para que o objetivo desse trabalho fosse alcançado com êxito.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	1
2. REFERENCIAL TEÓRICO	4
2.1. Centros de domesticação do feijoeiro e suas impli- cações no melhoramento	4
2.2. Componentes da variância genética	10
2.3. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos em feijoeiro	15
3. SEÇÕES	21
3.1. SEÇÃO I - Estimativas dos componentes da variância genética e fenotípica de alguns caracte- res do feijoeiro	22
1. MATERIAL E MÉTODOS	23
1.1. Local	23
1.2. Cultivares	23
1.3. Obtenção de progênies	24
1.4. Avaliação das progênies	24

	Página
1.5. Análise dos dados	26
1.6. Estimativas de parâmetros genéticos	30
1.7. Componentes da variância genética	31
1.8. Estimativas da herdabilidade e ganho esperado com seleção	38
2. RESULTADOS	41
2.1. Avaliação das progênies	41
2.2. Estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos	49
3. DISCUSSÃO	58
4. CONCLUSÕES	71
5. RESUMO	73
6. SUMMARY	75
3.2. SEÇÃO II - Uso da cultivar Small White como ponte para a obtenção de linhagens com grãos grandes e genótipo $d_1d_1d_2d_2$	77
1. MATERIAL E MÉTODOS	78
2. RESULTADOS E DISCUSSÃO	79
3. CONCLUSÃO	82
4. RESUMO	83
5. SUMMARY	84
4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85
APÊNDICE	101

LISTA DE TABELAS

Tabela		Página
1	Esquemas das análises de variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios ao nível de indivíduo, utilizados para análise dos experimentos da geração F_3 , F_4 e F_5	28
2	Esquema da análise de variância conjunta utilizando a produção média das progênies ajustadas nas gerações F_3 , F_4 e F_5	30
3	Modo de se estimar os componentes da variância fenotípica nas gerações F_3 , F_4 e F_5 e respectivas covariâncias	31
4	Matriz dos coeficientes genéticos e ambientais ..	36
5	Resumo da análise de variância ao nível de indivíduo, na geração F_3 , do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS)	42

Tabela	Página
6 Resumo da análise de variância ao nível de indivíduos nas gerações F_4 e F_5 do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g	43
7 Resumo da análise de variância conjunta das gerações F_3 , F_4 e F_5 e das gerações duas a duas do peso dos grãos (g/planta)	48
8 Estimativas dos componentes da variância nas gerações F_3 , F_4 e F_5 e respectivas covariâncias do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso dos grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS)	51
9 Estimativas dos componentes da variância genética e ambiental, com os respectivos desvios-padrão, do número de vagens/planta, em relação aos quatro modelos testados	52
10 Estimativas dos componentes da variância genética e ambiental, com os respectivos desvios-padrão, do número de sementes/planta, em relação aos quatro modelos testados	52
11 Estimativas dos componentes da variância fenotípica, com os respectivos desvios-padrão, do peso de grãos/planta, em relação aos quatro modelos testados	53

Tabela	Página
12	Estimativas dos componentes da variância fenotípica, com os respectivos desvios-padrão, do peso de 100 sementes, em relação aos quatro modelos testados 54
13	Estimativas das herdabilidades e dos ganhos esperados e realizados com a seleção do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso dos grãos por planta (P) e peso de 100 sementes 56
14	Coeficientes de correlação genética (r_g) e fenotípica (r_f) entre os caracteres número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), produção de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS). Lavras (MG), 1991 57
15	Estimativas da eficiência da seleção (%) do peso de grãos por planta 69
16	Resultados dos cruzamentos entre as progênies 'Jalo x Small White' e a cultivar Carioca e Carioca MG e respectivos genótipos da descendência com relação à compatibilidade 81

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Modo de condução das progênies do cruzamento 'Jalo' x 'Small White'	25
2	Distribuição de freqüência do número de vagens por planta, para as progênies das gerações F_3 (A), F_4 (B) e F_5 (C). Lavras, 1991	44
3	Distribuição de freqüência do número de sementes por planta, para as progênies das gerações F_3 (A), F_4 (B) e F_5 (C). Lavras, 1991	45
4	Distribuição de freqüência do peso de grãos (g/planta), para as progênies das gerações F_3 (A), F_4 (B) e F_5 (C). Lavras, 1991	46
5	Distribuição de freqüência do peso de 100 sementes (g), para as progênies das gerações F_3 (A), F_4 (B) e F_5 (C). Lavras, 1991	47

1. INTRODUÇÃO

O melhoramento do feijoeiro visando o aumento de produtividade de grãos tem sido realizado, de um modo geral, sem o conhecimento prévio do controle genético da produção de grãos e de seus componentes primários. Este fato deve ter contribuído para uma menor eficiência do processo, isto porque o conhecimento do controle genético, sobretudo a quantidade e tipo da variabilidade genética disponível é que orienta os melhoristas na escolha do método e estratégias de condução das populações segregantes (RAMALHO & VENCOVSKY, 1978).

Há disponível na literatura algumas informações sobre o controle genético para alguns caracteres do feijoeiro obtido a partir de cruzamentos biparentais usando a geração F_2 e os retrocruzamentos (PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; MOTTO et alii, 1978; SARAFI, 1978; REIS et alii, 1981; ZIMMERMANN et alii, 1984 e SANTOS et alii, 1986), cruzamentos dialélicos (CHUNG & STEVENSON, 1973; TONGUTHAISRI, 1976; SANTOS, 1984; NIENHUIS & SINGH, 1988b; ARRIEL et alii, 1989 e VIZGARRA, 1991) e estudos envolvendo linhas puras (AGGARWAL & SINGH, 1973; RAMALHO et alii, 1979a,b e SCULLY et alii, 1991).

A utilização de populações segregantes visando estimar os componentes da variância genética tem sido pouco explorado no caso do feijoeiro. Além do mais, os trabalhos realizados a esse respeito partiram do pressuposto que não ocorreu seleção nem efeito de amostragem uma vez que considerou a frequência alélica dos locos segregantes como sendo 0,5. Contudo, nem sempre isso é verdadeiro. Quando a frequência alélica é diferente de 0,5 na presença de endogamia, além da variância genética aditiva e de dominância, há outros componentes de variância genética (SOUZA JÚNIOR, 1989) que afetam a eficiência da seleção, e não há informações sobre a sua magnitude e influência na cultura do feijoeiro.

Um outro aspecto a ser considerado no programa de melhoramento por hibridação no feijoeiro é a ocorrência de incompatibilidade em certos cruzamentos. Essa incompatibilidade se manifesta nas plantas F_1 oriundas normalmente da hibridação entre cultivares de grãos grandes x pequenos (SINGH & GUTIERREZ, 1984; GEPTS & BLISS, 1985; GUTIERREZ & SINGH, 1985 e VIEIRA et alii, 1989). Esse fenômeno, torna-se de grande importância para os melhoristas de feijão, pois limita o livre fluxo de alelos entre cultivares. Assim, por exemplo, a cultivar Jalo que apresenta alguns atributos favoráveis como adaptação a região do sul de Minas e tolerância a mancha angular, é incompatível no cruzamento com outras cultivares adaptadas de grãos menores como é o caso da Carioca. Para superar a incompatibilidade tem sido proposto a utilização de cultivares pontes, que possuam o genótipo de compatibilidade e que assim apresentam híbridos que são sempre

viáveis, permitindo que se selecione na descendência obtida, progênies com o fenótipo desejado e que sejam também compatíveis em qualquer cruzamento. A cultivar Small White possui essa constituição genética sendo assim compatível no cruzamento com a Jalo. A obtenção de material com grãos semelhantes a Jalo, porém que sejam compatíveis com qualquer cultivar de grãos pequenos, irá dar maior flexibilidade aos melhoristas quando da escolha dos pais para o programa de melhoramento por hibridação.

Diante do exposto foi realizado o presente trabalho envolvendo progênies segregantes do cruzamento Jalo e Small White visando a determinação do controle genético de alguns caracteres do feijoeiro e ao mesmo tempo identificar materiais com fenótipo semelhante ao da cultivar Jalo, porém que sejam compatíveis nos cruzamentos com qualquer material de grãos pequenos.

2. REFERENCIAL TEÓRICO

2.1. Centros de domesticação do feijoeiro e suas implicações no melhoramento

Phaseolus vulgaris é considerada uma espécie não cêntrica, ou seja, de origem múltipla e com centros de domesticação independentes (HARLAN, 1971 e 1975). Contudo, é consenso que o feijão cultivado e demais espécies do gênero *Phaseolus* originaram-se nas Américas, pois evidências morfológicas mostram que o feijão silvestre, ancestral do feijão comum, tem uma ampla distribuição, desde o oeste do México até o nordeste da Argentina, sendo que ao longo desta faixa observam-se diferenças morfológicas que possivelmente refletem a adaptação do feijoeiro silvestre às condições contrastantes do ambiente em que se encontra (DEBOUCK & TOHME, 1989).

De acordo com SINGH (1989), alguns autores hipotetizaram três áreas de domesticação para o feijoeiro comum, sendo que a primeira corresponde a América Central, onde predominam os tipos com sementes pequenas, a segunda ao sul dos Andes (Peru e Argentina) com feijões de sementes grandes e a terceira, de menor

importância, no norte dos Andes, envolvendo a Colômbia, também com sementes pequenas.

Estudos recentes utilizando marcadores bioquímicos, mostram que as cultivares de feijão domesticadas na América Central apresentam apenas a phaseolina do tipo 'S, enquanto que nas populações silvestres são observados 16 tipos eletroforéticos da phaseolina, mostrando que o processo de domesticação possivelmente reduziu a variabilidade genética. Já os feijões da América do Sul apresentam os tipos de phaseolina T, C, H e A indicando uma menor redução da diversidade dos tipos desta proteína do que na América Central. As cultivares de cada região apresentam o tipo de phaseolina que está presente nos feijões silvestres da respectiva região, o que evidencia a domesticação independente do feijoeiro comum, ao longo da faixa de distribuição do seu antecessor silvestre (GEPTS et alii, 1986). De acordo com PEREIRA (1990), a existência de um maior número de tipos de phaseolina nos materiais silvestres do que nos feijões cultivados é um indicativo de que somente parte da variabilidade genética presente nos feijões selvagens se mostra presente nos feijões cultivados.

Em contraste à redução da variabilidade dos tipos de phaseolina, houve aumento da variabilidade nas características morfológicas. Segundo GEPTS (1988), isto se deve ao fato de que durante o processo de domesticação houve seleção dos tipos morfológicos pelos antigos agricultores, levando a um aumento da variabilidade genética dos caracteres morfológicos.

O feijoeiro comum é cultivado em todos os continentes

(exceto Antártica) em mais de 12 milhões de ha (SINGH, 1989). Essa grande variação dos ambientes de cultivo do feijão, dos sistemas de cultivo e da preferência do consumidor para certos tipos de grãos, teve um importante papel na evolução e preservação da grande variabilidade existente dentro da espécie. Porém, a variabilidade, como já mencionado, não é distribuída aleatoriamente e certos padrões podem ser observados nas características morfológicas de acordo com o centro de domesticação. Conseqüentemente, o fluxo de alelos entre os grupos desses centros não ocorre livremente, sugerindo que o isolamento geográfico levou ao estabelecimento de 2 grupos gênicos divergentes, um da América Central e outro da América do Sul (SINGH, 1989).

Baseado no hábito de crescimento, nas características das sementes, das vagens e das folhas e nas regiões ecológicas de adaptação os germoplasmas de feijão dos centros de origem da América Central e América do Sul foram divididos em 6 raças e subdivididos em doze grupos gênicos. Os grupos de 1 a 4 foram constituídos por feijões de sementes pequenas da América Central, de hábitos de crescimento I, II, III e IV e pertencem a raça Mesoamérica. Os grupos 5 e 6, também da América Central incluem feijões de sementes médias a grandes e hábitos de crescimento III e IV, e são da raça Durango e Jalisco, respectivamente. Os materiais da América do Sul, de sementes grandes foram classificados nos grupos 7, 8, 9, 10, 11 e 12 com hábitos de crescimento I, II ou III e IV, e pertencem as raças Nova Granada, Chile e Peru (SINGH, 1989 e 1991).

Raças
Caracteres
Moleculares

Entre os feijões arbustivos de hábito II e III, os de sementes pequenas da América Central (conjuntos gênicos 2 e 3) produzem mais que os de sementes grandes de hábito determinado (conjunto gênico 7) e indeterminado II e III (conjuntos gênicos 8 e 9) da América do Sul (SINGH, 1989). BEAVER et alii (1985) também verificaram que os cultivares dos conjuntos gênicos 2 e 3 produzem mais e são mais estáveis que as do conjunto gênico 7.

NIENHUIS & SINGH (1988a) procuraram identificar linhagens com alta capacidade geral de combinação (CGC) para produção e seus componentes. Para isso, selecionaram 80 materiais, incluindo a maioria das cultivares comerciais da América Latina e também outros materiais portadores de alelos comercialmente desejáveis. Verificaram que 77,5% desses, entre eles cultivares altamente produtivos e muito plantados no Brasil, tais como Carioca e Rio Tibagi, tiveram CGC zero ou negativa para produção e seus componentes. Entre as 18 linhagens que tiveram CGC positiva para produção, estavam dezessete linhagens melhoradas, sendo que nove destas, resultaram de cruzamentos entre cultivares de sementes médias, pertencentes ao conjunto gênico 5 com cultivares de sementes pequenas com CGC zero ou negativa para produção. Como estes dois grupos de germoplasmas, de sementes pequenas e conjunto gênico de 1 a 4 e de sementes médias e conjunto gênico 5, têm uma origem evolucionária comum, uma vez que ambos exibem phaseolina S, NIENHUIS & SINGH (1988a), sugeriram que a origem comum de um lado, poderia explicar a ausência de incompatibilidade genética entre eles. Por outro lado, argumentaram também que a divergência

genética, refletida na morfologia contrastante entre os dois grupos, poderia explicar a boa complementariedade genética entre eles, o que contribuiu para uma alta CGC para produção.

O aproveitamento de uma maior divergência genética através do cruzamento entre cultivares de diferentes conjuntos gênicos tem encontrado uma limitação na incompatibilidade genética que é normalmente observada nos cruzamentos de cultivares de semente pequena dos grupos de genes 1, 2 e 3 com cultivares de semente média e grande dos grupos de genes 7, 8 e 9 (SINGH & GUTIERREZ, 1984; GEPTS & BLISS, 1985; GUTIERREZ & SINGH, 1985; VIEIRA et alii, 1989 e WHITE et alii, 1992).

Esse mecanismo de incompatibilidade foi relatado pela primeira vez por DAVIS & FRAZIER (1964), e seu controle genético foi intensamente investigado e discutido (COYNE, 1965; YORK & DICKSON, 1975; VAN RHEENEN, 1979; SHII et alii, 1980; SINGH & GUTIERREZ, 1984; VIEIRA et alii, 1989 e WHITE et alii, 1992).

De acordo com SINGH & GUTIERREZ (1984), dois genes DL_1 e DL_2 estão envolvidos no controle da incompatibilidade, com ações complementares, onde o genótipo $DL_1DL_1d_{l_2}d_{l_2}$ de um material com sementes pequenas é incompatível com o genótipo $d_{l_1}d_{l_1}DL_2DL_2$ de sementes grandes. Na geração F_1 do cruzamento, dois alelos dominantes estarão presentes nos dois locos DL_1 e DL_2 surgindo a incompatibilidade, que neste caso é devida ao genótipo $DL_1d_{l_1}DL_2d_{l_2}$. Para as cultivares que diferem em tamanho da semente e não mostram a incompatibilidade, seus genótipos são $d_{l_1}d_{l_1}d_{l_2}d_{l_2}$.

O alelo dominante do gene Dl_1 foi primeiramente encontrado

no germoplasma de origem Meso-americana, com sementes pequenas, enquanto que o alelo dominante do gene Dl_2 ocorre principalmente no germoplasma dos Andes, com sementes grandes (SINGH & GUTIERREZ, 1984; GEPTS & BLISS, 1985 e SINGH, 1989).

Foi constatado um efeito de dosagem nos locos Dl_1 e Dl_2 . Quando em heterozigose as plantas apresentam crescimento severamente reduzido. Por outro lado, se as plantas são homozigotas, isto é, $Dl_1Dl_1Dl_2Dl_2$ ocorre o nanismo, que é letal. Além desse efeito de dosagem alélica, esse caráter é influenciado pelo ambiente, e em temperaturas elevadas as anormalidades morfológicas ocorridas em cruzamentos incompatíveis são acentuadas (SHII et alii, 1980).

Procurando elucidar melhor a ação dos genes Dl_1 e Dl_2 , SHII et alii (1981) e WHITE et alii (1992) utilizaram a enxertia envolvendo plantas de diferentes constituições genéticas. Por esses trabalhos foi possível verificar que o gene Dl_1 atua no desenvolvimento das raízes, enquanto que o Dl_2 atua ao nível de brotação. Contudo, eles não explicaram como o produto desses dois genes se interagem.

Se em um programa de melhoramento, para atingir o objetivo desejado é necessário cruzar uma cultivar de grãos grandes com outra de grãos pequenos que são incompatíveis, uma alternativa que tem sido proposta é a utilização de cultivares pontes, ou seja, materiais que possuam o genótipo $d1_1d1_1d1_2d1_2$ (SINGH & GUTIERREZ, 1984). Esse material seria cruzado com o de grãos grandes e na descendência seria selecionada uma ou mais progênies com grãos gran-

des, semelhante a cultivar parental, evitando assim a incompatibilidade no cruzamento com qualquer outro material de grãos pequenos.

2.2. Componentes da variância genética

No estudo do controle genético de um caráter quantitativo pode se empregar médias e/ou variâncias. O emprego de médias tem algumas vantagens tais como: as médias das gerações utilizadas podem ser obtidas com mais precisão que as variâncias e o modelo genético pode ser estendido incluindo além de efeitos epistáticos, a ligação gênica (KORNEGAY, 1988). Contudo, o uso de médias pode apresentar algumas desvantagens tais como: ocorrência do cancelamento dos efeitos gênicos positivos e negativos; possíveis efeitos de borda quando as gerações têm diferentes níveis de vigor e não permite estimar a herdabilidade e o ganho genético (KORNEGAY, 1988).

Já o emprego da variância além de possibilitar estimar a herdabilidade e ganho genético com a seleção, apresenta a vantagem adicional de obter a verdadeira estimativa dos efeitos genéticos, pois mesmo que haja desvios de sinais opostos, estes não se cancelam pois são elevados ao quadrado. Contudo, o emprego de variância exige cuidados especiais, pois normalmente ela é associada a erros acentuados, exatamente pelo fato dos desvios serem ao quadrado.

