

SIBILA GRIGOLO

HETEROSE NO CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO

Dissertação apresentada como requisito parcial para obtenção do título de Mestre no Curso de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade do Estado de Santa Catarina – UDESC

Orientador: Dr. Jefferson Luís MeirellesCoimbra

Co-orientadora: Dra. Ana Carolina da Costa Lara Fioreze

**LAGES
2018**

Ficha catalográfica elaborada pelo(a) autor(a), com auxílio do programa de geração automática da
Biblioteca Setorial do CAV/UDESC

Grigolo, Sibila
Grigolo, Sibila. Heterose e caráter distribuição radicular em feijão / SIBILA GRIGOLO. - Lages, 2018.
54 p.

Orientador: Jefferson Luís Meirelles Coimbra
Co-orientadora: Ana Carolina da Costa Lara Fioreze
Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias, Programa de Pós-Graduação, Lages, 2018.

1. Phaseolus vulgaris L.. 2. Sistema radicular. 3. Grupos gênicos. 4. Vigor híbrido. I. Meirelles Coimbra, Jefferson Luís. II. da Costa Lara Fioreze, Ana Carolina. , .III. Universidade do Estado de Santa Catarina, Centro de Ciências Agroveterinárias, Programa de Pós-Graduação .IV. Título.

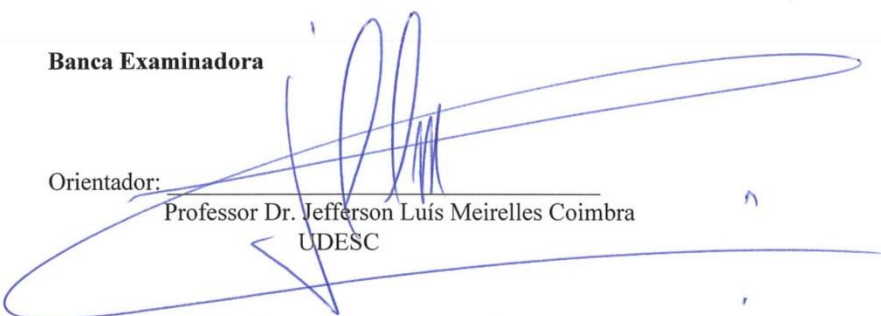
SIBILA GRIGOLO

HETEROSE NO CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO

Dissertação apresentada a Universidade do Estado de Santa Catarina no Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal.


Banca Examinadora

Orientador:



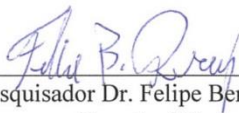
Professor Dr. Jefferson Luís Meirelles Coimbra
UDESC

Membro:



Professor Dr. Sydney Antonio Frehner Kavalco
Epagri - SC

Membro:



Pesquisador Dr. Felipe Bermudez Pereira
Epagri - SC

Lages, 05 de abril de 2018.

RESUMO

A cultura do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é amplamente difundida em todo território nacional. Contudo, ainda é uma espécie sensível a estresses abióticos. O estudo para compreensão e elucidação do comportamento da distribuição radicular em feijão, pode auxiliar no desenvolvimento de genótipos mais tolerantes a condições climáticas adversas. Para tanto a realização de cruzamentos envolvendo genitores dentro e entre grupos gênicos, contribui para estimação de quais ações gênicas estão envolvidas na expressão do caráter. Sendo assim, este trabalho teve como objetivos: i) verificar a ocorrência de heterose em populações híbridas F_1 oriundas de cruzamentos dentro e entre grupos gênicos para o caráter distribuição radicular; ii) avaliar a distribuição radicular em populações segregantes F_2 , a fim de verificar o comportamento desta em relação a média dos seus genitores inferindo sobre sua ação gênica. Foi realizado um dialelo completo com seus recíprocos, com seis genitores resultando em 30 populações F_1 e 30 populações F_2 . Os experimentos foram realizados em condições de campo, nos anos agrícolas de 2016/17 em delineamento inteiramente casualizado em 2017/18 em delineamento em látice 8x8 simples, na área experimental pertencente ao IMEGEM – UDESC. Para avaliação da distribuição radicular foi utilizado o método adaptado de Bohm (1979). As populações híbridas responderam na mesma proporção às mudanças de ambiente, resultando na ausência de interação genótipo x ano. As comparações entre híbridos oriundos de cruzamentos dentro de cada pool gênico vs. média dos genitores não resultaram em heterose. Para as comparações entre grupos gênicos foram observadas diferenças significativas apenas entre BRS Embaixador vs. IPR Uirapuru, CBS14 vs. IPR Uirapuru e BAF53 vs. IPR Uirapuru vs. a média dos genitores. A ausência de heterose no caráter raiz pode ser explicada pelo grau de parentesco entre os grupos gênicos, bem como algumas interações epistáticas. As populações segregantes F_2 , apenas as combinações gênicas BAF07_BAF53 e IPR Uirapuru_BAF53 foram estatisticamente diferentes a média dos pais. A combinação BAF07_BAF53 resultou na superioridade de aproximadamente 17%, e a combinação IPR Uirapuru_BAF53 teve média 17% inferior em relação a média dos pais. Em função dos resultados obtidos, para exploração da heterose deve-se utilizar genitores de diferentes grupos distintos. A semelhança entre as médias dos genitores e populações segregantes F_2 pode ser indicativo da presença de blocos gênicos semelhantes que governam o caráter impedindo a recombinação gênica. Para tanto, a utilização de ciclos recorrentes de hibridação e metodologia direcionada devem ser utilizados para permitir a quebra de possíveis blocos gênicos que governam o caráter e, concomitante a isso, inferir detalhadamente sobre as ações gênicas presentes na expressão do mesmo.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L. Sistema radicular. Grupos gênicos. Vigor híbrido.