Nesse contexto é necessário salientar inicialmente que a

variância genética de uma população segregante submetida a sucessivas autofecundações é fornecida por COCKERHAM (1983) e SOUZA JÚNIOR (1989), como sendo:

$$\sigma_G^2 = C_{ggg} = (1 + I_g) \sigma_A^2 + (1 - I_g) \sigma_D^2 + 4I_g D_1 + I_g D_2 + I_g(1 - I_g) \check{H}$$

onde:

C_{ggg} é um símbolo que representa a covariância em um sistema de sucessivas autofecundações, g é geração de endogamia, I_g é o coeficiente de endogamia na geração da descendência e em plantas autógamias sendo a população de referência a geração F_2 é obtido pela expressão:

$$I_g = 1 - \left(\frac{1}{2} \right)^{g-2}$$

σ_A^2 é a variância genética aditiva, ou seja, variância dos efeitos médios dos genes;

σ_D^2 é a variância genética de dominância;

D_1 é a covariância genética entre os efeitos médios (aditivos) dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos;

D_2 é a variância genética dos efeitos de dominância dos homozigotos;

\check{H} é a depressão por endogamia elevada ao quadrado.

Considerando um loco com dois alelos, sendo p e q as frequências desses alelos, α o desvio dos homozigotos em relação à média e δ o desvio dos heterozigotos em relação à mesma média, tem-se as seguintes expressões para os componentes da variância genética:

$$\sigma_A^2 = 2pq [\alpha + (q-p) \delta]^2$$

$$\sigma_D^2 = (2pq \delta)^2$$

$$D_1 = -2pq (1-2p) [a + (1-2p) \delta] \delta$$

$$D_2 = 4pq [(1-2p) \delta]^2$$

$$\check{H} = (2pq \delta)^2$$

Como se observa, nessa situação de um loco com dois alelos $H = \sigma_D^2$.

Os parâmetros D_1 , D_2 e H são funções de endogamia, isto é, são funções da probabilidade da existência de indivíduos endogâmicos na população. De todos os parâmetros, somente D_1 pode ser negativo, uma vez que é uma covariância.

Nas gerações segregantes oriundas do cruzamento entre duas linhagens completamente endogâmicas e na ausência de seleção, tem-se $p = q = 1/2$ e $D_1 = D_2 = 0$. Depreende-se assim que a variância genética total desconsiderando os efeitos epistáticos é fornecida por:

$$\sigma_G^2 = C_{ggg} = (1+I_g)\sigma_A^2 + (1-I_g^2)\sigma_D^2$$

Essa última expressão é a que tem sido mais comumente utilizada em espécies autógamas (BRIM, 1961; COCKERHAM, 1963 e RAMALHO & VENCOSKY, 1978) e é a partir dela que têm sido obtidas as estimativas dos componentes da variância genética em feijão (REIS et alii, 1981; SANTOS, 1984; ABREU, 1989; TAKEDA, 1990 e VIZGARRA, 1991).

É preciso salientar, contudo, que desconsiderar a ausência de seleção e/ou efeito de amostragem na condução de uma população segregante de plantas autógamas nem sempre é o procedimento mais acertado. Assim sendo, há necessidade de incluir os outros componentes da variância genética, D_1 , D_2 e \check{H} . Os

componentes D_1 , D_2 e \check{H} também fazem parte da variância genética na presença de endogamia em populações alógamas, e em populações de espécies intermediárias (SOUZA JÚNIOR, 1989 e CRISÓSTOMO, 1989). Infelizmente, na literatura não há relatos das estimativas desses parâmetros para o feijoeiro e mesmo para outras espécies as informações são insuficientes para que possam ser generalizadas e assim orientem os melhoristas.

A partir das variâncias fenotípicas e genética, duas outras estimativas auxiliam sobremaneira o trabalho do melhorista: a herdabilidade (h^2) e o ganho genético esperado com a seleção (GS). A herdabilidade mede a proporção da variância fenotípica que é devida a causas genética, ou seja, $h^2 = (\sigma_g^2/\sigma_f^2) 100$, sendo que o denominador da expressão é a variância fenotípica da unidade de seleção adotada e pode ser ao nível de indivíduo ou média de famílias; assim a h^2 pode ser estimada tanto do nível de indivíduo como a nível de média. O numerador da expressão refere-se a porção da variância genética explorada com a seleção e é função de covariância entre os indivíduos ou famílias de uma determinada geração e seus descendentes (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992).

A covariância entre indivíduos ou famílias da geração g e os seus descendentes na geração $g+i$ é fornecida por:

$$\begin{aligned} \text{COV}_{g,g+i} = C_{tgg'} &= (1+I_t)\sigma_A^2 + \left[\frac{(1-I_g)(1-I_{g'})}{1-I_t} \right] \sigma_D^2 + (I_g+I_{g'}+2I_t)D_1 + \\ & \left[I_t + \frac{(I_g-I_t)(I_{g'}-I_t)}{2(1-I_t)} \right] D_2 + \left[\frac{I_t(1-I_g)(1-I_{g'})}{1-I_t} \right] \check{H} \end{aligned}$$

onde:

I_t é o coeficiente de endogamia na geração de referência

I_g é o coeficiente de endogamia na geração da seleção (g)

$I_{g'}$ é o coeficiente de endogamia na geração g+i.

O ganho esperado com a seleção pode ser obtido por: $GS = ds h^2$, sendo que ds é o diferencial de seleção que depende da proporção de indivíduos selecionados. Assim, a menos que a homozigose tenha sido atingida, o componente de dominância (σ_D^2) estará presente na expressão do ganho. Quando o equilíbrio é conseguido, isto é, na geração ∞ , a expressão de h^2 para plantas autógamas será obtida por:

$$h^2 = \frac{COV_{g, \infty}}{\sigma_{Fg}^2} \times 100 = \frac{(1+I_t) \sigma_A^2 + (1+I_g+2I_t) D_1 + [(I_t+I_g)/2] D_2}{\sigma_{Fg}^2} \times 100$$

onde:

$COV_{g, \infty}$ é a covariância entre os indivíduos na geração da seleção g e os seus descendentes na geração ∞ .

σ_{Fg}^2 é a variância fenotípica da unidade de seleção na população original.

Considerando a frequência alélica diferente de 0,5, a $COV_{g, \infty}$ conterà σ_A^2 , D_1 e D_2 , como já salientado. Assim, atenção especial deve ser dada ao componente D_1 , pois quando este for negativo, o ganho genético esperado com a seleção poderá ser minimizado ou até mesmo negativo dependendo da sua magnitude (CRISÓSTOMO, 1989 e MORAIS, 1992).

2.3. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos em feijoeiro

Apesar da importância econômica do feijoeiro, as informações encontradas na literatura sobre as estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos ainda são poucas quando comparadas a outras culturas como a da soja e do milho (RAMALHO & VENCOSKY, 1978). Entretanto, já existem informações que possibilitam fazer inferência sobre a ação gênica predominante, as possibilidades de sucesso com a seleção e as correlações entre os caracteres.

Com relação a ação gênica para o caráter produção de grãos e seus componentes primários, nota-se que os resultados encontrados na literatura não são na sua totalidade coincidentes. Isso ocorre em função de alguns fatores, tais como: metodologia utilizada, cultivares envolvidas, manejo da cultura e interação genótipo por ambiente.

Várias metodologias têm sido empregadas na obtenção desses parâmetros. Entre elas as seguintes:

a) Avaliação de linhas puras. Este procedimento consiste em avaliar linhagens de uma ou mais populações em experimentos com repetições e permite estimar, entre outros parâmetros, a variância genética, que nesse caso é toda aditiva e a herdabilidade. No caso do feijoeiro, este método tem sido empregado em algumas oportunidades (AGGARWAL & SINGH, 1973; RAMALHO et alii, 1979a, 1979b; PEREIRA FILHO et alii, 1987 e SCULLY et alii, 1991).

b) Uso de genitores, gerações F_1 , F_2 , retrocruzamentos e/ou outras populações segregantes. O uso dessas populações possibilita as estimativas de componentes de médias e/ou variâncias e tem sido utilizada na cultura do feijoeiro (PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; MOTO et alii, 1978; SARAFI, 1978; REIS et alii, 1981; ZIMMERMANN et alii, 1984; SANTOS et alii, 1986; MESQUITA, 1989; ABREU, 1989 e TAKEDA, 1990).

c) Os cruzamentos dialélicos também têm sido empregados com uma certa freqüência na cultura do feijoeiro (CHUNG & STEVENSON, 1973; TONGUTHAISRI, 1976; SANTOS, 1984; NIENHUIS & SINGH, 1988a; RAMALHO et alii, 1988; ARRIEL et alii, 1990 e VIZGARRA, 1991). Eles envolvem o intercruzamento de n materiais, que possibilitam a obtenção de $n(n-1)/2$ híbridos simples e $n(n-1)/2$ recíprocos dos híbridos simples. Existem vários métodos para análise dos cruzamentos dialélicos conforme o tipo de informação que se deseja obter (RAMALHO et alii, 1993). Deve ser enfatizado que os cruzamentos dialélicos só se prestam para a estimativa da variância se o modelo for aleatório.

Como já mencionado, a interação genótipo por ambiente pode ser uma das causas das discrepâncias das estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos relatadas na literatura. Existem evidências de que a variância aditiva é o principal componente da variância genética, quando o plantio é feito na densidade normal da cultura, onde a competição entre plantas é maior (HAMBLIN & EVANS, 1976; HAMBLIN & MORTON, 1977; QUIÑONES, 1969; SANTOS, 1984; ABREU, 1989 e TAKEDA, 1990). No entanto, em

plantios com menores densidades onde a competição entre plantas é menos acentuada tem sido observada a predominância do efeito de dominância no controle da produção de grãos (ALBUQUERQUE & VIEIRA, 1974; CHUNG & STEVENSON, 1973; FOOLAD & BASSIRI, 1983; HAMBLIN & MORTON, 1977 e SARAFI et alii, 1978). Portanto, como afirmam HAMBLIN & ROSIELE (1978), é improvável que interpretações genéticas em pequenas densidades possam ser significativas em grandes densidades.

É preciso salientar nesse último aspecto, que em trabalho conduzido no Estado de Minas Gerais, SANTOS (1984) utilizando um dialelo envolvendo plantas F_2 verificou que a variância genética aditiva foi predominante no controle da produção de grãos em Lavras, enquanto que em Patos de Minas houve tendência à presença de dominância. Ele explicou essa discrepância como sendo devida a diferença na competição entre plantas observadas nos dois locais.

A predominância da ação gênica aditiva no controle da produção de grãos foi também verificada em outras oportunidades (DICKSON, 1967; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; VOYSEST, 1972; NIENHUIS & SINGH, 1988b; RAMALHO et alii, 1988; ABREU, 1989; TAKEDA, 1990 e VIZGARRA, 1991). No entanto, CHUNG & STEVENSON (1973) usando plantas F_1 e FOOLAD & BASSARI (1983) usando plantas F_1 e F_2 , constataram que o efeito de dominância foi o principal componente genético.

Para o peso de 100 sementes a ação aditiva é preponderante (DICKSON, 1967; COYNE, 1968; VOYSEST, 1972; TONGUTHAISRI, 1976; MOTTO et alii, 1978; REIS et alii, 1981; FOOLAD

& BASSIRI, 1983 e SANTOS, 1984), apesar de alguns relatos terem indicado participação pronunciada da dominância (CHUNG & STEVENSON, 1973; SARAFI, 1978).

O componente genético aditivo foi considerado o mais importante para o número de vagens por plantas por DICKSON (1967), VOYSEST (1972), HAMBLIN & MORTON (1977), SARAFI (1978) e SANTOS (1984) e a ação de dominância sobressaiu segundo COYNE (1968), CHUNG & STEVENSON (1973), TONGUTHAISRI (1976) e FOOLAD & BASSIRI (1983).

O controle genético do número de sementes por vagem de acordo com DICKSON (1967), HAMBLIN & MORTON (1977) e SANTOS (1984) é liderada pela ação gênica aditiva, mas TONGUTHAISRI (1976) e FOOLAD & BASSIRI (1983) constataram ação de dominância. No entanto, SARAFI (1978), verificou que os dois tipos de ações gênicas são igualmente importantes no controle genético deste componente da produção.

Na literatura são apresentadas algumas estimativas da herdabilidade para produção de grãos e seus componentes primários (COYNE, 1968; AGGARWAL & SINGH, 1973; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; TONGUTHASRI, 1976; DAVIS & EVANS, 1977; MOTTO et alii, 1978; SARAFI, 1978; RAMALHO et alii, 1979; REIS et alii, 1981; POLIGNANO, 1983; SANTOS et alii, 1984; SANTOS et alii, 1986; ZIMMERMANN et alii, 1984; NIENHUIS & SINGH, 1988b; ABREU, 1989; TAKEDA, 1990; SCULLY et alii, 1991; SINGH et alii, 1990 e VIZGARRA, 1991). Verifica-se aqui também que há uma ampla variação entre elas. Uma das causas para essa variação é a influência dos fatores

ambientais, além das diferenças de variabilidade entre os materiais utilizados e do método empregado para obtenção da estimativa.

Foi constatado também, de um modo geral, tendência das estimativas de herdabilidade relatadas para os componentes primários da produção serem variáveis entre eles e maiores do que para a produtividade, sugerindo serem esses caracteres menos influenciados pelo ambiente.

Outro parâmetro importante é, a correlação entre caracteres, pois em geral o objetivo é melhorar cultivares para um conjunto de caracteres simultaneamente (VENCOVSKY, 1987), além de auxiliar o melhorista na escolha do procedimento mais eficiente para a condução de um programa de melhoramento (CAMACHO et alii, 1964 e RAMALHO et alii, 1979a).

As estimativas da correlação entre caracteres do feijoeiro nem sempre são concordantes. Contudo, as correlações genéticas e fenotípicas, entre a produção de grãos e o número de vagens por planta têm sido positivas e quase sempre elevadas (PINCHINAT & ADAMS, 1966; DENYS, 1967; COYNE, 1968; DUARTE & ADAMS, 1972; AGGARWAL & SINGH, 1973; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; WESTERMANN & CROTHERS, 1977; RAMALHO et alii, 1979a e 1979b; SANTOS, 1984; ZIMMERMANN et alii, 1984; SANTOS et alii, 1986; NIENHUIS & SINGH, 1988b; FERNANDES et alii, 1989 e VIZGARRA, 1991).

As correlações entre a produção de grãos e o número de sementes por vagens e com o peso das sementes embora variem, são quase sempre positivas (CAMACHO et alii, 1964; PINCHINAT & ADAMS, 1966; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; DAVIS & EVANS, 1977; RAMALHO et

alii, 1979a,b; SANTOS, 1984; ZIMMERMANN et alii, 1984; SANTOS et alii, 1986; NIENHUIS & SINGH, 1986; NIENHUIS & SINGH, 1988b; FERNANDES et alii, 1989 e VIZGARRA, 1991).

Deve ser salientado que a alta correlação genética entre a produtividade e os componentes primários da produção, os quais possuem normalmente maior herdabilidade, constituem condições favoráveis à maior eficiência da seleção indireta, isto é, seleção de componentes primários para resposta na produção de grãos (FALCONER, 1981). Contudo, no caso do feijoeiro, os resultados disponíveis têm mostrado que a seleção direta para a produtividade de grãos tem sido mais vantajosa que a indireta usando esses componentes primários da produção (SCULLY et alii, 1991).

Esse fato provavelmente ocorre porque é freqüente o relato de correlações negativas entre os componentes primários. Segundo ADAMS (1967) correlações negativas entre os componentes da produção são comuns para a maioria das culturas, particularmente, sob condições de estresse ambiental, as quais podem ou não permitir a expressão genética máxima de cada componente. Quando a competição entre plantas é intensa, devido a ocorrência de fatores limitantes, torna-se também intensa a competição entre as diferentes partes da planta por nutrientes e metabólitos, principalmente durante a fase de formação das estruturas reprodutivas, o que conduz a uma variação compensatória entre os componentes primários da produção de grãos.

3. SEÇÕES

3.1. SEÇÃO I

ESTIMATIVAS DOS COMPONENTES DA VARIÂNCIA GENÉTICA E FENOTÍPICA
DE ALGUNS CARACTERES DO FEIJOEIRO

1. MATERIAL E MÉTODOS

1.1. Local

Os experimentos foram conduzidos na área experimental do Departamento de Biologia da Escola Superior de Agricultura de Lavras (ESAL) em Lavras-MG. Lavras está localizada na Região Sul do Estado de Minas Gerais, a 910 metros de altitude, 21°14'S de latitude e 45°00'W de longitude.

1.2. Cultivares

Os materiais utilizados na obtenção da população segregante foram as cultivares Jalo e Small White. A cultivar Jalo apresenta hábito de crescimento tipo III, porte semitrepador, sementes amarelas, grandes (40 g/100 sementes) e ciclo de 85-90 dias.

A cultivar Small White é de hábito de crescimento tipo III, possui porte semitrepador, sementes brancas, pequenas (15 g/100 sementes) e ciclo de 95 dias.

1.3. Obtenção das progênies

A geração F_1 foi obtida a partir do cruzamento entre Jalo e Small White durante o ano de 1988, utilizando metodologia semelhante a apresentada por VIEIRA (1967) onde é realizada a emasculação das flores com pinça de ponta fina. As sementes F_1 foram semeadas em fevereiro de 1989 para obtenção das sementes F_2 . Essas sementes foram semeadas em julho do mesmo ano visando obter as plantas F_2 . Por ocasião da colheita essas foram colhidas individualmente e fez-se a seleção para tipo de grão sendo obtidas 93 progênies F_3 . Parte das sementes foi armazenada e parte foi avançada para obtenção das sementes F_4 . O processo se repetiu até obtenção das progênies F_5 . A população segregante foi conduzida em bulk dentro de famílias derivadas de plantas F_2 (Figura 1).

1.4. Avaliação das progênies

As gerações F_3 , F_4 e F_5 foram avaliadas simultaneamente na semeadura da seca do ano de 1991.

No caso das progênies F_3 , foi conduzido um experimento à parte, no delineamento látice simples 10 x 10. Neste caso, além das 93 progênies foram incluídos os pais e mais cinco testemunhas. A parcela foi constituída por uma linha de 1 m colocando-se 10 sementes por metro linear:

As progênies F_4 e F_5 foram avaliadas em um mesmo experimento utilizando um látice triplo 14 x 14, juntamente com os pais e oito testemunhas. Neste caso, a parcela foi composta por uma linha de 2 m, espaçadas de 0,5 m, colocando-se 15 sementes por metro linear.

Como adubação utilizou-se o equivalente a 400 kg/ha da fórmula 4-14-8 na semeadura e 150 kg de sulfato de amônio em cobertura, 20 dias após a semeadura. Foram feitas irrigações e realizados os demais tratamentos culturais normais à cultura do feijoeiro.

Por ocasião da colheita foram aleatoriamente colhidas cinco plantas de cada parcela. De cada planta determinou-se o número de vagens e de sementes, o peso dos grãos e o peso de 100 sementes.

1.5. Análise dos dados

estatística

Os dados relativos à produção de grãos por planta, número de vagens e de sementes por planta e peso de 100 sementes foram submetidos a uma análise de variância (Tabela 1) segundo o seguinte modelo matemático, considerando como fixo apenas a média:

$$Y_{ijkl} = m + p_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk} + d_{ijkl}$$

Y_{ijkl} : observação no indivíduo l do tratamento i , no bloco k , na repetição j

m : média geral

- P_i : efeito do tratamento i , sendo que para o experimento da geração F_3 $i = 1, 2, \dots, 100$ e no caso da geração F_4 e F_5 , $i = 1, 2, \dots, 196$
- r_j : efeito da repetição j , sendo $j = 1, 2$ no caso da geração F_3 e $j = 1, 2, 3$ para as gerações F_4 e F_5
- $b_{k(j)}$: efeito do bloco k dentro da repetição j
- e_{ijk} : variância do erro associada à observação Y_{ijkl}
- $d_{(ijkl)}$: efeito do indivíduo l do tratamento i , na repetição j no bloco k .

A análise de variância para todas as características foi feita a partir de média de parcelas. Como ocorreram algumas falhas o número de plantas por parcela não foi constante, assim, para transformação ao nível de indivíduo, os QM foram multiplicados pela média harmônica desse número.

A estimativa da variância fenotípica dentro de parcelas no experimento da geração F_3 foi calculada a partir da média ponderada da variância dentro de parcelas envolvendo as progênies, pais e testemunhas. De modo análogo foi estimada a $\sigma_{d4,5}^2$ para o experimento de avaliação de F_4 e F_5 .

Considerou-se a variância fenotípica dentro das parcelas contendo os pais, que são linhas puras, como uma estimativa da variância ambiental dentro (σ_w^2). A σ_w^2 foi estimada a partir das parcelas dos pais nos dois experimentos.

TABELA 1 - Esquemas das análises de variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios ao nível de indivíduo, utilizados para análise dos experimentos da geração F_3 , F_4 e F_5 .

FV	QM	E(QM)
	Geração F_3	
Blocos	-	-
Progênes F_3	Q_1	$\sigma_{dg}^2 + n\sigma_{eg}^2 + nr\sigma_{Gg}^2$
Erro efetivo	Q_2	$\sigma_{dg}^2 + n\sigma_{eg}^2$
Geração F_4, F_5		
Blocos		
Tratamentos		
Progênes F_4	Q_3	$\sigma_{dg}^2 + n\sigma_{eg}^2 + nr\sigma_{Gg}^2$
Progênes F_5	Q_4	$\sigma_{dg}^2 + n\sigma_{eg}^2 + nr\sigma_{Gg}^2$
Erro efetivo	Q_5	$\sigma_{dg}^2 + n\sigma_{eg}^2$

onde:

σ_{dg}^2 : variância fenotípica entre plantas dentro de parcelas da geração g , $g = 3, 4$ e 5 , isto é, gerações F_3, F_4 e F_5

σ_{eg}^2 : variância ambiental entre plantas na geração g

σ_{Gg}^2 : variância genética entre as progênes na geração g

n : número de plantas por parcela

r : número de repetições.

As variâncias fenotípicas entre plantas dentro de parcelas das progêneses F_3 , F_4 e F_5 (σ_{dg}^2), foram calculadas a partir da média da variância dentro das respectivas progêneses para cada experimento.

Posteriormente, foi feita a análise de variância conjunta das progêneses F_3 , F_4 e F_5 para produção de grãos (Tabela 2). Esta análise foi realizada usando-se as médias ajustadas das progêneses em cada geração e como erro a média dos erros efetivos das análises dos látices individuais (Tabela 1).

O modelo matemático, considerando aleatório o efeito de progêneses e fixo o efeito de gerações, foi o seguinte:

$$Y_{ijs} = m + p_i + g_s + b_{j(s)} + (pg)_{is} + e_{(ijs)}$$

onde:

Y_{ijs} : produção da progênie i na geração k

m : média geral

p_i : efeito da progênie i , $i = 1, 2, \dots, 93$

g_s : efeito da geração s , $s = 1, 2$ e 3

$b_{j(s)}$: efeito da repetição j dentro da geração s

$(pg)_{is}$: efeito da interação da progênie i com a geração s

$e_{(ijs)}$: efeito do erro experimental médio.

TABELA 2 - Esquema da análise de variância conjunta utilizando a produção média das progênes ajustadas nas gerações F_3 , F_4 e F_5

FV	QM	E(QM)
Progênes (G)	Q_6	$\sigma_{e/r}^2 + s\sigma_G^2$
Gerações (E)	Q_7	-
G x E	Q_8	$\sigma_{e/r}^2 + \sigma_{GE}^2$
Erro efetivo médio	Q_9	$\sigma_{e/r}^2$

onde:

σ_e^2 : variância ambiental

σ_G^2 : variância genética entre progênes, independente da geração

σ_{GE}^2 : variância da interação progênes x gerações

s. número de gerações

r: número de repetições.

1.6. Estimativas de parâmetros genéticos

Para a obtenção das esperanças dos quadrados médios utilizou-se o procedimento sugerido por VIANNA & SILVA (1978). A partir dessas esperanças obtiveram-se as estimativas dos componentes da variância (Tabela 3). Já as covariâncias foram obtidas a partir do desempenho médio das progênes nas gerações respectivas.

TABELA 3 - Modo de se estimar os componentes da variância fenotípica nas gerações F_3 , F_4 e F_5 e respectivas covariâncias.

Componente	Expressão
$\sigma_{F_3}^2$: variância fenotípica entre média de progênies na geração F_3	Q_1/nr
$\sigma_{F_4}^2$: variância fenotípica entre média de progênies na geração F_4	Q_3/nr
$\sigma_{F_5}^2$: variância fenotípica entre média de progênies na geração F_5	Q_4/nr
$\sigma_{d_3}^2$: variância fenotípica entre plantas dentro de parcelas das progênies F_3	-
$\sigma_{d_4}^2$: variância fenotípica entre plantas dentro de parcelas das progênies F_4	-
$\sigma_{d_5}^2$: variância fenotípica entre plantas dentro de parcelas das progênies F_5	-
$COV_{3,4}$: covariância genética entre média das progênies nas gerações F_3 e F_4	-
$COV_{3,5}$: covariância genética entre média das progênies nas gerações F_3 e F_5	-
$COV_{4,5}$: covariância genética entre média das progênies nas gerações F_4 e F_5	-
σ_e^2 : variância ambiental entre parcelas	$[3(Q_2 - \sigma_{d_3}^2) + 2(Q_5 - \sigma_{d_{4,5}}^2)]/5$
σ_v^2 : variância ambiental dentro de parcelas	-

1.7. Componentes da variância genética

Como no presente trabalho considerou-se que a população segregante provavelmente possua uma frequência alélica diferente de 0,5, devida à seleção realizada para tipo de grãos efetuada em F_2 , a variância genética foi decomposta em função da covariância

genética entre parentes utilizando o procedimento apresentado por SOUZA JÚNIOR (1989).

De acordo com essa metodologia a covariância entre parentes em uma geração qualquer de endogamia, em um esquema de autofecundações sucessivas relacionando os indivíduos das gerações g e g' descendentes de um ancestral comum t , é:

$$(1) \text{COV}_{g,g+1} = C_{tgg'} = (1+I_t)\sigma_A^2 + \left[\frac{(1-I_g)(1-I_{g'})}{1-I_t} \right] \sigma_D^2 + (I_g+I_{g'}+2I_t)D_1 + \left[I_t + \frac{(I_g-I_t)(I_{g'}-I_t)}{2(1-I_t)} \right] D_2 + \left[\frac{I_t(1-I_g)(1-I_{g'})}{1-I_t} \right] \check{H}$$

onde:

I_t : é o coeficiente de endogamia na geração de referência, segundo o método de condução das populações segregantes utilizado (Figura 1), $I_t = I_2 = 0$ e corresponde ao coeficiente de endogamia na geração F_2 , população de referência.

I_g : é o coeficiente de endogamia na geração da seleção (F_g)

$I_{g'}$: é o coeficiente de endogamia na geração F_{g+1}

Assim sendo, os componentes da variância genética total em uma geração F_g qualquer, é obtido pela expressão:

$$(2) C_{ggg} = (1 + I_g) \sigma_A^2 + (1 - I_g) \sigma_D^2 + 4I_g D_1 + I_g D_2 + I_g(1 - I_g) \check{H}$$

onde:

$$I_g = 1 - \left(\frac{1}{2} \right)^{g-2}$$

Os componentes da variância genética entre progênies F_g de plantas F_2 são obtidos por:

$$(3) \quad C_{2gg} = (1 + I_2) \sigma_A^2 + \frac{(1 - I_2)^2}{1 - I_2} \sigma_D^2 + 2(I_2 + I_2) D_1 + \\ \left[I_2 + \frac{(I_2 - I_2)^2}{2(1 - I_2)} \right] D_2 + \frac{I_2(1 - I_2)^2}{1 - I_2} \check{H}$$

Subtraindo-se 2 de 3, obtêm-se os componentes da variância genética dentro das progênies F_3 de plantas F_2 .

Utilizando essas expressões determinaram-se os coeficientes dos componentes genéticos, ou seja:

$\sigma_{G_3}^2$: variância genética entre progênies F_3 derivadas de plantas F_2

Assim,

$$\sigma_{G_3}^2 = C_{233} \quad (3)$$

$$C_{233} = (1 + I_2) \sigma_A^2 + \left[\frac{(1 - I_3)^2}{1 - I_2} \right] \sigma_D^2 + 2(I_3 + I_2) D_1 + \\ \left[I_2 + \frac{(I_3 - I_2)^2}{2(1 - I_2)} \right] D_2 + \left[\frac{I_2(1 - I_3)^2}{1 - I_2} \right] \check{H}$$

Como já foi dito, I_2 é o coeficiente de endogamia da geração de referência, que no caso é a F_2 , portanto, $I_2 = 0$.

$$I_3 = 1 - \left(\frac{1}{2} \right)^{3-2} = \frac{1}{2}$$

logo,

$$\sigma_{G_3}^2 = \sigma_A^2 + (1/4) \sigma_D^2 + D_1 + (1/8) D_2;$$

$\sigma_{dG_3}^2$: variância genética dentro das progênies F_3 derivadas de plantas F_2

Os coeficientes dos componentes genéticos para as demais covariâncias entre parentes, $\sigma^2_{G_1}$, $\sigma^2_{G_2}$, $\sigma^2_{G_3}$, $\sigma^2_{dg_1}$, $\sigma^2_{dg_2}$, $\sigma^2_{dg_3}$ e $COV_{1,5}$ foram determinados de modo análogo.

logo

$$COV_{3,4} = \sigma^2_A + (1/8) \sigma^2_D + (5/4) D_1 + (3/16) D_2$$

$$I_1 = 1 - \left(\frac{1}{2} \right)^{4-2} = \frac{4}{3}$$

$$C_{234} = (1 + I_2) \sigma^2_A + \left[\frac{I_2(1 - I_3)(1 - I_4)}{(1 - I_3)(1 - I_4)} \right] D_2 + \left[\frac{I_2(1 - I_2)}{(1 - I_2)} \right] H_1$$

Assim, $COV_{3,4} = C_{234}$

$COV_{3,4} : F_2$ covariância entre progenitores F_3 e F_4 derivadas de plantas H_1

$$\sigma^2_{dg_3} : (1/2) \sigma^2_A + (1/4) \sigma^2_D + D_1 + (3/8) D_2 + (1/4) H_1$$

logo,

$$C_{333} = (1 + I_2) \sigma^2_A + (1 - I_3) \sigma^2_D + 4I_3 D_1 + I_3 D_2 + I_3(1 - I_3) H_1$$

$$C_{333} = (3/2) \sigma^2_A + (1/2) \sigma^2_D + 2 D_1 + (1/2) D_2 + (1/4) H_1$$

$$\sigma^2_{dg_3} = C_{333} - C_{233}$$

Como foram utilizadas as estimativas da variância fenotípica média de cada geração, obtidas a partir das esperanças dos quadrados médios, os coeficientes para os componentes genéticos e ambientais foram determinados como se segue:

$$\sigma_{F_3}^2 = \frac{\sigma_{dF_3}^2 + n\sigma_e^2 + nr\sigma_{G_3}^2}{nr},$$

$$\sigma_{F_3}^2 = \frac{\sigma_{dG_3}^2 + \sigma_w^2}{nr} + \frac{\sigma_e^2}{r} + \sigma_{G_3}^2$$

Assim,

$$\sigma_{dG_3}^2 = \frac{(1/2) \sigma_A^2 + (1/4) \sigma_D^2 + D_1 + (3/8) D_2 + (1/4) \check{H}}{4,686 \times 2},$$

sendo $n = 4,686$ e $r = 2$,

$$\sigma_{G_3}^2 = \sigma_A^2 + (1/4) \sigma_D^2 + D_1 + (1/8) D_2,$$

logo,

$$\sigma_{F_3}^2 = 1,0533 \sigma_A^2 + 0,2767 \sigma_D^2 + 1,1087 D_1 + 0,165 D_2 + 0,0267 \check{H} + 0,5 \sigma_e^2 + 0,1067 \sigma_w^2$$

De modo semelhante foram calculados os coeficientes para os componentes da $\sigma_{F_4}^2$, $\sigma_{F_5}^2$, $\sigma_{d_3}^2$, $\sigma_{d_4}^2$, $\sigma_{d_5}^2$.

Os coeficientes dos componentes genéticos e fenotípicos para todas as estimativas utilizadas encontram-se na Tabela 4. O coeficiente associado a $\sigma^2_0^*$ é a soma dos coeficientes de σ^2_0 e \check{H} , pois nessa situação em que cada loco tem dois alelos, pois envolve o cruzamento de duas linhagens, $\sigma^2_0 = \check{H}$.

TABELA 4 - Matriz dos coeficientes genéticos e ambientais.

	σ^2_A	$\sigma^2_D^*$	D_1	D_2	σ^2_e	σ^2_w
σ^2_w	0	0	0	0	0	1
$\sigma^2_{F_3}$	1,0533	0,3034	1,1067	0,165	0,5	0,1067
$\sigma^2_{F_4}$	1,0506	0,0879	1,6013	0,3129	0,3333	0,0675
$\sigma^2_{F_5}$	1,0591	0,0304	1,8683	0,4161	0,3333	0,0675
$\sigma^2_{d_3}$	0,5	0,5	1	0,375	0	1
$\sigma^2_{d_4}$	0,75	0,375	1,5	0,4688	0	1
$\sigma^2_{d_5}$	0,875	0,2188	1,75	0,4922	0	1
$COV_{3,4}$	1	0,125	1,25	0,1875	0	0
$COV_{3,5}$	1	0,0625	1,375	0,2187	0	0
$COV_{4,5}$	1	0,0312	1,625	0,3281	0	0
σ^2_e	0	0	0	0	4,932	1

$$* \sigma^2_0 = \sigma^2_0 + \check{H}$$

As estimativas dos seis parâmetros foram obtidas a partir das 11 equações (Tabela 4) empregando-se o método dos quadrados

mínimos ponderados, utilizando procedimento semelhante ao apresentado por MORAIS (1992), através das equações normais:

$$\beta = (X'W^{-1}X)^{-1} X'W^{-1}Y, \text{ em que}$$

β : vetor de parâmetros, ou seja,

$$\beta = \begin{bmatrix} \sigma^2_A \\ \sigma^2_D \\ D_1 \\ D_2 \\ \sigma^2_e \\ \sigma^2_w \end{bmatrix}$$

X' : matriz de coeficientes conhecidos. Da tabela 4, tem-se.

$$X = \begin{bmatrix} 0 & 0 & . & . & . & 1 \\ 1,0533 & 0,3034 & . & . & . & 0,1067 \\ . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . \\ 0 & 0 & . & . & . & 1 \end{bmatrix}$$

Y vetor de variâncias observadas (Tabela 3), assim,

$$Y = \begin{bmatrix} \sigma^2_w \\ \sigma^2_{F3} \\ . \\ . \\ . \\ \sigma^2_e \end{bmatrix}$$

W : matriz diagonal de ponderação ou de pesos, onde os elementos da diagonal da matriz W foram compostos pela variância das variâncias e covariâncias observadas estimadas pela fórmula de MODE

& ROBINSON (1959), em que: $\sigma^2 (\sigma^2) = 2 (\sigma^2)^2 / (GL + 2)$ e $\sigma^2 (COV_{g,g}) = COV_{g,g}^2 + (\sigma_{g_1}^2 \times \sigma_{g_2}^2) / (GL + 2)$ sendo que GL se refere aos graus de liberdade associados às variâncias e covariâncias. Dessa forma tem-se a matriz W.

$$W = \begin{bmatrix} 2(\sigma_{g_1}^2)^2 / (gl_1 + 2) & 0 & . & . & . & 0 \\ 0 & 2(\sigma_{F_3}^2)^2 / (gl_1 + 2) & . & . & . & 0 \\ . & . & . & . & . & . \\ . & . & . & . & . & . \\ 0 & . & . & [COV_{4,5}^2 + (\sigma_{F_4}^2 \times \sigma_{F_5}^2)] / (gl_5 + 2) & . & 0 \\ 0 & 0 & . & . & . & 2(\sigma_{g_6}^2)^2 / (gl_6 + 2) \end{bmatrix}$$

De acordo com HAYMAN (1960) e MATHER & JINKS (1982), utilizou-se o processo iterativo, calculando-se, inicialmente os pesos, a partir dos valores de variância e covariâncias observadas (Tabela 3). Com as estimativas de β , obtiveram-se novos pesos, a partir da variância das variâncias e covariâncias estimadas, e o processo foi repetido até que a iteração deixasse de melhorar o ajuste do vetor Y estimado em relação ao observado, o que era detectado pela estabilização do coeficiente de determinação (R^2).

1.8. Estimativas de herdabilidade e ganho esperado com seleção

A herdabilidade (h^2) para todos os caracteres estudados

foi estimada utilizando a seguinte expressão:

$$h^2 = \frac{COV_{g, g'}}{\sigma_{\bar{F}_g}^2}$$

onde:

$COV_{g, g'}$: covariância entre progênies nas gerações g e g'
 $g = 3, 4$ e $g' = 4$ e 5

$\sigma_{\bar{F}_g}^2$: variância fenotípica média.

O numerador da expressão foi obtido de duas maneiras. Primeiro a partir do desempenho médio das progênies nas gerações envolvidas e segundo, utilizando as estimativas dos componentes genéticos obtidos.

Como foram avaliadas as gerações F_3 , F_4 e F_5 , foi possível verificar o ganho realizado em F_4 com a seleção das 10 melhores progênies em F_3 e o ganho realizado em F_5 com a seleção das 10 melhores progênies em F_3 e F_4 . Desse modo tem-se a expressão do ganho realizado (GRS%):

$$GRS (\%) = \frac{M_{sgg'} - M_{og'}}{M_{og'}} \times 100$$

onde:

$M_{sgg'}$: média da geração g' das 10 melhores progênies selecionadas na geração g ; $g = 3$ e 4

$M_{og'}$: média geral observada das progênies na geração g' ; $g' = 4$ e 5 .

Estimou-se também o ganho esperado com a seleção realizada na geração g e resposta quando a homozigose for completa

(F_g) pela expressão:

$$GS (\%) = \left[\left(i \frac{C_{2g}}{\sqrt{\sigma_{Fg}^2}} \right) / M_{0g} \right] \times 100 = \left\{ \left[i \frac{\sigma_A^2 + (1+I_g) D_1 + (I_g/2) D_2}{\sqrt{\sigma_{Fg}^2}} \right] / M_{0g} \right\} \times 100$$

onde:

i : intensidade de seleção de 10%.