ABSTRACT

Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is widely distributed throughout Brazil. However, it is still a species sensitive to abiotic stresses. The study to understand and elucidate the behavior of root distribution in beans may help in the development of genotypes more tolerant to adverse climatic conditions. Therefore the realization of crosses involving parents within and between gene groups, contributes to pet which gene actions are involved in the character expression. Thus, the objective of this work was to: i) verify the occurrence of heterosis in hybrid F₁ populations from crosses within and between gene groups for the root distribution; ii) evaluate the root distribution in segregating populations F₂, in order to verify the behavior of this in relation to the average of their parents inferring about their gene action. A complete diallel with their reciprocals was performed, with six parents resulting in 30 F₁ populations and 30 F₂ populations. The experiments were carried out in field conditions, in the agricultural years of 2016/17 in a completely randomized design and in 2017/18 in a simple 8x8 lattice design in the experimental area belonging to IMEGEM - UDESC. To evaluate the root distribution, the method adapted from Bohm (1979) was used. Hybrid populations responded in the same proportion to environmental changes, resulting in absence of genotype x year interaction. Comparisons between hybrids from crosses within each gene pool mean did not result in heterosis. For the comparisons between gene groups, significant differences were observed only between BRS Embaixador vs. IPR Uirapuru, CBS14 vs. IPR Uirapuru and BAF53 vs. IPR Uirapuru the average of the parents. The absence of heterosis in the root character can be explained by the degree of kinship between the gene groups, as well as some epistatic interactions. The F₂ segregant populations, only the genetic combinations BAF07_BAF53 and IPR Uirapuru_BAF53 were statistically different from the parents' average. The combination BAF07_BAF53 resulted in the superiority of approximately 17%, and the combination IPR Uirapuru_BAF53 averaged 17% lower than the parents' average. Depending on the results obtained, for exploration of heterosis, parents of different groups should be used. The similarity between the means of the parents and F₂ segregating populations may be indicative of the presence of similar gene blocks that govern the character, preventing gene recombination. For this, the use of recurrent cycles of hybridization and directed methodology should be used to allow the breakdown of possible gene blocks that govern the character and, at the same time, to infer in detail about the gene actions present in the expression of the same.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L. Root system. Genic groups. Hybrid vigor.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Imagem digital demonstrando as raízes expostas no perfil do solo e as quadrículas em que se avaliou presença e ausência de raiz até a camada de 30cm de solo.22
- Figura 2 - Estimativa da distribuição radicular em feijão para as gerações F_1 e geração F_2 juntamente com os respectivos genitores que compuseram a hibridação. UDESC – IMEGEM, Lages, SC.....45

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Descrição dos genitores utilizados para obtenção dos híbridos F ₁ em feijão.....	20
Tabela 2 - Esquema de dialelo entre seis genótipos de feijão BAF07, BAF35, IPR Uirapuru, BAF53, CBS14 e BRS Embaixador e suas progênies. UDESC – IMEGEM, Lages, 2018.....	21
Tabela 3 - Análise de variância conjunta e seus respectivos graus de liberdade correspondente ao caráter distribuição radicular. UDESC-IMEGEM, Lages SC, Brasil.....	24
Tabela 4 - Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular entre híbridos versus a média dos seus respectivos genitores, dentro de cada grupo gênico. Comparações realizadas para dois anos agrícolas (2016/17 e 2017/18). UDESC-IMEGEM, Lages SC, Brasil.	25
Tabela 5 - Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular entre híbridos versus e a média dos seus respectivos genitores, entre grupos gênicos diferentes. Comparações realizadas para dois anos agrícolas (2016/17 e 2017/18). UDESC-IMEGEM, Lages SC.....	27
Tabela 6 - Características dos genitores BAF07, BAF35, IPR Uirapuru, BAF53, CBS14 e BRS Embaixador selecionados para compor o dialelo completo com os seus recíprocos. UDESC-IMEGEM, Lages – SC.	34
Tabela 7 - Análise de variância e seus respectivos graus de liberdade (GL) correspondente ao caráter distribuição radicular, considerando 6 genitores, 29 populações híbridas F ₁ e 29 populações segregantes F ₂ de feijão em um delineamento em látice parcialmente balanceado 8x8 simples, na safra de 2017/18. UDESC – IMEGEM, Lages.	36
Tabela 8 - Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular em populações híbridas F ₁ de feijão oriundas de um dialelo completo com os genitores BAF07, BAF35, BAF53, CBS14, IPR Uirapuru e BRS Embaixador. UDESC-IMGEM, Lages-SC, ano agrícola 2017/18.....	38
Tabela 9 - Estimativa de contrastes para o caráter distribuição radicular de 29 populações segregantes F ₂ vs. à média dos pais. UDESC-IMGEM, Lages-SC, ano agrícola 2017/18.	42

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	15
2	CAPÍTULO I: HETEROSE PARA O CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO COMUM	17
2.1	RESUMO.....	17
2.2	ABSTRACT	17
2.3	INTRODUÇÃO	18
2.4	MATERIAL E MÉTODOS	20
2.4.1	<i>Obtenção das constituições genéticas e descrição do experimento</i>	20
2.4.2	<i>Análise Estatística</i>	23
2.5	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	23
2.6	CONCLUSÃO.....	30
3	CAPÍTULO II: HETEROSE E SUPERIORIDADE DE POPULAÇÕES SEGREGANTES F₂ PARA O CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO	31
3.1	RESUMO.....	31
3.2	ABSTRACT	31
3.3	INTRODUÇÃO	32
3.4	MATERIAL E MÉTODOS	33
3.4.1	<i>Obtenção das constituições gênicas e descrição do experimento</i>	33
3.4.2	<i>Análise Estatística</i>	35
3.5	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	36
3.6	CONCLUSÃO.....	46
	REFERÊNCIAS	47

1 INTRODUÇÃO GERAL

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado um dos grãos de maior importância para a alimentação humana e relevante econômica e socialmente. Atualmente, a cultura do feijão, abrange diferentes perfis de produtores, desde lavouras com elevado investimento a lavouras de subsistência, que normalmente são cultivadas em áreas marginais e com baixa investimento. Considerando a safra total de feijão do Brasil, estima-se que a área utilizada neste último ano agrícola de 2017/18, ficará em torno de 3.194 mil ha, resultando em uma produção de aproximadamente 3.300 mil toneladas de feijão (IBGE, 2017). Isso resulta em uma produtividade média de 1.033 kg.ha⁻¹, muito aquém do potencial da cultura. Analisando a série histórica da cultura disponibilizado pela CONAB (2017), da safra de 1980/81 para a safra estimada de 2016/17 há uma redução de 2500 mil hectares de área destinada a produção e um aumento de 990 toneladas na produção do grão, com produtividade de grãos de 423 kg.ha⁻¹ na safra de 1980/81, para a estimativa de 1100 kg.ha⁻¹ na safra de 2016/17. É exíguo o crescimento da produtividade da cultura do feijão em contraste com commodities agrícolas no período apresentado. Entretanto, a partir dos dados mencionados, a diminuição da área cultivada não ocasionou queda acentuada na produção do grão.

Em 1932, o Instituto Agrônomo (IAC) desenvolveu pesquisas com a cultura do feijão através de avaliações sobre a capacidade produtiva, porte de planta e resistência a doenças, dando início ao melhoramento genético do feijão (CHIORATO; CARBONELL, 2014). Desde então, outras instituições, majoritariamente públicas, empreenderam pesquisas visando a melhoria da cultura. Considerada uma espécie não cêntrica, a espécie foi domesticada em dois eventos independentes, na Mesoamérica e nos Andes formando dois pools gênicos principais, e um terceiro centro localizado na região da Colômbia (KOENIG; GEPTS 1989; GIOIA et al., 2013). Esse fato evolutivo contribuiu para a elevada variabilidade genética e, além disso, muitos cruzamentos dirigidos foram realizados tanto dentro quanto entre grupos gênicos com o objetivo de explorar a diversidade e ampliar a base genética (BOREL et al., 2016).