A herdabilidade realizada (h^2_r) foi obtida pela expressão descrita por FEHR (1987):

$$h^2_r = \frac{GRS (\%)}{ds (\%)} \times 100$$

onde:

$ds (\%)$: diferencial de seleção em porcentagem

$$\left[\left(M_{S_g} - M_{O_g} \right) / M_{O_g} \right] ; \quad g = 3 \text{ e } 4$$

Estimaram-se, também, as correlações genética entre as gerações F_3 , F_4 e F_5 para a produção de grãos e as correlações genética e fenotípica entre os caracteres estudados, segundo o procedimento apresentado por RAMALHO et alii (1993).

A eficiência da seleção para o peso de grãos foi calculada utilizando a expressão proposta por HAMBLIM & ZIMMERMANN (1986):

$$ES = \frac{A - C}{B - C} \times 100$$

onde:

A: número de progênies comuns às duas gerações de seleção

B: número de progênies selecionadas

C: número esperado de progênies em comum nas duas gerações, unicamente devido ao acaso, que é igual a 10% de B.

2. RESULTADOS

2.1. Avaliação das progênies

Os resumos das análises de variância ao nível de indivíduo das gerações F_3 , F_4 e F_5 do número de vagens por planta, número de sementes por planta, peso de grãos (g/planta) e peso de 100 sementes (g) são apresentados nas Tabelas 5 e 6.

Observa-se que a precisão dos experimentos avaliada pelo coeficiente de variação (CV%), e suas estimativas variaram de 9% para o peso de 100 sementes na geração F_3 a 31,2% para o peso dos grãos na mesma geração. Nas mesmas condições o CV das avaliações das gerações F_4 e F_5 variou de 9,4% para o peso de 100 sementes a 29,7% para o número de sementes por planta. Verifica-se também que as estimativas da eficiência dos látices foram inferiores a 10% para todos os caracteres, mesmo naqueles casos em que o CV foi elevado.

O teste F foi altamente significativo ($P \leq 0,01$) para o efeito de progênies nos dois experimentos, mostrando que foi detectada variação genética entre as progênies em todas as gerações. Este fato é confirmado quando se observa a ampla variação na distribuição de freqüência das médias das progênies em todos os caracteres avaliados nas diferentes gerações (Figuras 2, 3, 4 e 5). Na geração F_3 a produtividade média variou de 4,2 a 37,5 g/planta com uma média de 10,0 g/planta. Já o intervalo de variação da produtividade média de grãos foi de 2,4 a 11,9 g/planta com uma média de 6,2 g/planta para a geração F_4 e de 3,3 a 9,9 g/planta com uma média de 5,7 g/planta para a geração F_5 (Figura 3).

TABELA 5 - Resumo da análise de variância ao nível de indivíduo, na geração F_3 , do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS).

FV	GL	QM			
		NV	NS	P	PCS
Repetição	1	420,52*	8128,08*	511,26**	179,79**
Progênies F_3	92	203,31**	3900,28**	171,74**	107,63**
Erro efetivo	81	64,98	1221,52	48,75	15,07
Média F_3 (g/planta)		13,61	51,22	10,05	20,09
CV (%)		26,7	30,3	31,2	9,00
Eficiência do látice		103,75	103,21	100,49	100,00

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

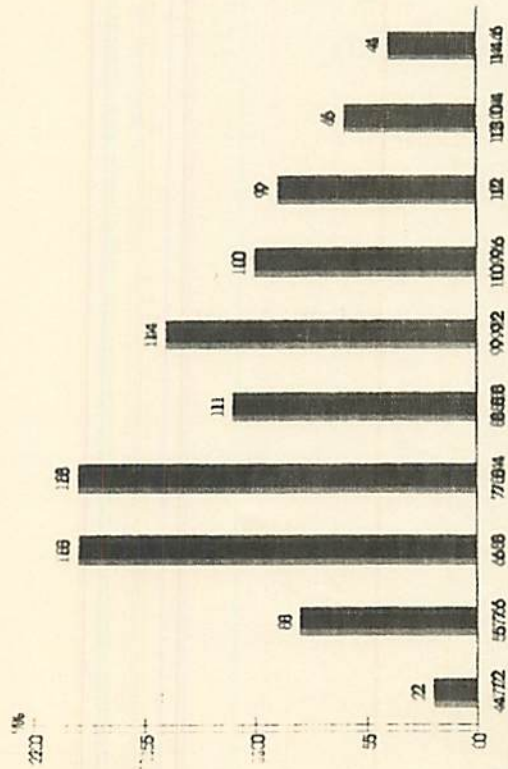
TABELA 6 - Resumo da análise de variância ao nível de indivíduos nas gerações F_4 e F_5 do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g.

FV	GL	QM			
		NV	NS	P	PCS
Repetição	2	51,86	9,16	8,38	76,16*
Progênes	185	68,96**	1315,58**	41,00**	133,54**
Progênes F_4	92	84,23**	1705,92**	54,61**	136,79**
Progênes F_5	92	53,95**	930,417**	27,53**	131,52**
F_4 vs F_5	1	45,67	840,20	28,60	20,74
Erro efetivo	351	25,25	441,725	15,69	17,32
Média F_4 (g/planta)		9,10	32,44	6,22	20,2
Média F_5 (g/planta)		8,44	29,80	5,73	19,94
CV (%)		25,6	29,7	29,3	9,4
Eficiência do látice		103,01	107,91	106,8	102,34

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



((B))



((C))

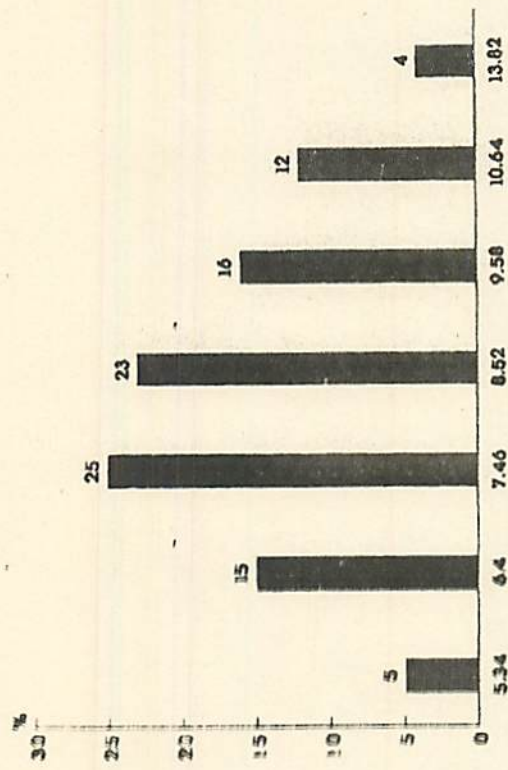


FIGURA 2 - Distribuição de frequência do número de vagens por planta, para as progênies das gerações F3 ((A)), F4 ((B)) e F5 ((C)). Lavras, 1991.

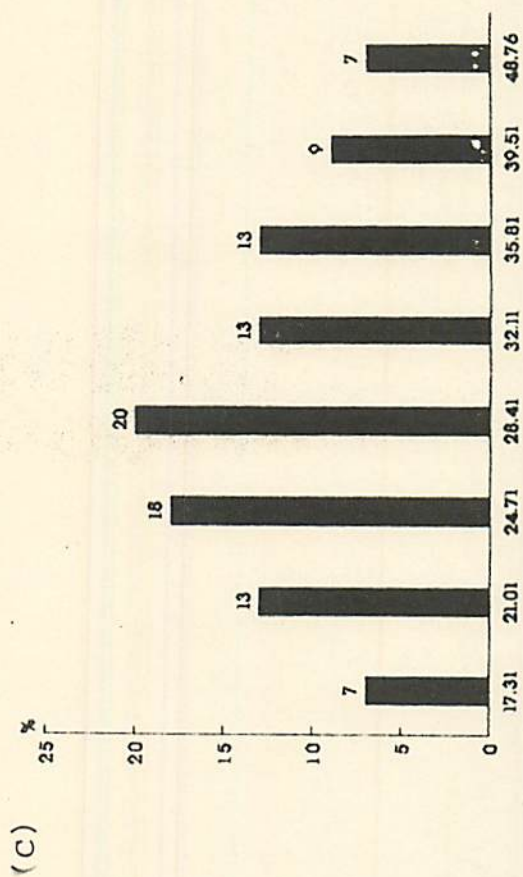
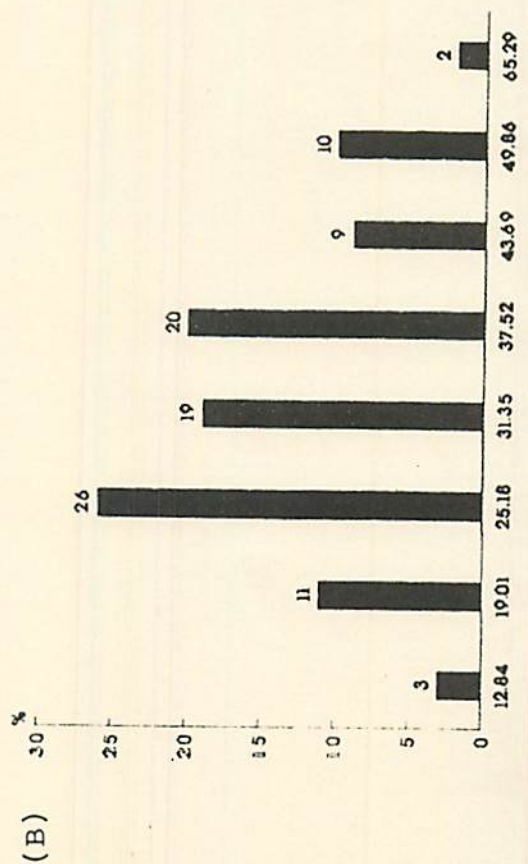
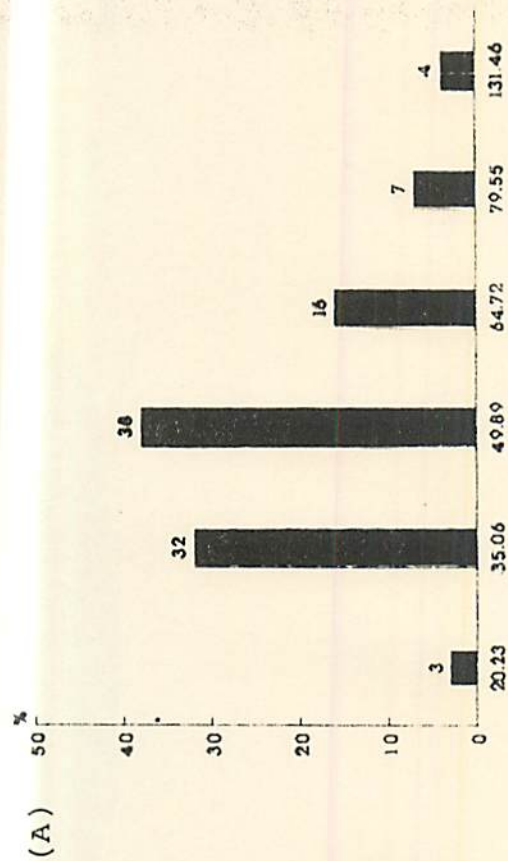


FIGURA 3 - Distribuição de frequência do número de sementes por planta, para as progênes das gerações F3 (A), F4 (B) e F5 (C). Lavras, 1991.

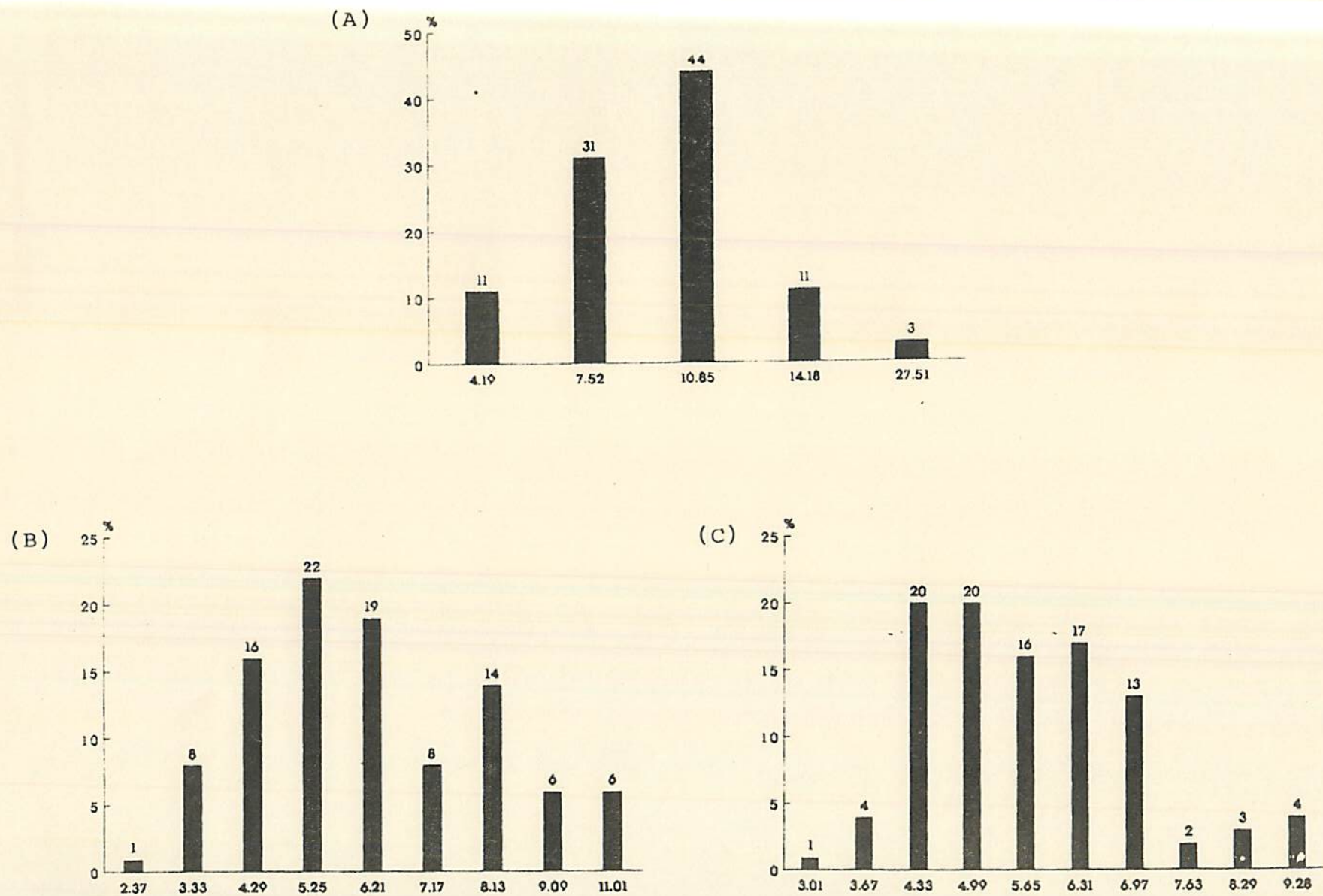


FIGURA 4 - Distribuição de frequência do peso de grãos (g/planta), para as progênes das gerações F₃ (A), F₄ (B) e F₅ (C). Lavras, 1991.

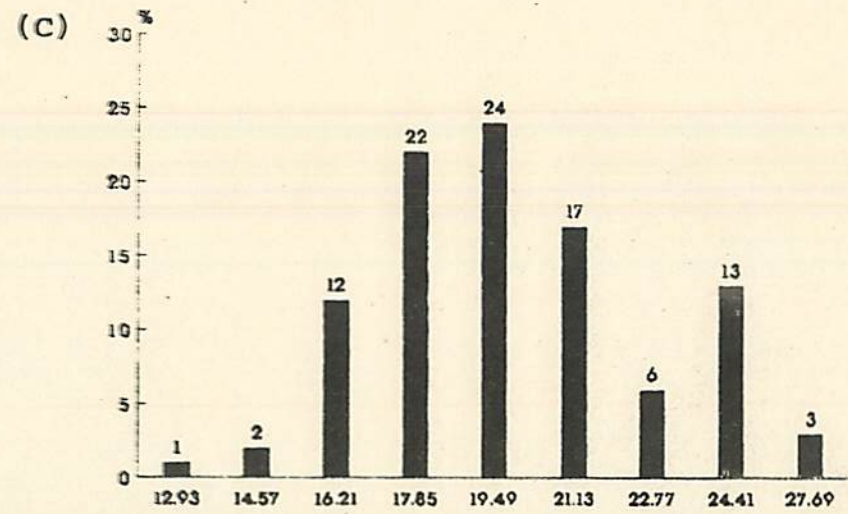
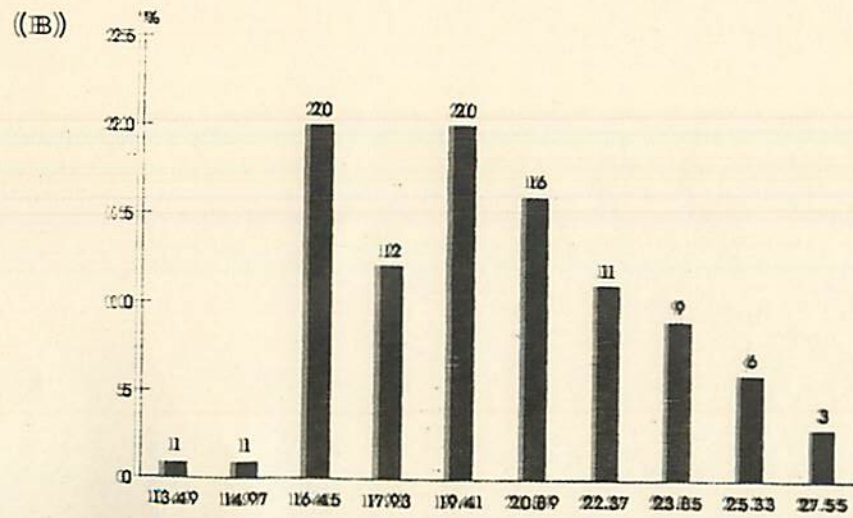
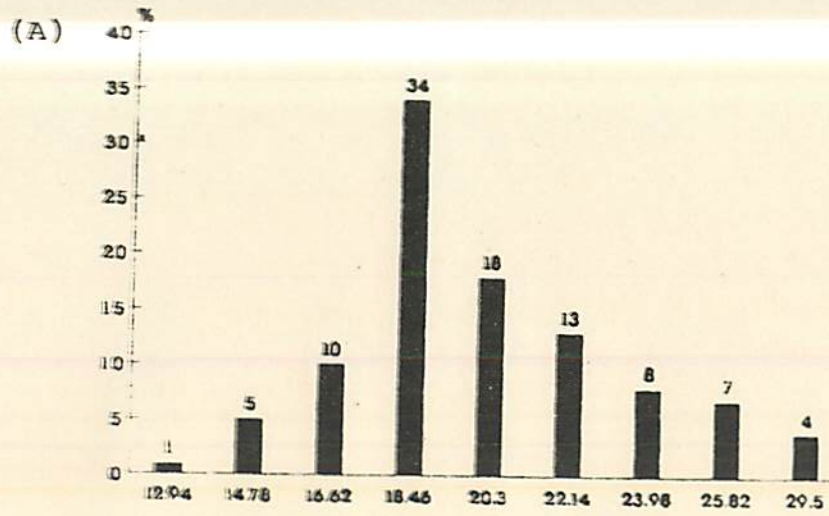


FIGURA 5 - Distribuição de frequência do peso de 100 sementes (g), para as progênes das gerações F₃ (A), F₄ (B) e F₅ (C). Lavras, 1991.