O maior enfoque no desenvolvimento de cultivares de feijão, sempre foi destinado a melhoria da parte aérea da planta. Contudo, com um rendimento de grãos instável, aliado a imprevisibilidade das condições climáticas, os programas de

melhoramento vêm priorizando as características relacionadas à raiz da planta a fim de aumentar a produtividade de grãos (HENRY et al., 2008). A distribuição da raiz pode ser definida como a presença de raízes em um gradiente específico (LYNCH, 1995). Uma adequada e profunda distribuição radicular pode possibilitar um incremento na produtividade da planta decorrente do fato de que os nutrientes e a demanda hídrica são distribuídas de forma desigual no solo (LYNCH, 1995; 2007).

De modo geral, o feijão apresenta um sistema radicular pouco desenvolvido em que a maior concentração de raiz está limitada a camada superficial do solo, geralmente de 0-20 centímetros, conferindo à espécie uma alta sensibilidade a estresses hídricos. A ocorrência e influência destes fatores são imprevisíveis e alteram-se ano a ano, de região para região (ASSEFA et al., 2014). Devido a domesticação independente dos grupos gênicos, dentre outras características, o sistema radicular pode apresentar diferenças entre os genótipos. Rosado (2012) relata que genótipos de origem andina investem maior energia para o desenvolvimento de raízes superficiais, ao contrário de genótipos de origem mesoamericana que são mais propensos a ter maior crescimento em profundidade. Polaina et al. (2016) também comparando genótipos das diferentes origens, sugere que os feijões oriundos da mesoamérica são mais resistentes a períodos de estresse hídrico devido à maior profundidade de enraizamento.

A seleção de genótipos que apresentem uma boa distribuição radicular, maior volume de raízes, profundidade e raízes mais ativas na absorção (raízes finas), em todas as camadas do solo podem amenizar às condições adversas imprevistas, podendo acarretar em estabilidade na produtividade da cultura (DE ALMEIDA, 2016). Para tanto, o caminho na seleção de indivíduos que apresentem tais características é oneroso. Considerando a complexidade e a carência de estudos da arquitetura do sistema radicular, a base genética das características relacionadas ao sistema radicular não estão plenamente esclarecidas (PAEZ-GARCIA et al., 2015).

Com o intuito de estudar a genética da distribuição radicular do feijão, este trabalho teve como objetivo verificar a ocorrência de heterose e superioridade de populações segregantes F_2 para o caráter distribuição radicular em feijão em populações F_1 oriundas de cruzamentos dentro e entre grupos gênicos.

2 CAPÍTULO I: HETEROSE PARA O CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO COMUM

2.1 RESUMO

A heterose está dentre os fenômenos mais estudados desde a concepção da genética. O conhecimento deste fenômeno no caráter distribuição radicular em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) pode auxiliar no desenvolvimento de genótipos mais tolerantes aos estresses abióticos. O objetivo foi verificar a ocorrência de heterose para o caráter distribuição radicular em populações híbridas F₁ de feijão oriundos de cruzamentos dentro e entre grupos gênicos. Foram avaliadas 36 populações (seis genitores e 30 híbridos) oriundos de dialelo completo com recíprocos, em condições de campo nos anos agrícolas de 2016/17 e 2017/18. A distribuição radicular foi avaliada pelo método adaptado de Bohm (1979). A distribuição radicular foi alterada significativamente entre anos agrícolas, segundo a análise de variância conjunta. Entretanto, os genótipos responderam na mesma proporção às mudanças de ambiente. As comparações entre híbridos oriundos de cruzamentos dentro de cada pool gênico vs. média dos genitores não resultaram em heterose, revelando comportamento similar entre as progênes e genitores quanto à distribuição radicular. Já, às comparações entre grupos gênicos, foram observadas diferenças significativas apenas entre BRS Embaixador vs. IPR Uirapuru, CBS14 vs. IPR Uirapuru e BAF53 vs. IPR Uirapuru vs. a média dos genitores. A ausência de heterose no caráter raiz pode ser explicada pelo grau de parentesco entre os grupos gênicos, bem como algumas interações epistáticas. O caráter distribuição radicular em feijão não revela heterose quando estão envolvidos genitores de mesmo grupo gênico, mas combinações entre grupos gênicos distintos podem ser exploradas na geração de vigor híbrido, independente das condições de ambiente.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L.. Vigor híbrido. Hipóteses genéticas. Grau de parentesco.

2.2 ABSTRACT

Heterosis is among the most studied phenomena since the conception of genetics. The knowledge of this phenomenon in the root distribution in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) can help in the development of genotypes more tolerant to abiotic stresses. The objective was to verify the occurrence of heterosis for the root distribution in hybrid F₁ populations of beans from crosses within and between gene groups. Sixty six populations (six parents and 30 hybrids) from complete diallel with reciprocals were evaluated under field conditions in the agricultural years of 2016/17 and 2017/18. The root distribution was evaluated by the method adapted from Bohm (1979). The root distribution was significantly altered between growing seasons, according to the analysis of variance. However, genotypes responded in the same proportion to environmental changes. Comparisons between hybrids from crosses within each gene pool mean of the parents did not result in heterosis, revealing similar behavior among progenies and parents regarding root distribution. Already, to

the comparisons between gene groups, significant differences were observed only between BRS Embaixador vs. IPR Uirapuru, CBS14 vs. IPR Uirapuru and BAF53 vs. IPR Uirapuru vs. the average of the parents. The absence of heterosis in the root character can be explained by the degree of kinship between the gene groups, as well as some epistatic interactions. The root distribution in beans does not reveal heterosis when parents of the same gene group are involved, but combinations between distinct gene groups can be exploited in the generation of hybrid vigor, regardless of environmental conditions.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L. Hybrid vigor. Genetic hypotheses. Degree of kinship.

2.3 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa de ciclo anual de grande importância econômica-social, integrado no hábito alimentar da maior parte da população brasileira, gerando ocupação e renda durante o período de cultivo. Apesar de sua elevada importância, o feijão é extremamente sensível a condições adversas de ambiente, podendo sua produção ser severamente afetada. A frequente ocorrência de intempéries climáticas, aliado ao baixo investimento em fertilização e irrigação (produção *low input*), faz com que a produtividade de grãos fique a mercê de fatores não controlados (REYNOLDS-HENNE et al., 2010; SEIDEL et al., 2016).

A fim de atenuar essas imprevisibilidades de fatores não controlados, os programas de melhoramento de plantas devem conhecer o genótipo de forma integral, inclusive o sistema radicular. Visto que o caráter distribuição radicular implica diretamente no entendimento do desempenho da planta como um todo (TOPP et al., 2016) e resulta em plantas mais eficientes no uso dos recursos hídricos e nutricionais. Apesar da expressiva importância das raízes como um caráter relacionado a tolerância aos principais estresses abióticos, a seleção deste caráter, principalmente em condições de campo não tem sido rotina nos programas de melhoramento vegetal. Aliado à laboriosa fenotipagem, pouco se conhece sobre mecanismos genéticos envolvidos na expressão deste caráter.

Dentre os fenômenos mais estudados desde a concepção da genética, pode ser citada a heterose (KHOTYLEVA et al., 2017). Tema de publicações há mais de 100 anos, as primeiras publicações (SHULL, 1908; EAST, 1912, 1936) forneceram as bases para criação dos híbridos, não apenas em milho, mas em outras culturas valiosas. Foram propostos basicamente três modelos teóricos para explicação da

heterose, a hipótese da dominância, hipótese da sobredominância e a hipótese da epistasia. Entretanto, a base genética da heterose permanece indefinida, embora seja aceito que resulte da ação combinada de genótipos divergentes e que uma série de mecanismos esteja envolvida (BIRCHLER et al., 2010; CHEN, 2013; SCHNABLE; SPRINGER, 2013). Geralmente, quanto maior a distância entre os genitores maior a chance da expressão da heterose (EAST; HAYES, 1912).

Em comparação às espécies alógamas, como o milho, a heterose em plantas autógamas é pouco explorada, visto ao elevado custo de produção de sementes híbridas em escala comercial, como no caso do feijão. Entretanto, em um programa de melhoramento é indispensável a avaliação do vigor híbrido para seleção de constituições genéticas superiores e formação de novas linhagens melhoradas. Assim, a heterose pode ser positivamente utilizada para seleção de genótipos tolerantes aos estresses abióticos, como por exemplo, com maior distribuição radicular.

Uma das principais suposições para ocorrência de heterose parte da divergência genética entre os genitores, o cruzamento entre subespécies/pools gênicos distintos podem promover maiores efeitos deste fenômeno. Particularmente, no caso do feijão existem dois principais centros de domesticação, os chamados grupos gênicos Andino e Mesoamericano (KOENIG; GEPTS 1989; GIOIA et al., 2013; FREITAS 2006). Estes dois grupos apresentam elevada variabilidade genética para diversos caracteres na cultura, sendo amplamente utilizados nos programas de melhoramento com o intuito de desenvolver ideótipos que reúnam caracteres de interesse. Entretanto, os efeitos da hibridação dentro dos grupos gênicos, como entre os grupos gênicos e seus efeitos sobre a heterose para a distribuição radicular ainda são desconhecidos.

Diante do exposto, o objetivo deste trabalho foi verificar a ocorrência de heterose para o caráter distribuição radicular em feijão em populações F_1 oriundas de cruzamentos dentro e entre grupos gênicos.

2.4 MATERIAL E MÉTODOS

2.4.1 Obtenção das constituições genéticas e descrição do experimento

Foram selecionados seis genótipos de feijão para o desenvolvimento das hibridações artificiais. Destes, três genótipos representando o grupo mesoamericano e três genótipos representando o grupo andino. A descrição dos genótipos a respeito de sua variabilidade genética quanto ao grupo gênico, grupo comercial, tipo de hábito de crescimento, bem como a origem das sementes está descrito na Tabela 1.

Tabela 1 - Descrição dos genitores utilizados para obtenção dos híbridos F₁ em feijão.

Genótipo	Grupo gênico	Grupo comercial	Tipo*	Origem
BAF07	Mesoamericano	Preto	III	Acesso CAV/UEDESC
BAF35	Mesoamericano	Carioca	III	Acesso CAV/UEDESC
IPR Uirapuru	Mesoamericano	Preto	II	Cultivar
BAF53	Andino	Cor (bege)	I	Acesso CAV/UEDESC
CBS14	Andino	Cor (branco)	I	Acesso Curitibanos/UFSC
BRS Embaixador	Andino	Cor (vermelho)	I	Cultivar

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

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

Os seis genitores foram hibridados em um esquema de dialelo completo com seus recíprocos, como disposto na Tabela 2. O procedimento foi realizado em casa de vegetação em junho de 2016, com temperatura e umidade controladas. Foram alocados vasos de plástico com capacidade de cinco litros, preenchidos com substrato pronto para utilização contendo turfa, vermiculita, calcário, gesso agrícola e fertilizante NPK. Em função das diferenças de ciclo entre os genótipos, as sementes de cada genótipo foram semeadas em diferentes datas possibilitando o florescimento em diferentes dias para realização dos cruzamentos. As hibridações foram feitas segundo a metodologia de Vieira (1967), com emasculação floral.

Tabela 2 - Esquema de dialelo entre seis genótipos de feijão BAF07, BAF35, IPR Uirapuru, BAF53, CBS14 e BRS Embaixador e suas progênes. UDESC – IMEGEM, Lages, 2018.

♀/♂	BAF07	BAF35	IPR Uirapuru	BAF53	CBS14	BRS Embaixador
BAF07	-	P01	P02	P04	P07	P11
BAF35	P16	-	P03	P05	P08	P12
IPR Uirapuru	P17	P21	-	P06	P09	P13
BAF53	P18	P22	P25	-	P10	P14
CBS14	P19	P23	P26	P28	-	P15
BRS Embaixador	P20	P24	P27	P29	P30	-

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: P01: genitor feminino – BAF 07 x genitor masculino – BAF 35

Após a obtenção das sementes híbridas (F_1), o experimento foi implantado em condições de campo em novembro da safra 2016/17 e outubro da safra 2017/18. A área experimental localizou-se no Instituto de Melhoramento Genético e Molecular – IMEGEM, na Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC), em Lages. A área está localizada a 950 m de altitude, com clima característico cfb temperado (mesotérmico úmido e verão ameno) segundo Koppen (1918). O solo do local é classificado como Cambissolo Húmico Alumínico Léptico, com horizonte A moderado, textura argilosa e relevo ondulado.

Os seis genitores e as 30 populações híbridas (36 populações), foram avaliados por meio de um delineamento experimental inteiramente casualizado, com duas repetições. As parcelas foram compostas por quatro linhas de quatro metros de comprimento espaçadas entre 0,45m. Entre as unidades experimentais foi deixado um espaço de 0,90m possibilitando a execução das avaliações referente à distribuição radicular.

Visto a impossibilidade de produção de sementes híbridas de feijão em larga escala para avaliação em condições de campo, nas linhas internas das parcelas de avaliação dos híbridos F_1 (A x B) foram semeados o respectivo genitor materno do cruzamento (A). Já, quando a unidade experimental foi composta pelas cultivares IPR Uirapuru e BRS Embaixador e pelos acessos BAF 07, BAF 35, BAF 53 e CBS 14 (genitores), as quatro linhas foram constituídas pelas mesmas sementes diferenciando apenas na densidade de sementes entre as linhas internas e externas. As linhas externas de cada unidade experimental foram semeadas a 0,50m entre sementes, totalizando oito sementes por linha. Enquanto que nas linhas internas de

cada unidade experimental, foi utilizada uma densidade de semeadura de 12 sementes por metro linear.

Após a instalação do ensaio, quando as plantas apresentavam-se em pleno florescimento (estágio R6 da escala do CIAT), foi aleatoriamente escolhida uma planta de cada linha externa para avaliação da distribuição radicular. Nas plantas escolhidas, foram abertos perfis perpendiculares à linha de semeadura do lado externo, a 0,05m das plantas, e as raízes foram expostas com hastes pontiagudas, conforme método adaptado de Bohm (1979). No perfil aberto, e com as raízes devidamente expostas, foi colocado um retângulo com dimensões de 0,5m de largura por 0,3m de altura, subdividido em quadriculas com 0,05m de lado, contabilizando 60 quadriculas. Utilizando uma câmera fotográfica, posicionada à uma distância média de 0,6m da grade quadriculada, foi fotografado o perfil para posterior avaliação, como demonstrado na Figura 1. Por meio da fotografia digital, foi determinada a distribuição de raiz no sistema binário, denominação de presença (1) e ausência (0) das raízes em cada quadricula.