TABELA 7 - Resumo da análise de variância conjunta das gerações F_3 , F_4 e F_5 , e das gerações duas a duas do peso de grãos (g/planta)

FV	GL	QM		
Gerações (E)	2	520,45**		
Progênie (G)	92	10,05**		
G x E	184	6,91**		
Erro médio	432	1,84		
Média (g/planta)		7,33		
CV (%)		18,50		

FV	GL	QM		
		F_3 e F_4	F_3 e F_5	F_4 e F_5
Gerações (E)	1	681,91**	868,20**	11,23**
Progênie (G)	92	12,77**	10,62**	3,62**
G x E	92	9,24**	9,57**	1,93
Erro médio	432	1,84	1,84	1,84

** Teste F significativo ao nível de 1% de probabilidade.

A análise de variância conjunta, das gerações F_3 , F_4 e F_5 do peso dos grãos apresentou teste F altamente significativo ($P \leq 0,01$) para todas as fontes de variação (Tabela 7). Isto evidencia, novamente, que as progênies diferiram entre si, quando se considera as médias das gerações, e também que o desempenho relativo destas progênies não foi coincidente entre as gerações, exceto na análise conjunta das gerações F_4 e F_5 .

2.2. Estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos

As estimativas dos componentes da variância nas gerações F_3 , F_4 e F_5 e respectivas covariâncias para os caracteres avaliados são apresentados na Tabela 8. Observa-se que a variância fenotípica entre médias de progênies F_4 ($\sigma_{P_4}^2$) foi de magnitude semelhante à obtida na geração F_5 ($\sigma_{P_5}^2$), sendo que o mesmo se verifica para as estimativas da variância fenotípica dentro de parcelas F_4 e F_5 para todos os caracteres avaliados. Contudo, o mesmo não se verificou para as estimativas da geração F_3 , que foram sempre superiores as das gerações F_4 e F_5 . Já com relação as estimativas da covariância entre as gerações F_4 e F_5 constata-se de modo geral, que essas foram de magnitude superior quando comparadas aquelas envolvendo as gerações F_3 e F_5 . Verifica-se também que as estimativas da variância ambiental dentro de parcelas (σ_w^2) foram sempre maiores que as estimativas da variância ambiental entre parcelas (σ_g^2).

As estimativas dos componentes da variância genética e ambiental com seus respectivos erros do número de vagens por planta, número de sementes por planta e produção de grãos por planta podem ser observados nas Tabelas 9, 10, 11. Observa-se, de um modo geral que, todos os modelos testados, exceto o contendo apenas a variância aditiva, apresentaram ajustamento do modelo, que foi detectado pelo coeficiente de determinação (R^2) semelhantes. Além do mais, observou-se que os erros associados às estimativas dos componentes no modelo completo, ou seja, o modelo com todos os componentes da variância genética, foram maiores. Tomando como exemplo a variância aditiva (σ_A^2), verifica-se que no modelo completo o erro associado a sua estimativa foi cerca de 60% do seu valor, e no caso da variância de dominância (σ_D^2), o erro foi maior que a própria estimativa. Para os demais modelos testados, no entanto, observa-se que os erros associados às estimativas das variâncias são bem menores.

TABELA 8 - Estimativas dos componentes da variância nas gerações F_3 , F_4 e F_5 e respectivas covariâncias do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso dos grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS).

Componentes da variância	Estimativas			
	NV	NS	P	PCS
$\sigma_{F_3}^2$	21,69	416,16	18,32	11,48
$\sigma_{F_4}^2$	5,69	115,29	3,69	9,24
$\sigma_{F_5}^2$	3,65	62,88	1,86	8,89
$\sigma_{d_3}^2$	46,30	804,23	31,34	15,02
$\sigma_{d_4}^2$	21,32	315,49	11,04	11,88
$\sigma_{d_5}^2$	18,38	305,76	11,89	14,59
$COV_{3,4}$	2,06	48,60	1,77	6,43
$COV_{3,5}$	0,38	24,55	0,53	6,41
$COV_{4,5}$	1,58	32,30	0,84	7,67
σ_e^2	2,32	49,11	1,97	0,67
σ_w^2	13,10	193,87	6,09	7,28

TABELA 9 - Estimativas dos componentes da variância genética e ambiental, com os respectivos desvios-padrão, do número de vagens/planta, em relação aos quatro modelos testados.

Modelo	σ^2_A	σ^{2*}_D	D_1	D_2	σ^2_e	σ^2_w	R^2	Iteração
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	52,74±35,19	4,61±23,22	-57,73±38,13	129,76±83,65	-1,70±0,16	10,71±0,77	0,86	5
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	-1,41± 1,11	42,10± 3,46	-	5,63± 3,30	-1,42±0,19	9,34±0,95	0,85	5
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	0,63± 0,28	49,65± 3,95	-	-	-1,08±0,23	7,68±1,13	0,87	2
$(\sigma^2_A, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	5,04± 0,32	-	-	-	-4,13±0,15	22,75±0,75	0,52	2

$$\sigma^{2*}_D = \sigma^2_D + \bar{H}$$

TABELA 10 - Estimativas dos componentes da variância genética e ambiental, com os respectivos desvios-padrão, do número de sementes/planta, em relação aos quatro modelos testados.

Modelo	σ^2_A	σ^{2*}_D	D_1	D_2	σ^2_e	σ^2_w	R^2	Iteração
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	973,86±597,37	199,71±389,49	-1070,08±645,81	2420,30±1412,09	-12,35±3,91	110,39±19,03	0,83	4
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	-61,14± 21,71	1022,01± 67,89	-	198,56± 60,93	3,70±5,12	31,24±25,09	0,82	3
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	12,91± 5,11	888,35± 64,94	-	-	-10,77±3,73	102,73±18,08	0,83	14
$(\sigma^2_A, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	99,42± 6,15	-	-	-	-63,28±2,65	362,48±12,62	0,42	3

$$\sigma^{2*}_D = \sigma^2_D + \bar{H}$$

TABELA 11 - Estimativas dos componentes da variância fenotípica, com os respectivos desvios-padrão, do peso de grãos/planta, em relação aos quatro modelos testados.

Modelo	σ^2_A	σ^{2*}_D	D_1	D_2	σ^2_e	σ^2_w	R^2	Iteração
$(\sigma^2_A, \sigma^2_D, D_1, D_2, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	48,33±21,72	9,75±14,21	-56,05±23,35	131,81±50,71	0,44±0,21	-0,19±1,03	0,81	7
$(\sigma^2_A, \sigma^2_D, D_2, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	-3,83±0,74	44,51±2,64	-	10,22±1,99	0,56±0,20	-0,79±0,98	0,79	23
$(\sigma^2_A, \sigma^2_D, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	0,08±0,16	35,23±2,40	-	-	-0,34±0,14	3,66±0,66	0,82	14
$(\sigma^2_A, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	3,79±0,23	-	-	-	-2,36±0,10	13,69±0,48	0,36	3

$$\sigma^{2*}_D = \sigma^2_D + \bar{H}$$

Merece ser realçado, que à medida que foi se retirando alguns dos componentes genéticos do modelo, houve redução nos valores das estimativas da variância aditiva e aumento das estimativas da variância de dominância, mudando assim, completamente a interpretação dos resultados quando se compara com os resultados obtidos no modelo completo.

Em alguns casos, os modelos testados não convergiram, ou seja, o coeficiente de determinação (R^2) não se estabilizou durante o processo iterativo, contudo, as alterações no valor de R^2 , com as sucessivas estimativas foram inexpressivas. O modelo contendo apenas σ^2_A e D_1 não foi incluído, pois na obtenção das estimativas não houve convergência desse modelo, sendo que os valores do R^2 oscilaram acentuadamente, não ocorrendo estabilização do mesmo após várias iterações.

Para o peso de 100 sementes, as estimativas dos componentes da variância fenotípica e seus respectivos erros são apresentados na Tabela 12. Neste caso, observa-se que os valores de R^2 para todos os modelos testados foram semelhantes mostrando que somente a variância aditiva já explica todá a variação genética. Quanto a magnitude dos erros associados às estimativas observa-se também que para este caráter, os erros no modelo completo foram bem superiores que nos demais modelos.

TABELA 12 - Estimativas dos componentes da variância fenotípica (σ^2_f), com os respectivos desvios-padrão, do peso de 100 sementes, em relação aos quatro modelos testados.

Modelo	σ^2_A	σ^{2*}_D	D_1	D_2	σ^2_e	σ^2_w	R^2	Iteração
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	22,10±26,72	-1,66±17,34	-16,52±29,71	36,49±67,01	-1,04±0,28	5,81±1,40	0,90	1
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_{D_2}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	7,33± 1,43	7,64± 2,51	-	-0,72± 4,58	-1,09±0,28	6,04±1,38	0,89	2
$(\sigma^2_A, \sigma^2_{D_1}, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	7,11± 0,50	7,64± 2,50	-	-	-1,06±0,17	5,88±0,84	0,89	2
$(\sigma^2_A, \sigma^2_e, \sigma^2_w)$	7,74± 0,46	-	-	-	-1,51±0,10	8,14±0,49	0,83	2

$$\sigma^{2*}_D = \sigma^2_D + \bar{h}$$

As estimativas das herdabilidades esperadas e realizadas e dos ganhos realizados com a seleção para os caracteres estudados podem ser observados na Tabela 13. As herdabilidades esperadas foram obtidas considerando dois processos de obtenção da covariância genética, o numerador de h^2 , isto é, a covariância entre as

médias das progênies nos pares de gerações envolvidas e a covariância genética obtida a partir dos componentes da variância genética estimadas anteriormente. Verifica-se que essas estimativas foram semelhantes no caso em que estiveram envolvidas as gerações F_4 e F_5 e que os valores das herdabilidades realizadas foram bem semelhantes aos valores obtidos das herdabilidades esperadas.

Para os demais casos, não se observa muita concordância entre os valores das herdabilidades esperadas obtidas pelos diferentes processos. As estimativas das herdabilidades realizadas foram sempre mais próximas dos valores da herdabilidade esperada obtida a partir do desempenho médio das progênies.

Considerando apenas a herdabilidade realizada verifica-se que houve variação acentuada entre os caracteres. Para o peso de cem semente, os valores foram sempre maiores. Entre as gerações verifica-se que a h^2 , foi sempre menor quando esteve envolvida a geração F_3 . Resta salientar que para a produtividade de grãos os valores variaram de 4,44% na estimativa envolvendo as gerações F_3/F_5 a 18,62% nas gerações F_4/F_5 . Isso contribuiu para que as estimativas dos ganhos realizados refletissem exatamente essa diferença entre os pares de geração.

Observa-se que as estimativas dos ganhos na F_6 com seleção nas diferentes gerações variaram acentuadamente, sendo que no caso da seleção na geração F_3 as estimativas foram negativas, exceção feita ao peso de cem sementes pois para esse caráter os valores das estimativas foram positivos e semelhantes.

TABELA 13 - Estimativas das herdabilidades e dos ganhos esperados e realizados com a seleção do número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), peso dos grãos por planta (P) e peso de 100 sementes.

Parâmetros	Estimativas			
	NV	NS	P	PCS
$\hat{h}_{3,4}^2$ (%)	a 9,50 b 25,28	11,68 27,64	9,66 22,92	55,99 70,46
$\hat{h}_{r_{3,4}}^2$ (%)	7,47	17,76	11,88	42,22
$\hat{h}_{3,5}^2$ (%)	a 1,75 b 9,36	5,90 10,64	2,89 3,82	55,82 63,29
$\hat{h}_{r_{3,5}}^2$ (%)	0,4	10,47	4,44	50,79
$\hat{h}_{4,5}^2$ (%)	a 27,75 b 28,98	28,01 30,58	22,76 21,67	82,96 77,68
$\hat{h}_{r_{4,5}}^2$ (%)	21,92	15,58	18,62	91,06
GSR _{3,4} (%)	4,78	14,04	9,69	14,16
GSR _{3,5} (%)	2,60	8,28	3,59	17,03
GSR _{4,5} (%)	10,49	9,82	10,54	24,95
GS ₃ (%)	-3,89	-4,41	-11,44	16,65
GS ₄ (%)	3,01	4,47	-4,82	19,70
GS ₅ (%)	13,86	19,60	20,42	21,01

^a O numerador da expressão de herdabilidade, a covariância foi obtida a partir do desempenho médio das progênie nas gerações envolvidas.

^b No numerador da expressão utilizaram-se as estimativas dos componentes genéticos obtidos.

$\hat{h}_{g,g'}^2$: herdabilidade esperada no sentido amplo ou realizada em F_g com seleção em $F_{g'}$; $g = 3$ e 4 , $g' = 4$ e 5 .

GS_g e GSR_{g,g'}: ganho esperado ou realizado respectivamente na geração F_g e $F_{g'}$ com a seleção em F_g .

Foram estimados os coeficientes de correlação genética e fenotípica entre os caracteres estudados que são apresentados na Tabela 14. Observa-se que de um modo geral as correlações encontradas foram altas e positivas entre o número de vagens por

planta e número de sementes por planta, e estes com a produção de grãos por planta. Valores de magnitude inferior e negativos foram obtidos entre o número de vagens por planta e número de sementes por planta com o peso de 100 sementes. Os coeficientes de correlação entre o peso de 100 sementes e a produção de grãos por planta foram positivos e de pequena magnitude.

TABELA 14 - Coeficientes de correlação genética (r_g) e fenotípica (r_f) entre os caracteres número de vagens por planta (NV), número de sementes por planta (NS), produção de grãos em g/planta (P) e peso de 100 sementes em g (PCS). Lavras (MG), 1991.

Pares de caracteres	r_g	r_f
NV, NS	0,78	0,88**
NV, P	0,52	0,80**
NV, PCS	-0,48	-0,26*
NS, P	0,68	0,85**
NS, PCS	-0,63	-0,41**
PCS, P	0,14	0,10

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

3. DISCUSSÃO

O sucesso do melhoramento de plantas em última instância é dependente do critério como o material genético é avaliado. Uma medida desse critério é a estimativa da precisão experimental dos ensaios em que as progênies foram avaliadas. Como estimativa da precisão experimental é normalmente utilizado o coeficiente de variação (CV). Este estimador contudo, é muito influenciado pela média do experimento. Este fato foi constatado neste trabalho. Veja (Tabelas 5 e 6) que os CV's foram de magnitude semelhante entre os experimentos, porém, como na F_3 as plantas eram mais espaçadas, as médias foram maiores, o que permite inferir ser a precisão experimental nessa geração inferior a das outras gerações.

Os CV's para a produção de grãos obtidos neste trabalho tanto para o experimento de avaliação da geração F_3 como para as gerações F_4 e F_5 foram superiores ao que normalmente é encontrado em experimentos com a cultura do feijoeiro. Em experimentos de avaliação de cultivares de feijão conduzidos nas décadas de setenta e oitenta no sul de Minas Gerais, o CV médio foi de 24,6% (ABREU et alii, 1993). Valor semelhante foi encontrado em levantamento realizado por ESTEFANEL et alii (1987), para experimentos

conduzidos com o feijoeiro no sul do Brasil.

Entre os fatores que provavelmente contribuíram para a baixa precisão nesse experimento, deve ser incluído primordialmente o pequeno tamanho das parcelas utilizadas. Isso porque no caso da geração F_3 , por exemplo, a parcela era de apenas uma linha de 1 m. Na avaliação das gerações F_4 e F_5 , a parcela foi ligeiramente maior, uma linha de 2 m. Vale acrescentar contudo, que BERTOLUCCI (1990) comparando diferentes tamanhos e formas de parcelas na avaliação de cultivares de feijoeiro, constatou que em termos de precisão, parcelas pequenas, especialmente aquelas constituídas por duas linhas, apresentaram desempenho semelhante às maiores parcelas normalmente utilizadas.

A eficiência do látice nos dois experimentos foi de magnitude desprezível e isto ocorreu, provavelmente porque as parcelas experimentais foram pequenas, como já enfatizado, e assim, apesar do grande número de progênies, os blocos apresentaram uma dimensão tal, que possibilitou que eles não fossem heterogêneos, reduzindo a possível vantagem do látice.

A diferença entre as médias da geração F_3 para o número de vagens por planta, número de sementes por planta e peso de grãos por planta com aquelas obtidas para os mesmos caracteres nas gerações F_4 e F_5 foi marcante. Isto ocorreu principalmente devido à menor densidade de semeadura no experimento da geração F_3 . Com a menor competição intraparcela as plantas expressaram com maior intensidade o seu potencial produtivo. A ocorrência de heterose também, pode explicar essa superioridade da geração F_3 . Nessa

geração ocorre 25% da heterose presente na geração F_1 , ao passo que em F_4 e F_5 esse valor se reduz para 12,5 e 6,25%, respectivamente (MATHER & JINKS, 1982). Além do mais, há relatos que quanto menor a competição, maior a expressão da interação alélica de dominância e conseqüentemente da heterose (HAMBLIN & ROSIELLE, 1978 e SANTOS, 1984). Todavia, este fato não foi constatado quando se compara o desempenho médio das gerações F_4 e F_5 , que foram bem semelhantes. Como a densidade de semeadura utilizada nessas gerações foi a mesma, a diferença nas médias, se ocorresse, poderia ser explicada apenas pela redução nas proporções de heterose nas respectivas gerações. Depreende-se, assim que a causa principal dessa diferença entre a média de F_3 e as demais seja atribuída a menor competição entre plantas nessa geração.

Observou-se acentuada interação progênies por geração. Como as gerações foram avaliadas simultaneamente era esperado que essa interação não fosse tão marcante, como foi evidenciado em outras oportunidades (RAMALHO et alii, 1988 e ABREU, 1989). Deve ser salientado, que essa interação ocorreu principalmente entre as gerações F_3 com F_4 e F_3 com F_5 , isto é, envolvendo duas condições diferentes em termos de densidade de semeadura (Tabela 7). É possível assim, inferir que essa interação ocorreu preponderantemente devido à diferença em competição a que foram submetidas as gerações.

Considerando que a população segregante foi submetida na geração F_2 à seleção para tipo de grão, pressupõe-se que provavelmente a freqüência alélica não seja mais 0,5, como é

esperado em uma população segregante do cruzamento de duas linhagens. Nessa condição e na ausência de epístase, a variância genética, além da variância aditiva e de dominância, ainda contém pelo menos mais três componentes D_1 , D_2 e \check{H} (HARRIS, 1964; COCKERHAM, 1983 e SOUZA JÚNIOR, 1989).

Para obter as estimativas desses componentes da variância genética foi necessário a condução simultânea das três gerações, visando reduzir a interação progênie x ambiente. Infelizmente, nesse caso, como já salientado, devido à pequena disponibilidade de sementes na geração F_3 , a densidade de semeadura foi menor, reduzindo a competição, o que não só contribuiu para a ocorrência da interação, bem como deve ter provocado problemas nas estimativas obtidas.