Figura 1 - Imagem digital demonstrando as raízes expostas no perfil do solo e as quadriculas em que se avaliou presença e ausência de raiz até a camada de 30cm de solo.



Fonte: Elaborado pela autora, 2018

2.4.2 Análise Estatística

Todas as análises foram executadas no procedimento *PROC GLM* do SAS (LITTELL et al. 2006). Os dados foram analisados individualmente para cada ano agrícola (2016/17 e 2017/18) segundo o modelo estatístico: $y_{ij} = \mu + pop_i + \varepsilon_{ij}$, sendo que: y_{ij} representa a observação obtida para o caráter distribuição radicular; μ é o efeito da média geral; pop_i efeito da i -ésima população e ε_{ij} efeito associado ao resíduo.

Além disso, os dados obtidos nos dois anos agrícolas foram avaliados conjuntamente segundo o modelo estatístico: $y_{ijk} = \mu + pop_i + ano_j + pop_i*ano_j + \varepsilon_{ijk}$, sendo que: y_{ijk} representa a observação obtida para o caráter distribuição radicular; μ é o efeito da média geral; pop_i efeito da i -ésima população, ano_j efeito do j -ésimo ano, pop_i*ano_j efeito da interação do nível da i -ésima população com nível do j -ésimo ano e ε_{ijk} efeito associado ao resíduo.

Foram realizadas comparações de interesse pela técnica de contrastes univariados a fim de quantificar os efeitos da heterose. A heterose foi determinada pela diferença entre a média da população F_1 menos a média de seus respectivos genitores, utilizando a fórmula $h = F_1 - \left(\frac{P_1 + P_2}{2}\right)$. A seguinte estrutura de comparação foi realizada para os cruzamentos diretos e recíprocos: a) Híbridos F_1 vs. média dos genitores envolvidos na hibridação dentro dos grupos gênicos; b) Híbridos F_1 vs. média dos genitores envolvidos na hibridação entre grupos gênicos.

2.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na análise de variância conjunta não foi verificada diferença significativa entre as populações estudadas. Além disso, pode ser observado que a distribuição radicular foi significativamente afetada pelo fator ano (Tabela 3). Entretanto, a interação população*ano não foi significativa. Corroborando com resultados encontrados por Velho et al. (2018) em que não houve interação entre os anos e genótipos avaliados para o caráter distribuição radicular. Provavelmente, as populações avaliadas responderam nas mesmas proporções à mudança nos ambientes, revelando o mesmo padrão de distribuição radicular tanto no ano 2016/17 como em 2017/18, não ocorrendo alterações na classificação das mesmas. Tal fato pode ser explicado,

pois, de maneira geral, tanto os genitores como suas progênes F_1 revelaram médias inferiores para a distribuição radicular no ano 2016/17, comparativamente ao ano de 2017/18.

Tabela 3 - Análise de variância conjunta e seus respectivos graus de liberdade correspondente ao caráter distribuição radicular. UDESC-IMEGEM, Lages SC, Brasil.

Fonte de variação	Graus de liberdade	Quadrado médio	Pr> F
População	32	0,0095	0,2222
Ano	1	2,5 176	<0,0001
População *Ano	31	0,0110	0,1101
Resíduo	62	0,0076	
Total	126		

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

Diante dos resultados obtidos, mesmo que a análise de variância não tenha revelado diferenças significativas entre as populações, torna-se válido inspecionar as médias peculiarmente. Isto porque, a análise de variância constitui uma *análise global da variação* e a sua região de inferência não é necessariamente a mesma região de inferência de um teste de médias (CARDELLINO; SIEWERDT, 1992). Assim, como o interesse do melhorista de plantas geralmente constitui em combinações específicas, todo esforço de separar as variações genéticas das variações casuais é válido. Para tanto, foram realizadas comparações através de contrastes entre e dentro de grupos gênicos para cada ano agrícola.

Em relação ao grupo gênico Mesoamericano, os acessos BAF07, BAF35 e a cultivar IPR Uirapuru quando hibridados entre si, resultaram em progênes não significativamente diferentes dos seus pais. Este resultado foi verificado para todas as constituições genéticas nos dois anos agrícolas (Tabela 4). Da mesma forma, os resultados encontrados podem ser expandidos para os cruzamentos entre os genitores pertencentes ao grupo gênico andino (acessos BAF53, CBS14 e a cultivar BRS Embaixador). As hibridações dentro de cada *pool* gênico não resultaram na expressão da heterose (Tabela 4).

Tabela 4 - Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular entre híbridos versus a média dos seus respectivos genitores, dentro de cada grupo gênico. Comparações realizadas para dois anos agrícolas (2016/17 e 2017/18). UDESC-IMEGEM, Lages SC, Brasil.

Grupo gênico	Combinação híbrida *	2016/17	2017/18
Mesoamericana nos	BAF07_IPR Uirapuru	-0,0292	0,0125
	BAF35_BAF07	0,0833	0,0938
	BAF35_IPR Uirapuru	0,1291	0,0500
	IPR Uirapuru_BAF07	0,0209	-0,0002
	IPR Uirapuru_BAF35	0,0792	-0,0291
Andinos	CBS14_BAF53	0,0167	-0,0229
	CBS14_BRS Embaixador	0,0834	-0,1520
	BAF53_CBS14	0,0584	0,0189
	BAF53_BRS Embaixador	-0,0082	-0,0625
	BRS Embaixador_CBS14	0,0166	-0,0229
	BRS Embaixador_BAF53	-0,332	-0,1083

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: * A combinação híbrida foi comparada aos respectivos genitores.

A base genética da heterose tem sido explicada basicamente pelas teorias de dominância e sobredominância, em que a presença de alelos divergentes em um mesmo loco resultante da hibridação entre genitores contrastantes, pode condicionar a manifestação da heterose. A teoria de dominância foi proposta por Davenport (1908), Bruce (1910) e Keeble e Pellew (1910). Estes autores buscaram elucidar a heterose pela ação de complementariedade dos alelos dominantes superiores de ambos os genitores. Concomitantemente, Shull (1908) e East (1908) propuseram a teoria de sobredominância para explicação da heterose. A teoria da sobredominância foi proposta pela condição heterozigótica dos locos que controlam o caráter. A presença de alelos contrastantes em cada loco provocaria a ativação de rotas bioquímicas, que somadas, resultariam em desempenho superior aos indivíduos que apresentam um único tipo de alelo em cada loco.