Quando se avalia progênie em gerações sucessivas, há um erro genético amostral como salientado por HAYMAN (1960) e discutido por MATHER & JINKS (1982). Para reduzir esse erro, quando da obtenção das estimativas utilizando o método dos quadrados mínimos, deve-se realizar uma ponderação usando uma matriz de pesos, em que a diagonal é a variância das variâncias e fora da diagonal uma covariância entre as covariâncias e variâncias das gerações ou estimativas que apresentam o erro amostral. Nesse trabalho utilizou-se também esse procedimento preconizado, contudo as estimativas com essa matriz de ponderação não possibilitou obter um bom ajustamento do modelo e também a sua estabilização após algumas iterações. Por essa razão elas não foram apresentadas tendo-se optado por utilizar o procedimento mais usual, apenas com

uma matriz diagonal de ponderação das variâncias das variâncias.

As estimativas dos componentes da variância genética variaram acentuadamente, de acordo com o modelo testado. Tomando como exemplo, a produção de grãos por planta (Tabela 11), verifica-se que no modelo completo σ_A^2 foi superior a σ_D^2 . Contudo, no modelo sem D_1 e D_2 ocorreu o inverso. Há de se ressaltar que o ajustamento do modelo, em ambos os casos, detectado pelo R^2 , foi semelhante.

Na literatura, ainda são escassas as estimativas de D_1 e D_2 . Contudo, nos casos em que essas estimativas foram obtidas D_1 foi negativo (CRISÓSTOMO, 1989 e MORAIS, 1992) como ocorreu nesse caso para todos os caracteres. Para um loco com dois alelos tem-se $D_1 = -2pq(1-2p)[a + (1-2p)\delta]\delta$, onde p e q são as freqüências dos alelos, a o desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio e δ o desvio dos heterozigotos em relação ao ponto médio. Assim sendo, D_1 depende da freqüência alélica e do grau de dominância (SOUZA JÚNIOR, 1989). Trabalhos de simulação realizados por CRISÓSTOMO (1989) e FERNANDES (1990) mostram que D_1 é negativo em populações com freqüência alélica abaixo de 0,5 (não melhoradas), mas com dominância no sentido de aumentar a expressão do caráter e em populações com freqüência alélica acima de 0,5 (melhoradas), mas com dominância no sentido de reduzir a expressão do caráter.

Ao considerar o modelo completo é possível inferir que a seleção para tipo de grão possa ter sido no sentido de reduzir a expressão dos caracteres que foram avaliados, reduzindo assim, a freqüência dos alelos favoráveis para os mesmos.

A expressão do ganho esperado com a seleção é fornecida por $GS = 1 \text{ COV}_{g,s} / \sqrt{\sigma^2_{Fg}}$. O numerador dessa expressão $\text{COV}_{g,s}$, quando a frequência alélica é diferente de 0,5, contém: $\text{COV}_{g,s} = (1 + I_t) \sigma^2_A + (1 + I_g + 2I_t) D_1 + [(I_t + I_g)/2] D_2$. Assim sendo, como D_1 faz parte do numerador da expressão do ganho genético, atenção especial deve ser dada a esse componente, pois quando D_1 for negativo e dependendo da sua magnitude o ganho genético pode ser reduzido, ou, eventualmente anulado.

Deve ser enfatizado que especialmente no caso do modelo completo, os erros das estimativas foram de grande magnitude, o que até certo ponto, reduz a confiabilidade das estimativas obtidas. Trabalhando com arroz, MORAIS (1992) obteve estimativas negativas de D_1 e nos modelos testados onde este componente esteve presente, os erros associados às estimativas, de um modo geral, foram superiores às próprias estimativas.

As estimativas de σ^2_D variaram muito como já mencionado, em função do modelo testado. Exceto no caso do modelo completo, ela sempre foi superior a σ^2_A para todos os caracteres, exceção feita ao peso de 100 sementes.

Quando se considerou no modelo apenas σ^2_A e σ^2_D , observa-se nitidamente a predominância da σ^2_D . A presença de σ^2_D no controle desses caracteres também foi constatado em outras oportunidades (VOYSEST, 1972; SARAFI et alii, 1973; ALBUQUERQUE & VIEIRA, 1974; HAMBLIN & MORTON, 1977 e FOOLAD & BASSARI, 1983). Porém, na maioria dos trabalhos relatados na literatura tem sido mencionado que o efeito aditivo é predominante no controle desses caracteres

(DICKSON, 1967; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; VOYSEST, 1972; NIENHUIS & SINGH, 1988b; RAMALHO et alii, 1988; ABREU, 1989; TAKEDA, 1990 e VIZGARRA, 1991).

Para o peso de cem sementes constatou-se de um modo geral, que a variância aditiva foi predominante em todos os modelos testados, sendo estes resultados concordantes com a literatura (DICKSON, 1967; COYNE, 1968; VOYSEST, 1972; TONGUTHAISIRI, 1976; MOTO et alii, 1978; REIS et alii, 1981; FQOLAD & BASSARI, 1983; SANTOS, 1984 e VIZGARRA, 1991), apesar de alguns relatos terem também indicado participação pronunciada da dominância (CHUNG & STEVENSON, 1973 e SARAFI, 1978).

Um outro fato que deve ser considerado é o método de condução da população segregante adotado. Nesse caso foi usado o bulk dentro de famílias derivadas de plantas F_2 . Quando se utiliza esse método o coeficiente de σ^2_A nas sucessivas gerações é sempre 1, isto é, aquele presente na geração de referência que é sempre a F_2 . Entretanto, os coeficientes de σ^2_D variam amplamente com as gerações. É fácil visualizar assim, que qualquer flutuação das variâncias fenotípicas estimadas terá um efeito mais pronunciado em σ^2_D do que em σ^2_A . Depreende-se assim, que provavelmente, nesse caso, σ^2_D possa estar superestimado.

Levando-se em consideração esse último fato, para a estimativa dos componentes da variância genética, o método genealógico é mais apropriado, pois a cada geração tanto os coeficientes de σ^2_A como σ^2_D são alterados (RAMALHO, 1978 e SOUZA JÚNIOR, 1989). Inclusive HAYMAN (1960) sugere o uso do método

genealógico como alternativa para reduzir o erro amostral entre gerações já comentado anteriormente. Contudo, o uso do método genealógico apresenta uma restrição de ordem prática que deve ser considerada. As famílias a serem avaliadas são descendentes de uma única planta, portanto, com um número reduzido de plantas. No caso do feijoeiro que possui em média 30 sementes por planta, isso inviabilizaria a condução de um experimento na densidade recomendada e com número de repetições e tamanho de parcela suficientes para se obter uma boa precisão experimental. Para atenuar esse fato, na geração anterior à avaliação das famílias em experimentos com repetição, dever-se-ia conduzir a cultura com plantas bem espaçadas para estimular o máximo de produção de sementes.

Chama atenção a comparação entre os tipos de estimativas de h^2 obtidas nesse trabalho (Tabela 13). No caso envolvendo as gerações F_4 e F_5 , os valores de herdabilidade foram semelhantes, indicando que é possível fazer inferência a partir das estimativas de σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 e D_2 obtidas. Contudo, no caso da geração F_3 , pelas razões já enumeradas, o mesmo não foi constatado. Vale acrescentar, que as estimativas de herdabilidade esperada foram de magnitude inferior à normalmente relatada na literatura (COYNE, 1968; AGGARWAL & SINGH, 1973; PANIAGUA & PINCHINAT, 1976; TONGUTHASARI, 1976; DAVIS & EVANS, 1977; MOTTO et alii, 1978; SAFARI, 1978; RAMALHO et alii, 1979a,b; REIS et alii, 1981; SANTOS, 1984; SANTOS & VENCOSKY, 1986; ZIMMERMANN et alii, 1984; NIENHUIS & SINGH, 1988b; ABREU, 1989; TAKEDA, 1990; SINGH et alii, 1990;

SCULLY et alii, 1991 e VIZGARRA, 1991)). Porém, essas diferenças nas estimativas de herdabilidade são esperadas, uma vez que elas dependem das condições ambientais em que as estimativas foram obtidas, da variabilidade genética presente nos materiais utilizados, bem como do método utilizado para sua obtenção (FALCONER, 1981 e NYQUIST, 1991).

A comparação entre as estimativas de herdabilidade realizada é mais adequada porque até certo ponto, elas independem dos fatores mencionados anteriormente. Infelizmente no caso do feijoeiro são restritas as informações disponíveis relativas a essa estimativa. Contudo, para a produção de grãos os resultados obtidos nesse trabalho são semelhantes aos valores relatados na literatura (RAMALHO et alii, 1979a; NIENHUIS & SINGH, 1988b; ABREU, 1989 e TAKEDA, 1990).

Todas essas estimativas são importantes para se obter o ganho esperado com a seleção. Em se tratando de plantas autógamas a seleção realizada numa dada geração de uma população segregante, pode ter como alvo ou geração resposta, a geração seguinte ou o que é mais importante, a geração em que a homozigose completa for atingida, isto é, a F_6 . A diferença na estimativa do ganho com a seleção nesses casos está relacionada com o numerador da expressão, ou seja, a covariância entre as famílias da geração de seleção e as famílias da geração resposta. Assim, por exemplo, na presente situação pôde-se selecionar em F_3 com a resposta para a geração F_4 e F_5 ou até mesmo F_6 . Pôde-se também, entre outras opções, considerar a média de duas ou mais gerações e a resposta na geração se-

guinte ou F_x . Considerando por exemplo, a geração F_3 e resposta em F_4 , a covariância contém: $COV_{3,4} = C_{234} = \sigma_A^2 + 0,125\sigma_D^2 + 1,25D_1 + 0,1875D_2$. Observa-se que nessa situação parte da variância de dominância será utilizada com a seleção a cada geração de endogamia. A cada geração de endogamia reduz-se a frequência de heterozigose e σ_D^2 vai sendo dissipada, assim a $COV_{3,4} = \sigma_A^2 + 1,5 D_1 + 0,25 D_2$, como se observa ela não conterá σ_D^2 . Dadas as várias opções existentes, estimou-se o ganho com a seleção para os caracteres avaliados entre famílias F_3 , F_4 e F_5 com resposta na F_6 , com intensidade de seleção de 10% usando o modelo completo. Como se observou (Tabela 13), em alguns casos a estimativa, ao contrário do esperado, foi negativa. Isso ocorreu devido à estimativa de D_1 ter sido negativa e de grande magnitude. O ganho só se tornou positivo no caso da produção de grãos, na geração F_5 . Como o coeficiente da variância aditiva, nesse método de condução da população segregante é o mesmo, a mudança no sinal da estimativa do ganho ocorreu porque proporcionalmente o aumento no coeficiente do componente D_2 , que foi positivo, é maior que o de D_1 . Esses resultados realçam a importância de se obter mais informações sobre D_1 e D_2 porque eles afetam o resultado com a seleção e podem orientar os melhoristas sobre a melhor estratégia de seleção. Nesse caso por exemplo, a seleção só deveria ser realizada a partir da geração F_5 .

Ainda com relação ao ganho de seleção, como foram avaliadas três gerações simultaneamente foi possível obter o ganho realizado (Tabela 13). Como se constata, por exemplo, para a produção de grãos, os valores obtidos foram semelhantes para

seleção em F_3 , resposta em F_4 e para seleção em F_4 , resposta em F_5 . A estimativa desse ganho realizado com a seleção, desde que exista variabilidade genética entre as famílias, dependerá da magnitude da interação progênie x geração. Essa interação foi acentuada conforme foi constatado na análise conjunta (Tabela 7). É preciso enfatizar contudo, que o valor da interação per se não tem muito significado, assim sendo, ela pode ser decomposta em duas partes, ou seja, $\sigma_{G \times E}^2 = 1/2 (\sqrt{\sigma_g^2} - \sqrt{\sigma_{g'}^2})^2 + \sqrt{\sigma_g^2} \sqrt{\sigma_{g'}} (1 - r_{gg'})$, sendo a primeira parte da expressão denominada de interação simples e a segunda de interação complexa (VENCOVSKY, 1987). Esse último componente da interação é que afeta o resultado da seleção, pois como pode ser observado pela expressão, ele é função da correlação entre o desempenho médio das progênies nas gerações envolvidas. Assim, a estimativa da correlação genética entre as gerações é um indicativo da importância da interação complexa. Os valores obtidos para produção de grãos foram $r_{G_{3,4}} = 0,71$, $r_{G_{3,5}} = 0,39$ e $r_{G_{4,5}} = 0,58$. Observa-se que a interação complexa foi mais acentuada entre as gerações F_3 e F_5 , daí a menor resposta realizada em F_5 com a seleção em F_3 . Chama atenção também, que apesar da interação entre F_4 e F_5 ter sido de pequena magnitude, ela pode ser considerada em grande parte de natureza complexa, já que a correlação $r_{G_{4,5}}$ foi inferior a 0,6. Deve ser mencionado entretanto, que pelo menos em parte essa pequena magnitude das correlações entre essas gerações deve ser atribuída a menor expressão da variabilidade genética entre as progênies na geração F_5 (Tabela 6).

A existência de interação progênies x gerações é

frequentemente relatada para a cultura do feijoeiro, especialmente quando as gerações são conduzidas em safras diferentes (ABREU, 1989 e TAKEDA, 1990). A utilização do método de bulk dentro de famílias derivadas de plantas F_2 possibilita, desde que as famílias sejam avaliadas com repetições a cada geração e não se pratique a seleção, como nesse trabalho, ou se realize uma seleção branda, realizar a seleção na média das gerações. Desse modo, é possível reduzir o efeito da interação progênie x geração e melhorar a eficiência da seleção. Considerando as 10 melhores progênies na geração F_3 para o peso de grãos por planta, verifica-se que apenas três estariam também entre as melhores na geração F_4 e apenas uma na geração F_5 e das 10 melhores em F_4 somente uma estaria entre as melhores na geração F_5 . Assim, a eficiência da seleção em média seria de apenas 7,4% (Tabela 15). A seleção efetuada na média das três gerações, entretanto, proporcionaria um aumento no número de progênies comuns e conseqüentemente na eficiência do processo seletivo que em média passaria para 44,4%.

TABELA 15 - Estimativas da eficiência da seleção (%) do peso de grãos por planta.

	F_4	F_5	M
F_3	22,2	0,0	44,4
F_4		0,0	55,5
F_5			33,3

M: Média das gerações F_3 , F_4 e F_5 .

As estimativas das correlações fenotípicas e genéticas entre produção de grãos e o número de vagens por planta e o número de sementes por planta foram positivas e altas (Tabela 14). Resultados semelhantes foram relatados em diversos trabalhos (RAMALHO et alii, 1979a,b; SANTOS, 1984 e VIZGARRA, 1991). Contudo, o número de vagens por planta e número de sementes por plantas correlacionaram-se negativamente com o peso de 100 sementes, indicando que o uso dos componentes primários da produção, como critério de seleção para o aumento da produção poderá não ser efetivo. Isso porque quando se fizer seleção para aumentar o número de sementes e/ou de vagens estará obtendo-se ao mesmo tempo um menor tamanho das sementes.

4. CONCLUSÕES

1) Na obtenção de estimativas dos componentes da variância genética é importante que as diferentes famílias utilizadas, sejam avaliadas nas mesmas condições de densidade de semeadura, devido à interação genótipo x ambiente que pode mascarar todos os resultados.

2) O uso do método de condução das famílias denominado de bulk dentro de famílias derivadas de plantas F_2 não se mostrou muito apropriado para a obtenção de estimativas dos componentes da variação genética, pois qualquer flutuação nas médias obtidas, irá afetar mais acentuadamente a variância de dominância.

3) As estimativas de D_1 foram sempre negativas, mostrando que para essa população nestas condições de seleção a frequência dos alelos favoráveis deve ser inferior a 0,5 e especialmente nessa condição, dependendo da magnitude de D_1 , ele poderá minimizar o progresso genético com a seleção, cujo efeito será tanto mais acentuado quanto mais precoce for a seleção.

4) O erro associado às estimativas dos componentes da variância genética foram altos indicando que na obtenção de novas estimativas da variância toda atenção deva ser direcionada aos

processos de condução das famílias.

5) A herdabilidade realizada para o peso de grãos foi na média das três gerações 11,65%, valor este semelhante ao obtido para o número de vagens e de sementes por planta, porém bem inferior ao obtido para o peso de cem sementes (61,36%).

5. RESUMO

Para se estimar os componentes da variância genética e fenotípica de alguns caracteres do feijoeiro, foram avaliadas 93 progênes do cruzamento Jalo x Small White conduzida pelo método bulk dentro famílias derivadas de plantas F_2 , nas gerações F_3 , F_4 e F_5 . Essas progênes foram avaliadas simultaneamente em 1991 em Lavras, MG. Os seguintes caracteres foram considerados: produção de grãos, número de vagens e de sementes por planta e peso de 100 sementes. A partir das variâncias fenotípicas entre médias das progênes, das variâncias fenotípicas dos pais, da variância do erro e das covariâncias entre médias nas diferentes gerações e utilizando o método dos quadrados mínimos ponderados, foram obtidas as estimativas de σ_A^2 , σ_D^2 , D_1 , D_2 , σ_e^2 e σ_w^2 . Constatou-se que na obtenção de estimativas dos componentes da variância genética é importante que as diferentes famílias utilizadas, sejam avaliadas nas mesmas condições de densidade de semeadura, devido à interação genótipo x ambiente que pode mascarar todos os resultados; o uso do método de condução das famílias denominado de bulk dentro de famílias derivadas de plantas F_2 não se mostrou muito apropriado para a obtenção de estimativas dos componentes da variação

genética, pois qualquer flutuação nas médias obtidas, irá afetar mais acentuadamente a variância de dominância; as estimativas de D_1 foram sempre negativas, mostrando que para essa população a frequência dos alelos favoráveis deve ser inferior a 0,5, e especialmente nessa condição, dependendo da magnitude de D_1 , ele poderá minimizar o progresso genético com a seleção; o erro associado às estimativas dos componentes da variância genética foram altos indicando que na obtenção de novas estimativas da variância toda atenção deva ser direcionada aos processos de condução das famílias; a herdabilidade realizada para o peso de grãos foi na média das três gerações 11,65%, valor este semelhante ao obtido para o número de vagens e de sementes por planta, porém, bem inferior ao obtido para o peso de cem sementes (61,36%).

6. SUMMARY

ESTIMATIVES OF PHENOTYPIC AND GENETIC VARIANCE COMPONENTS FOR SOME CHARACTERS IN COMMON BEAN

Ninety three F_2 derived progenies in the F_3 , F_4 and F_5 generations were conducted by bulk breeding to estimate genetic and phenotypic variance components for some characters in common bean. Crosses were made involving cultivars Jalo and Small White and the progenies were evaluated simultaneously in 1991 in Lavras, State of Minas Gerais, Brazil. Data were taken on grain weight, number of pods and seeds per plant and 100 seeds weight. From the phenotypic variances among progenies means, phenotypic variances of parentals, error variance and covariances among means from different generations, estimates of σ^2_A , σ^2_D , D_1 , D_2 , σ^2_e and σ^2_W were obtained by the weighted least square method. It was observed that in obtaining the genetic components of variance families should be maintained under the same planting density due to genotype x environment interaction that could inflate the estimates, the bulk breeding method from F_2 derived families didn't show to be adequate to estimate the genetic components since any fluctuation of means

could affect more seriously the dominance variance; D_1 estimates were always negative showing that under the conditions of this study the allelic frequencies should be lower than 0.5 and that the genetic progress should be minimized specially if selection is practiced in the very early generations, the errors associated with the genetic estimates were very high showing that in future estimation procedures care should be taken in conducting the families; the mean realized heritability over the three generations for grain weight was 11.65% which has similar to number of pods and seeds per plant and lower to 100 seeds weight (61.36%).