Nos primeiros anos de estudo sobre o fenômeno da heterose, East e Hayes (1912) relataram que a “quantidade de heterose” expressa em uma planta F_1 é aproximadamente proporcional à disparidade genética entre os genitores utilizados na hibridação. Fato esse confirmado por East (1936) em estudos de plantas de diversos gêneros como *Capsicum*, *Fragaria*, *Linum*, *Phaseolus*, *Nicotiana*, *Oxalis*, *Solanum*, *Zea*, *Curcubita*, *Begonia*, entre outros, desde que a ontogenia seja normal.

No decorrer dos anos, outras linhas de pesquisas realizadas por Allard (1971), Hallauer et al. (1988), Zhou et al. (2012) e Smith e Lee (2016) confirmam as teorias anteriores, e acrescentam que existe relação negativa entre o nível de parentesco genético e heterose. Quanto mais alelos duas linhagens consanguíneas compartilham em comum, menor a expressão da heterose é observada. De acordo com o exposto, supõem-se que os genótipos não apresentam divergência genética para o caráter distribuição radicular dentro dos grupos gênicos.

Veloso (2014), estimando a divergência genética para características de interesse agrônomo em cultivares de feijão oriundos de diversos locais do Brasil, evidenciou a existência de alelos específicos do grupo preto também encontrados no grupo carioca, revelando a existência de parentesco entre ambos os grupos comerciais. Bitocchi et al. (2012) através de estudos de amostras de DNA de diferentes genótipos selvagens de feijão, afirmou a ancestralidade em comum do feijoeiro. Existe a possibilidade de genealogia comum entre os genótipos utilizados dentro de cada respectivo grupo gênico. Nesta condição, como os híbridos não apresentaram os locos heterozigotos contrastantes esperados, não foi evidenciada a heterose.

Com relação aos contrastes realizados entre os híbridos oriundos de cruzamentos entre genitores dos grupos gênicos mesoamericano vs. andino em relação a médias dos genitores, nos dois anos agrícolas, pode ser constatado resultados semelhantes aos observados dentro dos grupos gênicos (Tabela 5). Já com relação aos contrastes realizados entre genitores andino vs. mesoamericano, foram observadas três diferenças significativas, sendo apenas 10% dos contrastes. A maioria dos híbridos se assemelharam aos seus pais para o caráter distribuição radicular, não ocorrendo a expressão da heterose. No ano agrícola de 2016/17, apenas a combinação BRS Embaixador_IPR Uirapuru diferiu significativamente da média dos seus pais. Enquanto que, no ano de 2017/18, as combinações CBS14_IPR Uirapuru e BAF53_IPR Uirapuru diferiram significativamente da média dos genitores. Dentre os contrastes significativos, o contraste “CBS14_IPR Uirapuru vs. a média de seus genitores” resultou em incremento de distribuição radicular, revelando aproximadamente 16% a mais de quadrículas preenchidas em relação a média dos seus pais. Em contrapartida o híbrido BAF53_IPR Uirapuru, apresentou 17% a menos de quadrículas preenchidas em comparação aos seus genitores (Tabela 5).

Tabela 5 - Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular entre híbridos versus e a média dos seus respectivos genitores, entre grupos gênicos diferentes. Comparações realizadas para dois anos agrícolas (2016/17 e 2017/18). UDESC-IMEGEM, Lages SC.

Grupo gênico	Combinação híbrida*	2016/17	2017/18
Mesoamericano vs. Andino	BAF07_BRS Embaixador	0,1528	-0,0542
	BAF35_CBS14	-0,1666	0,1062
	BAF35_BAF53	0,0292	-0,0833
	BAF35_BRS Embaixador	0,1125	-0,1042
	IPR Uirapuru_CBS14	0,0665	-0,0896
	IPR Uirapuru_BAF53	0,0751	0,0666
	IPR Uirapuru_BRS Embaixador	0,0333	-0,1041
Andino vs. Mesoamericano	CBS14_BA07	-0,0138	-0,0545
	CBS14_BAF35	-0,0208	0,0354
	CBS14_IPR Uirapuru	0,1083	0,1642*
	BAF53_BAF35	0,0126	-0,0708
	BAF53_IPR Uirapuru	0,1084	-0,1708*
	BRS Embaixador_BAF07	-0,1041	-0,0875
	BRS Embaixador_BAF35	0,0125	-0,0668
	BRS Embaixador_IPR Uirapuru	0,2419*	-0,1084

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Significativos ao nível de 0.05 de probabilidade de erro. A combinação híbrida foi comparada aos respectivos genitores.

Assim como outras espécies autógamas, o feijão revela baixa frequência de locos heterozigotos na população, uma vez que a cada geração de autofecundação os locos heterozigotos são reduzidos à metade. Mesmo assim, por ser uma espécie com dois centros principais de domesticação (região dos Andes e Mesoamérica), o isolamento geográfico, combinado com diferentes solos, fatores bióticos e abióticos associados a diferentes condições climáticas, e a própria intervenção humana levaram a esses dois *pools* gênicos a desenvolver genótipos com características distintas (SCHMUTZ et al., 2014). Nestas condições, existe a hipótese que a divergência entre os genótipos para algumas características já estudadas, possa resultar no incremento da distribuição radicular.

Shull publicou em 1948, um paper intitulado “*What is Heterosis?*”, relatando que os genes de determinado organismo, devido a sua coevolução e coexistência por um tempo, desenvolveram processos metabólicos ajustados para funcionar efetivamente devido ao processo de seleção natural. Diante desta teoria, se imagina que devido à evolução de genótipos de feijão da Mesoamérica e dos Andes, cada conjunto gênico desenvolveu blocos gênicos e/ou combinações epistáticas que

proporcionaram maior adaptação. Levando em conta que a característica de distribuição radicular é governada por muitos genes (BEEBE et al., 2006), além de ações gênicas entre alelos, pode ocorrer interação entre os genes na expressão do fenótipo, como por exemplo a epistasia.

Na presença de combinações epistáticas referentes a adaptação da espécie a sua região de origem, quando as mesmas são desfeitas (no processo de hibridação artificial), a adaptação é perdida. Isso pode justificar a ausência de heterose no caráter distribuição radicular. De fato, alguns estudos revelaram que a ocorrência de epistasia pode ser responsável pelo baixo desempenho de progênies segregantes nos cruzamentos entre subgrupos da mesma espécie (como no caso do feijão, os grupos Andinos e Mesoamericanos). Em algumas situações, a população resultante de alguns cruzamentos revela baixo desempenho em comparação a média dos genitores (JOHNSON; GEPTS, 2002).

A presença de epistasia foi observada em características avaliadas em outras espécies como, na produtividade de grãos em trigo (SINGH; SINGH, 1976); para alguns caracteres agrônômicos de arroz (SUBBARAMAN; RANGSAMY, 1989), de feijão fava (BAKHEIT et al., 2002) e para rendimento e seus componentes em gergelim (BAKHEIT et al., 2001). Para a cultura do feijão, ainda existem controvérsias sobre seus efeitos positivos e negativos. Moreto et al. (2012) detectou presença de epistasia para todos os componentes do rendimento de feijão, quando realizaram hibridações entre grupos gênicos andinos e mesoamericanos. Outros trabalhos revelaram que as populações obtidas pela hibridação entre grupos gênicos – quando isenta a incompatibilidade – apresentam desempenho igual ou inferior ao dos genitores em produtividade de grãos (JOHNSON; GEPTS, 2002; BRUZI et al., 2007). Fato esse corroborado por Borel et al. (2016), para rendimento de grãos e peso de 100 sementes. Estes autores enfatizam acentuado efeito da epistasia quando utilizados genótipos Andinos e Mesoamericanos.

No presente estudo, duas explicações a respeito da epistasia podem ser levantadas quanto a ausência de heterose no caráter distribuição radicular em feijão: *i)* dentro dos inúmeros genes que governam a expressão da distribuição radicular, um ou mais genes na condição heterozigota suprime a expressão de outros genes que poderiam estar relacionados ao incremento da distribuição radicular; e, *ii)* um gene não relacionado a expressão da distribuição radicular, na combinação híbrida, atue inibindo um ou mais genes que são responsáveis pela expressão do caráter,

como encontrado por Chalyk (2000) para as variáveis altura de planta e produtividade em híbridos de milho. Sendo assim, a expressão da heterose fica comprometida devido ao fato de que nem todos os genes atuam para maximizar a expressão do caráter.

Além disso, o fato de que aproximadamente 93% das combinações híbridas oriundas de cruzamentos entre genitores de distintos *pools* gênicos não expressaram heterose, levanta o questionamento sobre a discrepância ou divergência dos genitores. Schmutz et al. (2014) estudando genótipos selvagens de feijão através de ferramentas moleculares, sugeriram que o grupo andino selvagem teve como fundadores alguns milhares de indivíduos pertencentes ao grupo mesoamericano. Adicionalmente, Rossi et al. (2009) salienta que além da ancestralidade em comum do feijoeiro, efeitos do gargalo genético antes da domesticação do grupo andino, pode ter ocasionado locos homozigotos iguais entre os dois *pools* gênicos. Aliado a isso, a pressão de seleção exercida desde a domesticação da espécie teve como foco principal a parte aérea da planta (rendimento, número de legumes...), acarretando em uma possível redução da variabilidade para o caráter raiz. Essa redução pode resultar em maiores semelhanças entre os genótipos para o caráter distribuição radicular, aumentando o grau de parentesco e conseqüentemente maior efeito da endogamia.

A ausência de heterose no caráter distribuição radicular pode estar condicionada ao número de genes e a complexidade de suas interações que são diretamente proporcionais à dificuldade de recuperar novas constituições de genes complementares, assim como proposto por Johnson e Gepts (1999). Além disso, por se tratar de uma característica quantitativa a contribuição do efeito de ambiente no seu valor fenotípico é alta, podendo prejudicar as estimativas de parâmetros genéticos como a heterose (ABREU et al., 1990).

Em suma, para a maioria dos contrastes realizados, a não significância representa a semelhança das progênies em relação à média dos pais (Tabelas 3 e 4). Contudo, na ocorrência de heterose, esta se deu quando a hibridação entre genitores de grupos gênicos distintos. Adicionalmente, quando submetidas a condições de ambiente diferentes (diferentes anos agrícolas), os híbridos acompanharam a média dos pais, ou seja, a expressão da heterose não mudou conforme o ambiente. As hipóteses levantadas ainda podem receber maiores esclarecimentos, como por exemplo, pela seleção genótipos contrastantes para a

distribuição radicular para composição de dialelos. Além disso, utilizar metodologias que propiciem a estimação de outros parâmetros genéticos envolvidos na expressão do caráter.

2.6 CONCLUSÃO

O caráter distribuição radicular em feijão não revela heterose quando estão envolvidos genitores de mesmo grupo gênico, mas combinações entre grupos gênicos distintos podem ser exploradas na geração de vigor híbrido, independente das condições de ambiente.

3 CAPÍTULO II: HETEROSE E SUPERIORIDADE DE POPULAÇÕES SEGREGANTES F₂ PARA O CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR EM FEIJÃO

3.1 RESUMO

A manipulação do sistema radicular propiciando distribuição e profundidade de raiz pode minimizar efeitos devido a oscilação dos fatores climáticos. Para seleção de genótipos, a compreensão dos efeitos gênicos sobre o caráter é fundamental e este pode ser feito através de dialelos. O objetivo deste trabalho é verificar a expressão da heterose em populações híbridas F₁ e superioridade de populações segregantes F₂ em relação a média dos pais para o caráter distribuição radicular em feijão. Foram selecionados seis genitores, três pertencentes ao grupo gênico andino e três pertencentes ao grupo gênico mesoamericano, para composição de um dialelo completo com seus recíprocos. Na safra 2017/18, os genitores, híbridos e populações segregantes F₂, totalizando 64 tratamentos, foram avaliados em delineamento em látice parcialmente balanceado 8x8 simples. Foi utilizado o método adaptado de Bohm (1979) para mensuração da distribuição radicular. As médias foram submetidas à análise estatística e realizado comparações de interesse através da estimativa de contrastes não ortogonais. A análise de variância revelou efeito significativo para todos os fatores de variação. As estimativas de contrastes revelaram efeito significativo para duas populações híbridas, BAF07_BAF53 e BAF07_CBS14, sendo que suas médias foram inferiores a média dos pais. Para as populações segregantes F₂, o BAF07_BAF53 resultaram em média superior em relação aos seus pais, e diferentemente, a população F₂ IPR Uirapuru_BAF53, apresentou redução da distribuição radicular frente a média dos seus pais. A consistência da grande maioria dos contrastes não apresentarem significância, tanto para os híbridos quanto para as populações segregantes F₂, indica a possível presença de blocos gênicos para o caráter distribuição radicular, bem como interações não alélicas atuando na expressão do fenótipo.

Palavras-Chave: *Phaseolus vulgaris* L., geração F₁, geração F₂, vigor híbrido.

3.2 ABSTRACT

The manipulation of the root system providing root distribution and depth can minimize effects due to the oscillation of climatic factors. For genotype selection, the understanding of the gene effects on the character is fundamental and this can be done through diallels. The objective of this study is to verify the expression of heterosis in F₁ hybrid populations and the superiority of F₂ segregating populations in relation to the parents' mean for the root distribution in bean. Six parents, three belonging to the Andean gene group and three belonging to the Mesoamerican gene group, were selected for composition of a complete diallel with their reciprocals. In the 2017/18 crop, the parents, hybrids and F₂ segregating populations, totaling 64 treatments, were evaluated in a partially balanced 8x8 lattice design. The method

adapted from Bohm (1979) was used to measure root distribution. The averages were submitted to statistical analysis and comparisons of interest were made through the estimation of non-orthogonal contrasts. Analysis of variance revealed a significant effect for all variation factors. Estimates of contrasts revealed significant effect for two hybrid populations, BAF07_BAF53 and BAF07_CBS14, and their averages were lower than the parents' average. For segregating populations F_2 , the BAF07_BAF53 resulting in an average increase compared to their parents, and unlike the F_2 population IPR Uirapuru_BAF53, decreased the root distribution across the middle of his parents. The consistency of the vast majority of the contrasts are not significant for both the hybrids and the segregating populations F_2 , indicates the possible presence of gene blocks for the root distribution, as well as non-allelic interactions acting on the expression of the phenotype.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L.. Generation F_1 . Generation F_2 . Hybrid vigor.