3.2. SEÇÃO II

USO DA CULTIVAR SMALL WHITE COMO PONTE PARA A OBTENÇÃO DE
LINHAGENS COM GRÃOS GRANDES E GENÓTIPO $d1_1$ $d1_1$ $d1_2$ $d1_2$

1. MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizadas progênies F_3 , F_6 e F_7 oriundas do cruzamento entre as cultivares Jalo e Small White que possuem grãos semelhantes ao Jalo. A cultivar Jalo possui o genótipo de incompatibilidade $d_1d_1D_2D_2$ e a "Small White" o genótipo $d_1d_1d_2d_2$.

Posteriormente, para verificar se algumas das progênies de grãos grandes apresentaram genótipo $d_1d_1d_2d_2$, como a "Small White", foram realizados cruzamentos com as cultivares testadoras Carioca e Carioca MG, cuja constituição genotípica é $D_1D_1d_2d_2$.

Os F_1 's oriundos desses cruzamentos foram avaliados em vasos em casa de vegetação a partir de 20 dias após a semeadura até a colheita. As plantas que apresentaram alguma anormalidade ou morreram foram consideradas incompatíveis.

2. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A cultivar Jalo é um material que apresenta boa aceitação comercial e é a melhor fonte de tolerância à mancha angular, causada por *Isariopsis griseola* (RAVA et alii, 1988). Infelizmente esse material possui o genótipo de incompatibilidade d_1, d_1, D_2, D_2 . Como já mencionado, isso impossibilita a sua utilização em determinados cruzamentos com cultivares de grãos pequenos. Por sua vez as cultivares Carioca e Carioca MG são susceptíveis à mancha angular e possuem o genótipo D_1, D_1, d_2, d_2 . A descendência do cruzamento entre "Jalo" e essas cultivares terá o genótipo D_1, d_1, D_2, d_2 e conseqüentemente será incompatível (SHII et alii, 1980). A possibilidade de associar as boas características agronômicas da cultivar Carioca com a Jalo, só será possível se for utilizada uma outra cultivar como ponte que seja d_1, d_1, d_2, d_2 (SINGH & GUTIERREZ, 1984) como é o caso da 'Small White'.

Nesse trabalho, essa possibilidade de superar a incompatibilidade, utilizando cultivares ponte foi avaliada e os resultados entre os cruzamentos das progênies Jalo x Small White com as cultivares Carioca e Carioca MG e os respectivos genótipos da descendência são apresentados na Tabela 16. É esperada que a

geração F_2 do cruzamento entre Jalo e Small White segregue na proporção de $3/4 d_1d_1D_2-$ e $1/4 d_1d_1d_2d_2$. Assim sendo, toda a descendência será compatível. Já na F_3 a proporção será $5/8 d_1d_1D_2-$ e $3/8 d_1d_1d_2d_2$. Dessa forma, é esperado que as progênies F_3 desse cruzamento quando cruzadas com 'Carioca' e 'Carioca MG' de genótipo $D_1D_1d_2d_2$ produzam na descendência a proporção de $1/2 D_1d_1D_2d_2$ (incompatível) e $1/2 D_1d_1d_2d_2$ (compatível). Como houve seleção para tipo de grão, como já salientado, não foi possível testar essa segregação, pois esses genes podem estar ligados ao tamanho de grãos.

Como pode ser observado, na Tabela 16, houve cruzamentos compatíveis e incompatíveis. No caso dos híbridos incompatíveis, as plantas apresentaram sintomas de anormalidades diversificados, tais como, nanismo, clorose intensa nas folhas e deformação nos folíolos, semelhantes à sintomas de vírus. Essa expressão diferencial dos sintomas de incompatibilidade dificulta a avaliação das plantas e, segundo SHII et alii (1980) e GEPTS & BLISS (1985) ela é influenciada por fatores ambientais, principalmente temperatura. Apesar do número reduzido de plantas por progênie, foi possível identificar genótipos compatíveis na descendência, que assim conseguiram superar a incompatibilidade em cruzamentos com cultivares de grãos pequenos e do tipo carioca.

TABELA 16 - Resultados dos cruzamentos entre as progênies 'Jalo x Small White' e a cultivar Carioca e Carioca MG e respectivos genótipos da descendência com relação à compatibilidade.

Progênies Jalo x Small White	Cultivares		Genótipos na descendência
	Carioca	Carioca MG	
F ₃ P.2 (28,7)*	S	I	D ₁ d ₁ D ₂ d ₂ D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₃ P.4 (30,2)	I		D ₁ d ₁ D ₂ d ₂
F ₃ P.6 (32,3)	I		D ₁ d ₁ D ₂ d ₂
F ₃ P.10 (29,6)		S	D ₁ d ₁ D ₂ d ₂ D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₃ P.11 (29,2)	S	S	D ₁ d ₁ D ₂ d ₂ D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₃ P.14 (30,7)	S		D ₁ d ₁ D ₂ d ₂ D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₃ P.15 (31,1)	C	I	D ₁ d ₁ D ₂ d ₂ D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₆ P.111 (30,5)		C	D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₆ P.238 (29,3)	C		D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₇ P.13 (28,2)	I		D ₁ d ₁ D ₂ d ₂
F ₇ P.73 (19,6)	C		D ₁ d ₁ d ₂ d ₂
F ₇ P.158 (40,2)	C		D ₁ d ₁ d ₂ d ₂

* Peso de cem sementes em g das progênies 'Jalo x Small White'

I - incompatível

C - compatível

S - segregante

3. CONCLUSÃO

Identificaram-se entre as doze progênies de grãos grandes tipo Jalo quatro que foram compatíveis e não segregaram nos cruzamento com cultivares de grãos pequenos e do tipo Carioca e portanto de genótipo $d_1d_1d_2d_2$.

4. RESUMO

A ocorrência de incompatibilidade no cruzamento entre as cultivares de feijão Jalo, que tem grãos grandes e possui o genótipo de incompatibilidade $d_1d_1D_2D_2$ e a 'Carioca' de grãos pequenos e cuja constituição é $D_1D_1d_2d_2$, tem impedido a associação das boas características agronômicas dessas cultivares. Uma forma de superar essa incompatibilidade é a utilização de cultivares ponte que possuam o genótipo $d_1d_1d_2d_2$, como por exemplo, a "Small White". Foram identificadas progênies do cruzamento Jalo x Small White com grãos tipo Jalo. O objetivo foi verificar se essas progênies de grãos grandes possuem o genótipo de compatibilidade $d_1d_1d_2d_2$ e assim foram realizados cruzamentos com as cultivares testadoras Carioca e Carioca MG. Das doze progênies de grãos grandes tipo Jalo, quatro não segregaram mostrando assim serem compatíveis em cruzamentos com cultivares de grãos pequenos e do tipo Carioca, e portanto de genótipos $d_1d_1d_2d_2$.

5. SUMMARY

USE OF SMALL WHITE CULTIVAR AS CROSS BRIDGE IN OBTAINING LINES WITH LARGE GRAINS AND $d_1d_1d_2d_2$ GENOTYPE

The occurrence of incompatibility in crosses between some common bean cultivars like Jalo that has large seeds, and genotype of incompatibility $d_1d_1D_2D_2$ and 'Carioca' that has small seeds and genotype $D_1D_1d_2d_2$ has impeded the association of good agronomics traits. One way to prevent this incompatibility is the utilization of bridge cultivars that possess genotype $d_1d_1d_2d_2$, for example, 'Small White'. Progenies from cross between Jalo and Small White with grain type like Jalo were identified. The purpose was to verify if those progenies have genotype of compatibility $d_1d_1d_2d_2$. This they were crossed with tester cultivars Carioca and Carioca MG. From twelve progenies with large seeds like Jalo, four didn't segregate showing to be in crosses with cultivar of small seed like Carioca, and therefore have genotype $d_1d_1d_2d_2$.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ABREU, A.F.B. Avaliação de progênies de feijoeiro do cruzamento "Carioca 80" x "Rio Tibagi" em diferentes densidades de plantio. Lavras, ESAL, 1989. 63p. (Tese MS).
2. ———; RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos & MARTINS, L.A. Progresso do melhoramento genético do feijoeiro na década de setenta e oitenta nas regiões Sul e Alto Paranaíba em Minas Gerais. Pesquisa Agropecuária Brasileira. (No prelo).
3. ADAMS, M.W. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean, *Phaseolus vulgaris* L. Crop Science, Madison, 7(5):505-10, 1967.
4. AGGARWAL, V.D. & SINGH, T.P. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in kidney-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). The Indian Journal Agricultural Science, New Delhi, 43(9):845-8, 1973.

5. ALBUQUERQUE, M.M. & VIEIRA, C. Manifestação da heterose em *Phaseolus vulgaris* L. *Revista Ceres*, Viçosa, 21(114):148-66, 1974.
6. ARRIEL, E.F.; RAMALHO, M.A.P. & SANTOS, J.B. dos. Análise dialéctica do número de dias para o florescimento do feijoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 25(5): 759-63, maio 1990.
7. BEAVER, J.S.; PANIAGUA, C.V.; COYNE, D.P. & FREITAS, G.F. Yield stability of dry bean genotypes in the Dominican Republic. *Crop Science*, Madison, 25(6):923-6, Nov./Dec. 1985.
8. BERTOLUCCI, F.L.G. Novas alternativas de tamanho e forma da parcela experimental para avaliação de progênies do feijoeiro. Lavras, ESAL, 1990. 105p. (Tese MS).
9. BRIM, C.A. & COCKERHAM, C.C. Inheritance of quantitative characters in soybeans. *Crop Science*, Madison, 1:187-90, 1961.
10. CAMACHO, L.H.; CARDONA, C. & OROZCO, S.H. Genotypic and phenotypic correlation of components of yield in kidney beans. *Bean Improvement Cooperative*. New York, 7:8-9, 1964.

11. CHUNG, J.H. & STEVENSON, E. Diallel analyses of the genetic variation in some quantitative characteres in dry beans. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, Wellington, 16:223-31, May 1973.
12. COCKERHAM, C.C. Covariances of relatives from self-fertilization. *Crop Science*, Madison, 23:1177-80, 1983.
13. COCKERHAM, C.C. Estimation of genetic variance. In: HANSON, W.D. & H.F. ROBINSON, eds. *Statistical Genetics and Plant Breeding*, , , 1963. p.53-93. (NAS-RNC, 982).
14. ———. Correlation, heritability, and selection of yield components in field beans, *Phaseolus vulgaris*. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, Madison, 93(5):388-96, Sept./Oct. 1968.
15. COYNE, D.P. A genetic study of "crippled" morphology resembling virus symptoms in *Phaseolus vulgaris* L. *Journal of Heredity*, New York, 56:162-76, 1965.
16. CRISÓSTOMO, J.R. Avaliação da estrutura e do potencial genético de uma população do algodoeiro (*G. hirsutum* L.) parcialmente autógama. Piracicaba, ESALQ, 1989. 191p. (Tese de Doutorado).

17. DAVIS, D.W. & FRAZIER, W.A. The incidence of three abnormalities in F_2 progeny of crosses between two bushes and Blue Lake derived bush snap beans. *Annual Report Bean Improvement Cooperative*, 7:14-6, 1964.
18. DAVIS, J.H.C. & EVANS, A.M. Selection indices using type characteristics in navy beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *The Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 89(2):341-8, Aug./Dec. 1977.
19. DEBOUCK, D.G. & TOHME, J. Implications for bean breeders of studies on the origin of common beans, *Phaseolus vulgaris* L. In: CURRENT TOPICS IN BREEDING OF COMMON BEAN. Cali, CIAT, 1989. p.3-47. (CIAT Working Document, 47).
20. DENY, J.C. Estimación de la heredabilidad del rendimiento y sus componentes primarios en el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.); correlaciones fenotípicas y genotípicas entre estos caracteres. Turrialba, IICA, 1967, 46p. (Tese MS). E em CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. *Resúmenes Analíticos sobre frijol*. Cali, 1977. v.1, p.522-3.
21. DICKSON, M.H. Diallel analyses of seven economic characters in snap beans. *Crop Science, Madison*, 7(2):121-4, Mar./Apr. 1967.

22. DUARTE, R.A. & ADAMS, M.W. A path coefficient analysis of some yield component interrelations in field beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Crop Science*, Madison, 12(5):579-82, 1972.
23. ESTEFANEL, V.; PIGNHTARO, I.A.B. & STORCK, L. Avaliação do coeficiente de variação de experimentos com algumas culturas agrícolas. In: SIMPÓSIO DE ESTATÍSTICA APLICADA À EXPERIMENTAÇÃO AGRONÔMICA, 2, Londrina, 1987. *Anais...* Londrina, 1987. p.115-31.
24. FALCONER, D.S. *Introdução à genética quantitativa*. Viçosa, UFV, 1981. 279p.
25. FEHR, W.R. Heritability. In: ——. *Principles of cultivar development: theory and technique*. New York, MacMillan Publishing, 1987. v.1, cap.7, p.95-105.
26. FERNANDES, J.S.C. *Progressos esperados em linhagens de milho (Zea mays L.) via seleção recorrente intra e interpoblacional*. Piracicaba, ESALQ, 1990. 235p. (Tese de Doutorado).
27. FERNANDES, M.I.P.I.; RAMALHO, M.A.P. & LIMA, P.C. Comparação de métodos de correção de estande de feijão. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 24(8):997-1002, 1989.

28. FOOLAD, M.R. & BASSIRI. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield components in a common bean diallel cross. *The Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 100(1):103-8, Feb. 1983.
29. GEPTS, P. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (Fabaceae) beans. *Economic Botany*, 1988.
30. ——— & BLISS, F.A. F₁ hybrid weakness in the common bean. Differential geographic origin suggest two gene pools in cultivated bean germoplasm. *Journal of Heredity*, New York, 76:447-50, 1985.
31. ———; OSBORN, T.C.; RASHKA, K. & BLISS, F.A. Phaseolin seed proteins variability in wild Beans and landraces of the common bean *Phaseolus vulgaris*: evidence for multiple centers of domestication. *Economic Botany*, 40:451-68, 1986.
32. GUTIERREZ, J.A. & SINGH, S.P. Heterosis an inbreeding depression in dry bush beans, *Phaseolus vulgaris* L. *Canadian Journal Plant Science*, Ottawa, 65:243-50, 1985.

33. HAMBLIN, J. & EVANS, A.M. The estimation of cross yield using early generation and parental yields in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica*, Wageningen, 25(2): 515-20, June 1976.
34. ——— & MORTON, J.R. Genetic interpretation of the effects of bulk breeding on four populations of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica*, Wageningen, 26(1):75-83, Feb. 1977.
35. ——— & ROSIELLE, A.A. Effect of intergenotypic competition on genetic parameter estimation. *Crop Science*, Madison, 18(1):51-4, Jan./Feb. 1978.
36. ——— & ZIMMERMANN, M.J. de O. Breeding common bean for yield in mixtures. *Plant Breeding Reviews*, Connecticut, 4:245-72, 1986.
37. HARLAN, J.R. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science*, Washington, 174:468-74, 1971.
38. ———. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. *Journal of Heredity*, New York, 66:184-91, 1975.

39. HARRIS, D.L. Genotypic covariances between inbred relatives. *Genetics*, Austin, 50:1319-48, 1964.
40. HAYMAN, B.I. Maximum likelihood estimation of genetic components of variation. *Biometrics*, Washington, 16:369-81, Sept. 1960.
41. KORNEGAY, J. Conceptos básicos en genética cuantitativa relevantes al mejoramiento de frijol común. In: TEMAS ACTUALES EN MEJORAMIENTO GENETICO DEL FRIJOL COMUN. Cali, CIAT, 1989. p.201-21. (CIAT Working Document, 47).
42. MATHER, K. & JINKS, J.L. *Biometrical Genetics*. 3.ed. Great Britain, University Press Cambridge, 1982. 396p.
43. MESQUITA, I.A. Efeito materno na determinação do tamanho da semente do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). Lavras, ESAL, 1989. 70p. (Tese MS).
44. MODE, C.J. & ROBINSON, H.F. Pleiotropism and the genetic variance and covariance. *Biometrics*, Washington, 15:518-37, Dec. 1959.

45. MORAIS, D.P. Análise multivariada da divergência genética de progenitores, índices de seleção e seleção combinada numa população de arroz oriunda de intercruzamentos usando macho esterilidade. Viçosa, UFV, 1992. 251p. (Tese de Doutorado).
46. MOTTO, M.; SORESSI, G.P. & SALAMIN, F. Seed size inheritance in a cross between wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Genetica*, The Hague, 49(1):31-6, 1978.
47. NIENHUIS, J. & SINGH, S.P. Combining ability analyses and relationships among yield, yield components and architectural traits in dry bean. *Crop Science*, Madison, 26:21-7, 1986.
48. ——— & ———. Genetic of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle-American Origins. I. General Combining Ability. *Plant Breeding*, Cambridge, 101:143-54, 1988.
49. ——— & ———. Genetic of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of Middle-American Origin. II. Genetic Variance, Heritability and Expected Response from Selection. *Plant Breeding*, Cambridge, 101:155-63, 1988.

50. NYQUIST, W.E. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant population. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 10(3):235-322, 1991.
51. PANIAGUA, C.V. & PINCHINAT, A.M. Critérios de selección para mejorar el rendimiento de grano en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Turrialba, Costa Rica, 26(2):126-31, abr./jun. 1976.
52. PEREIRA, P.A.A. Evidências de domesticação e disseminação do feijoeiro comum e conseqüências para o melhoramento genético da espécie. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 25(1):19-23, jan. 1990.
53. PEREIRA FILHO, I.A.; RAMALHO, M.A.P. & FERREIRA, S. Avaliação de progênies de feijão e estimativas de parâmetros genéticos na Região do Alto São Francisco em Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, 22:987-93, 1987.
54. PINCHINAT, A.M. & ADAMS, M.W. Yield components in beans, as affected by intercrossing and neutron irradiation. Turrialba, Costa Rica, 16(3):247-52, 1966.

55. POLIGNANO, G.B. Heritable of some agronomic traits in *Phaseolus vulgaris* L. *Genética Agrária*, Roma, 87(1/2):69-82, 1983.
56. QUIÑONES, F.A. Relationships between parents and selections in crosses of dry beans. *Crop Science*, Madison, 9(5):673-5, Sept./Oct. 1969.
57. RAMALHO, M.A.P.; ANDRADE, L.A. de B. & TEIXEIRA, N.C.S. Correlações genéticas e fenotípicas entre caracteres do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ciência e Prática*, Lavras, 3(1):63-70, jan./jun. 1979a.
58. ———; SANTOS, J.B. dos & PEREIRA FILHO, I.A. Choice of parents for dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.) breeding. I. Interation of mean components by generation and by location. *Revista Brasileira de Genética*, Ribeirão Preto, 11(2):391-400, 1988.
59. ———; ——— & SANTA CECÍLIA, F.C. Seleção de progênies no feijão "Pintado" e estimativa dos parâmetros genéticos e fenotípicos. *Ciência e Prática*, Lavras, 3:51-7, 1979b.

60. RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos & ZIMMERMANN, M.J.O.
Genética quantitativa aplicada ao melhoramento do feijoeiro. 1993. 318p. (No prelo).
61. RAMALHO, M.A.P. & VENCOSKY, R. Estimação dos componentes da variância genética em plantas autógamas. *Ciência e Prática*, Lavras, 2(2):117-40, jul./dez. 1978.
62. RAVA, C.A.; COSTA, J.G.C. da; SARTORATO, A. & PURÍSSIMO, J.P.
Catálogo do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.).
Reação de linhagens e cultivares às principais doenças.
EMBRAPA/CNPAF, 1988. 2p.
63. REIS, W.P.; RAMALHO, M.A.P. & PINTO, C.A.B.P. Herança do tamanho da semente do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.).
Ciência e Prática, Lavras, 5(1):66-71, 1981.
64. SANTOS, J.B. dos. Controle genético de caracteres agrônomicos e potencialidades de cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) para o melhoramento genético. Piracicaba, ESALQ, 1984. 223p. (Tese de Doutorado).
65. SANTOS, P.C. dos; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C. & SILVA, J.C.
Herdabilidade e correlações do rendimento com seus componentes dos cruzamentos de feijão. *Revista Ceres*, Viçosa, 33(189):404-12, 1986.

66. SARAFI, A. A yield component selections experiment involving american and iranian cultivars of the common bean. *Crop Science*, Madison, 18(1):5-15, 1978.
67. SCULLY, B.T.; WALLACE, D.H. & VIANDS, D.R. Heritability and correlation of biomass, growth rates, harvest index and phenology to the yield of common beans. *Journal of American Society Horticultural Science*, Mount, 116(1):127-30, 1991.
68. SHII, C.T.; TEMPLE, S.R. & MOK, D.W. Expression of development abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L.: Interaction between temperature and allelic dosage. *Journal of Heredity*, New York, 71:219-22, 1980.
69. SINGH, S.P. Pattern of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany*, New York, 43(1):39-57, 1989.
70. ———; GEPTS, P. & DEBOUCK, D.G. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany*, New York, 45(3):379-96, 1991.

71. SINGH, S.P. & GUTIERREZ, J.A. Geographical distribution of the DL_1 and DL_2 genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. *Euphytica*, Wageningen, 33:337-45, 1984.
72. SINGH, S.P.; LEPIZ, R.; GUTIERREZ, J.A.; URREA, C.; MOLINA, A. & TERAN, H. Yield testing of early generation populations of common bean. *Crop Science*, Madison, 30(4):874-8, July/Aug. 1990.
73. SOUZA JÚNIOR, C.L. Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal. Piracicaba, FEALQ, 1989. 134p.
74. TAKEDA, C. Avaliação de progênies de feijoeiro do cruzamento "ESAL 501" x "A 354" em diferentes ambientes. Lavras, ESAL, 1990. 82p. (Tese MS).
75. TONGUTHAISRI, T. Genetic analysis of morphological characteristics of field bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as expressed in a diallel cross. East Lansing, Michigan State University, 1976. (Tese de Doutorado). E em CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL. Resúmenes analíticos sobre frijol. Cali, 1980. v.5, p.181-82.

76. VAN RHEENEN, H.A. A sub-lethal combination of two dominant factors in *Phaseolus vulgaris* L. Annual Report Bean Improvement Cooperative, 22:67-9, 1979.
77. VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E. & VIEGAS, G.P., eds. Melhoramento e produção do milho no Brasil. Campinas, Fundação Cargill, 1987. Cap.5, p.135-215.
78. ——— & BARRIGA, P. Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 486p.
79. VIANNA, R.T. & SILVA, J.C. Comparações de três métodos estatísticos de análises de variância em experimentos em "lattice" em milho (*Zea mays* L.). Experimentiae, Viçosa, 24(2):21-41, fev. 1978.
80. 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, 12(1):169-71, 1989.
81. VIEIRA, C. O feijoeiro-comum; cultura, doenças e melhoramento. Viçosa, Imprensa Universitária, 1967. 320p.

82. VIZGARRA, O.N. Capacidade de combinação de algumas cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) com diferentes mecanismos de resistência ao vírus do mosaico dourado. Lavras, ESAL, 1991. 78p. (Tese MS).
83. VOYSEST, O.V. Efecto de heterosis en rendimiento y sus componentes primários en frijol, *Phaseolus vulgaris* L. Investigaciones Agropecuárias, Lima, 3(1):10-6, ene./jun. 1972.
84. WESTERMANN, D.T. & CROTHERS, S.E. Plant population effects on the seed yield components of beans. *Crop Science*, Madison, 17(4):493-6, July/Aug. 1977.
85. WHITE, J.W.; MONTES, C. & MENDOZA, L.Y. Use of grafting to characterize and allelize hybrid dwarfness in common bean. *Euphytica*, Wageningen, 59:19-25, 1992.
86. YORK, D.W. & DICKSON, M.H. Segregation of a semi-lethal a crippled condition from crosses involving P.J. 165435. *Annual Report Bean Improvement Cooperative*, 18:88-9, 1975.
87. ZIMMERMANN, M.J.O.; ROSIELLE, A.A.; WAINES, J.G. & FOSTER, K.W. A heritability and correlation study and harvest index of common bean in soil crop and intercrop. *Field Crops Research*, Netherlands, 9:109-18, 1984.

APÊNDICE

TABELA A1 - Número de vagens por planta das progênies do cruzamento 'Jalo' x 'Small White'

Progênie	F ₃	F ₄	F ₅	Progênie	F ₃	F ₄	F ₅
1	12.65	8.76	10.95	48	13.51	8.02	10.16
2	10.50	5.65	9.82	49	19.71	7.05	11.04
3	17.11	10.07	8.03	50	11.87	8.19	9.57
4	11.89	6.65	7.17	51	17.53	9.54	6.24
5	19.82	12.12	10.11	52	12.71	10.46	8.76
6	15.53	8.11	7.34	53	15.75	10.06	7.22
7	13.08	7.55	8.72	54	12.16	11.63	14.22
8	10.03	7.20	7.85	55	8.60	4.98	5.69
9	42.45	13.08	7.04	56	13.88	6.53	10.81
10	15.41	9.31	11.11	57	15.93	14.18	7.27
11	15.93	8.76	6.57	58	12.62	10.49	13.71
12	11.02	7.95	9.10	59	7.67	10.50	7.80
13	11.53	7.18	5.47	60	10.79	13.27	9.91
14	12.01	7.56	8.97	61	12.86	8.13	6.44
15	14.94	5.83	8.78	62	14.93	10.73	15.97
16	8.75	9.92	6.08	63	8.85	12.91	7.47
17	12.60	11.75	8.93	64	14.70	9.68	7.68
18	17.75	8.12	7.22	65	5.17	10.63	8.46
19	13.27	6.87	10.75	66	7.25	8.38	8.93
20	14.33	7.38	6.53	67	9.14	6.86	9.14
21	10.96	12.75	9.95	68	12.04	9.62	9.61
22	11.11	11.33	5.57	69	9.76	11.93	8.38
23	10.53	4.72	6.22	70	13.16	10.88	8.22
24	15.82	10.07	10.07	71	8.96	6.59	5.89
25	26.03	7.03	9.38	72	10.77	8.00	10.58
26	8.96	7.04	6.62	73	15.05	11.12	8.63
27	13.94	12.29	9.10	74	14.79	10.16	7.61
28	18.36	13.94	10.97	75	13.70	6.03	5.85
29	18.72	7.72	6.68	76	16.12	8.87	7.13
30	14.04	13.68	11.44	77	13.18	5.99	6.00
31	15.45	8.02	7.15	78	22.08	8.49	8.95
32	17.17	6.97	7.53	79	15.27	6.79	7.43
33	12.24	11.91	7.69	80	10.64	12.15	8.39
34	17.37	7.15	8.32	81	7.90	7.58	6.74
35	15.18	7.93	7.68	82	9.81	5.44	7.42
36	8.94	8.63	8.34	83	17.66	9.29	7.80
37	11.56	5.79	6.23	84	15.91	6.82	7.62
38	14.02	9.66	8.24	85	19.54	10.01	5.34
39	13.76	10.12	9.52	86	12.49	6.87	5.90
40	18.60	7.82	7.91	87	16.19	12.22	10.40
41	11.25	12.55	8.57	88	11.95	9.81	9.02
42	6.42	6.74	7.91	89	14.26	15.13	10.94
43	12.94	11.27	8.99	90	11.53	6.81	9.09
44	16.07	13.09	9.72	91	14.17	8.56	8.31
45	11.48	10.08	7.33	92	10.33	8.13	8.81
46	11.90	7.61	9.35	93	11.33	9.27	9.54
47	7.68	6.01	5.97				

TABELA A2 - Número de sementes por planta das progêniees do cruzamento 'Jalo' x 'Small White'

Progênie	F ₃	F ₄	F ₅	Progênie	F ₃	F ₄	F ₅
1	46.31	35.28	39.90	48	45.83	25.11	35.21
2	30.64	14.99	23.69	49	95.74	27.94	39.94
3	66.69	37.17	29.98	50	58.72	33.33	36.54
4	52.69	25.74	34.84	51	60.07	35.10	26.86
5	74.72	46.18	40.16	52	48.85	41.00	30.54
6	53.59	26.74	28.15	53	70.28	37.10	27.29
7	44.83	19.79	25.37	54	46.45	37.19	49.88
8	32.63	22.40	24.54	55	36.75	17.91	19.36
9	168.05	49.38	24.96	56	53.11	21.36	42.29
10	55.91	32.77	45.51	57	56.27	50.97	18.69
11	55.53	27.15	23.56	58	44.98	39.09	54.29
12	43.76	31.44	38.16	59	29.30	48.68	29.51
13	36.91	24.46	18.43	60	45.06	45.48	28.06
14	42.21	23.00	24.35	61	56.65	30.62	22.06
15	55.04	24.03	34.04	62	50.06	34.84	48.52
16	37.51	34.35	19.42	63	35.19	48.35	24.09
17	33.25	34.90	26.86	64	39.15	30.14	19.77
18	69.03	24.15	26.40	65	20.32	39.19	33.02
19	49.87	21.26	40.55	66	28.95	28.81	33.58
20	47.73	22.47	22.56	67	38.74	28.68	35.23
21	46.75	48.57	39.53	68	55.09	39.22	36.57
22	42.57	54.99	24.24	69	38.05	43.86	33.33
23	34.83	12.84	19.28	70	46.41	39.54	27.77
24	53.92	31.91	34.36	71	27.15	21.71	18.99
25	112.91	35.58	38.94	72	38.62	29.02	37.11
26	29.26	26.90	26.22	73	40.05	28.81	25.13
27	45.77	49.87	31.69	74	63.61	36.68	26.71
28	68.58	49.94	36.97	75	56.37	20.64	21.57
29	76.95	31.09	25.91	76	54.91	24.52	21.42
30	66.54	52.85	44.75	77	58.26	21.37	24.60
31	41.33	24.85	20.03	78	77.88	31.14	27.96
32	89.99	30.58	32.05	79	62.04	23.62	27.36
33	61.48	49.18	32.09	80	39.68	41.73	29.76
34	73.81	27.66	28.96	81	29.27	24.24	19.36
35	67.78	28.59	23.89	82	28.43	16.60	20.22
36	31.99	29.60	27.88	83	72.17	38.73	29.25
37	40.45	14.46	17.31	84	47.88	18.26	30.08
38	40.52	35.43	26.61	85	68.59	31.97	18.86
39	58.60	37.77	30.64	86	49.75	23.82	18.69
40	66.25	22.29	24.50	87	48.08	41.54	34.55
41	37.22	41.10	31.50	88	46.60	37.00	28.18
42	20.23	21.84	24.58	89	44.56	74.50	44.87
43	51.42	37.78	29.74	90	44.25	22.65	33.40
44	75.05	46.21	35.82	91	52.68	28.01	30.62
45	29.62	35.45	23.13	92	42.45	30.59	39.95
46	42.46	24.50	34.30	93	36.59	24.94	31.60
47	30.83	22.30	22.51				

TABELA A3 - Peso de grãos (g/planta) das progêniees do cruzamento 'Jalo' x 'Small White'

Progênie	F ₃	F ₄	F ₅	Progênie	F ₃	F ₄	F ₅
1	9.74	7.50	9.47	48	8.60	4.96	7.13
2	6.35	3.15	4.82	49	14.63	4.60	7.00
3	11.96	5.94	5.70	50	10.45	5.80	6.46
4	10.84	5.15	7.36	51	9.46	5.66	3.99
5	15.37	9.04	6.42	52	9.33	7.72	5.53
6	10.38	4.55	4.27	53	13.00	6.43	4.91
7	11.51	4.29	5.79	54	7.72	6.24	7.62
8	5.63	4.26	4.76	55	7.87	3.98	4.02
9	37.52	9.88	4.99	56	9.85	3.52	7.28
10	9.92	6.03	7.20	57	9.73	9.61	4.20
11	11.06	5.80	4.63	58	8.04	7.12	8.45
12	9.48	5.02	6.99	59	5.39	7.68	5.10
13	8.39	5.80	4.38	60	8.61	9.29	6.59
14	9.91	5.47	6.27	61	9.46	6.43	4.42
15	11.05	4.69	6.91	62	9.58	7.44	9.91
16	8.88	8.27	4.58	63	6.59	8.24	4.34
17	6.99	6.25	5.34	64	7.80	6.98	4.71
18	11.60	5.25	5.22	65	4.92	8.26	7.98
19	7.86	3.28	6.26	66	7.72	5.54	6.04
20	9.49	4.70	4.60	67	5.49	4.63	5.53
21	8.04	9.68	6.75	68	9.25	6.39	5.88
22	11.53	11.95	6.07	69	7.26	8.03	5.70
23	6.25	2.37	3.84	70	7.66	5.79	5.42
24	9.50	5.00	5.51	71	5.88	5.33	4.53
25	26.58	6.50	7.98	72	7.95	5.44	6.56
26	5.14	5.44	5.09	73	9.26	7.10	6.06
27	8.78	8.47	5.94	74	11.80	6.63	4.39
28	10.69	8.19	6.79	75	12.05	4.13	4.69
29	14.73	5.71	5.02	76	11.94	5.09	4.05
30	12.10	9.63	9.69	77	11.93	4.96	4.97
31	10.38	6.28	4.56	78	12.41	5.46	4.92
32	16.04	4.93	5.44	79	11.08	3.70	4.22
33	11.23	8.51	5.52	80	7.85	9.46	6.44
34	13.18	4.50	5.26	81	4.21	4.75	3.45
35	12.93	5.02	4.47	82	5.70	3.66	4.27
36	6.83	5.78	6.36	83	11.84	6.81	5.08
37	10.81	3.91	4.91	84	11.59	4.10	5.99
38	12.58	8.70	6.31	85	15.41	6.10	3.87
39	14.85	9.01	6.44	86	8.43	4.05	3.34
40	11.17	3.79	4.64	87	9.61	8.63	6.78
41	9.85	8.49	6.07	88	8.01	6.93	4.81
42	5.37	5.45	5.98	89	8.55	9.92	5.76
43	9.08	8.39	6.93	90	7.20	3.55	5.83
44	13.50	8.00	6.96	91	10.53	6.14	6.03
45	8.42	7.71	4.79	92	10.81	6.34	8.71
46	5.35	3.96	5.27	93	8.68	5.51	7.27
47	4.97	4.93	4.23				

TABELA A4 - Peso de cem sementes (g) das progênies do cruzamento 'Jalo' x 'Small White'

Progênie	F ₃	F ₄	F ₅	Progênie	F ₃	F ₄	F ₅
1	20.01	22.06	24.06	48	18.49	19.51	19.66
2	20.99	23.61	20.60	49	15.40	16.36	17.82
3	18.20	16.53	18.86	50	17.89	17.84	17.59
4	20.00	20.88	20.78	51	15.06	16.94	15.76
5	20.69	19.47	16.09	52	19.09	18.98	18.22
6	18.54	17.18	14.60	53	18.49	17.47	18.16
7	25.85	23.78	24.19	54	17.24	17.11	15.93
8	18.76	19.89	19.50	55	20.91	23.17	21.35
9	22.16	20.11	20.24	56	18.38	16.99	17.47
10	17.71	18.76	16.48	57	17.30	19.25	21.66
11	20.12	21.30	20.52	58	18.63	19.27	16.66
12	19.96	16.19	19.61	59	17.91	16.70	17.96
13	21.67	24.23	23.86	60	18.35	21.22	23.99
14	22.94	24.87	24.99	61	16.30	21.79	20.24
15	20.82	19.62	20.08	62	19.65	21.80	20.19
16	22.35	25.03	24.26	63	18.93	17.06	17.36
17	21.38	18.14	19.65	64	22.62	22.99	23.45
18	16.32	22.74	20.69	65	22.96	22.60	23.92
19	15.38	15.89	15.63	66	26.52	19.29	17.96
20	18.56	21.45	19.89	67	15.46	16.62	15.41
21	17.83	20.57	17.91	68	17.72	15.98	16.51
22	26.79	21.51	25.56	69	19.87	18.45	17.22
23	18.48	19.15	19.41	70	17.59	14.57	19.90
24	17.86	15.73	17.06	71	24.17	24.79	24.18
25	24.22	19.64	19.25	72	21.26	19.64	18.13
26	18.85	21.23	19.41	73	24.73	24.87	23.85
27	19.64	17.34	20.14	74	19.56	18.26	16.09
28	15.80	16.31	18.67	75	20.79	20.60	21.75
29	18.99	19.38	20.78	76	21.53	21.05	19.10
30	17.97	18.76	21.03	77	19.77	23.32	21.58
31	24.65	26.25	24.75	78	15.98	17.19	17.67
32	18.17	16.02	18.44	79	18.46	15.75	15.87
33	17.63	17.43	17.26	80	20.30	23.23	22.25
34	17.91	17.21	18.41	81	14.92	19.80	17.93
35	18.33	18.94	20.07	82	22.19	21.89	20.86
36	20.03	20.76	22.45	83	16.75	17.29	16.81
37	25.52	28.25	29.31	84	25.19	22.70	21.30
38	27.51	25.06	26.00	85	23.09	20.37	20.46
39	22.77	25.12	23.02	86	17.60	17.41	18.98
40	17.90	17.93	18.99	87	20.99	20.48	20.38
41	26.44	20.45	19.76	88	17.70	19.07	18.47
42	31.34	26.59	24.95	89	21.61	13.49	12.93
43	19.08	22.31	22.86	90	16.11	16.95	17.34
44	18.19	22.09	20.40	91	23.73	21.61	20.13
45	27.96	21.25	24.37	92	25.12	19.64	20.01
46	12.94	16.02	14.98	93	23.86	23.32	22.75
47	16.61	23.82	21.77				