3.3 INTRODUÇÃO

O crescimento e desenvolvimento das plantas, em parte, são dependentes de condições climáticas que atendam a necessidade de cada cultura durante o período de cultivo. Um dos fatores mais limitantes que resultam no baixo rendimento de grãos é a quantidade de água disponível durante o cultivo (LYNCH 1995). No que se refere ao estresse hídrico, a cultura do feijão é, de modo geral, uma espécie muito sensível (MALUF et al., 2001), podendo reduzir o rendimento de grãos entre 10 e 100%, sendo o segundo fator mais importante após doenças (THUNG; RAO, 1999). Fato esse em decorrência da baixa capacidade de recuperação após o déficit hídrico e também pelo pouco desenvolvimento das raízes (GUIMARÃES, 1996).

O feijão é uma das leguminosas mais importantes na dieta dos brasileiros, além de ter papel fundamental no incremento de renda para pequenos agricultores. Nesses sistemas de produção é característica a baixa entrada de insumos e baixo nível de investimento a fim de suprir a demanda necessária para a cultura (RICHETTI; DE MELO 2012). A seleção de plantas superiores quanto ao sistema radicular a fim de ter boa distribuição e profundidade é uma alternativa para aperfeiçoar a capacidade de absorção de água e nutrientes e manter a sua produtividade em condições de baixo investimento (HERDER et al., 2010; LYNCH 2014). Para tanto a seleção de genótipos que apresentem um sistema radicular distribuído igualmente nas primeiras camadas do solo e profundo demanda estudos e compreensão do comportamento do caráter.

A seleção de genótipos e obtenção de cultivares produtivas em ambientes restritivos é desafiadora para os programas de melhoramento (MUKESHIAMANA et al., 2014). Há a necessidade de pesquisas em condições reais de cultivo, avaliando o comportamento de genótipos em diferentes gerações para entendimento das bases genéticas envolvidas no controle do caráter. Os estudos dialélicos contribuem para o entendimento dos efeitos gênicos envolvidos na expressão do caráter, além de possibilitar a estimativa da heterose que orienta na condução das populações segregantes e a seleção de genótipos.

Nesse sentido, o objetivo desse trabalho foi verificar a presença de heterose e superioridade da primeira geração segregante F_2 para a característica distribuição radicular em populações de feijão.

3.4 MATERIAL E MÉTODOS

3.4.1 Obtenção das constituições gênicas e descrição do experimento

Foram selecionados seis genótipos de feijão para compor um dialelo completo com seus recíprocos, três pertencentes ao grupo gênico mesoamericano e três pertencentes ao grupo gênico andino. As características dos genótipos escolhidos referente ao seu grupo gênico, grupo comercial, hábito de crescimento e origem estão descritas na Tabela 6.

Tabela 6 - Características dos genitores BAF07, BAF35, IPR Uirapuru, BAF53, CBS14 e BRS Embaixador selecionados para compor o dialelo completo com os seus recíprocos. UDESC-IMEGEM, Lages – SC.

Genótipo	Grupo gênico	Grupo comercial	Tipo*	Origem
BAF07	Mesoamerican a	Preto	III	Acesso CAV/UDESC
BAF35	Mesoamerican a	Carioca	III	Acesso CAV/UDESC
IPR Uirapuru	Mesoamerican a	Preto	II	Cultivar
BAF53	Andina	Cor (bege)	I	Acesso CAV/UDESC
CBS14	Andina	Cor (branco)	I	Acesso Curitibanos/UFSC
BRS Embaixador	Andina	Cor (vermelho)	I	Cultivar

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

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

As hibridações artificiais foram realizadas em junho de 2016, em casa de vegetação com temperatura e umidade controlada. Foram alocados vasos de plásticos com capacidade de cinco litros, preenchidos com substrato pronto composto por turfa, vermiculita, calcário, gesso e fertilizante NPK. Devido às diferenças existentes de ciclo entre os genótipos, as sementes de cada genótipo foram semeadas em diferentes datas, possibilitando o florescimento em diferentes dias para a realização do procedimento da hibridação utilizando metodologia proposta por Vieira (1967), com emasculação floral.

No ano agrícola de 2016/17 as sementes híbridas (F_1) foram implantadas em um experimento a campo e ao final do ciclo, foram colhidas manualmente as sementes F_2 , identificadas e guardadas individualmente em câmaras frias. No ano agrícola de 2017/18, o experimento foi implantado em condições de campo em outubro, utilizando os seis genitores, 30 populações híbridas (sementes F_1) e 30 populações segregantes (sementes F_2), totalizando 64 populações. A área experimental localizou-se no Instituto de Melhoramento Genético e Molecular – IMEGEM, na Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC), em Lages. A área está localizada a 950 m de altitude, com clima característico cfb temperado (mesotérmico úmido e verão ameno) segundo Koppen (1918). O solo do local é classificado como Cambissolo Húmico Alumínico Léptico, com horizonte A moderado, textura argilosa e relevo ondulado.

As 64 populações foram avaliadas por meio de um delineamento experimental em látice parcialmente balanceado 8x8 simples. As parcelas foram compostas por três linhas de dois metros espaçadas a 0,50m. Entre as unidades experimentais foi deixado o espaço de 1,00m possibilitando a execução das avaliações referente à distribuição radicular. Nas linhas internas das parcelas de avaliação dos híbridos F_1 e populações segregantes F_2 (A x B) foram semeados o respectivo genitor materno do cruzamento (A). Já, quando a unidade experimental foi composta pelas cultivares IPR Uirapuru e BRS Embaixador e pelos acessos BAF 07, BAF 35, BAF 53 e CBS 14 (genitores), as três linhas foram constituídas pelas mesmas sementes diferenciando apenas na densidade de sementes entre as linhas internas e externas. As linhas externas de cada unidade experimental foram semeadas a 0.50m entre sementes, totalizando cinco sementes por linha. Enquanto que nas linhas internas de cada unidade experimental, foi utilizada uma densidade de semeadura de 10 sementes por metro linear.

Após a instalação do ensaio, quando as plantas apresentavam-se em pleno florescimento (estágio R6 da escala do CIAT), foi aleatoriamente escolhida uma planta de cada linha externa para avaliação da distribuição radicular. Nas plantas escolhidas, foram abertos perfis perpendiculares à linha de semeadura do lado externo, a 0.05m das plantas, e as raízes foram expostas com hastes pontiagudas, conforme método adaptado de Bohm (1979). No perfil aberto, e com as raízes devidamente expostas, foi colocado um retângulo com dimensões de 0.5m de largura por 0.3m de altura, subdividido em quadriculas com 0.05m de lado, contabilizando 60 quadriculas. Utilizando uma câmera fotográfica, posicionada à uma distância média de 0.6m da grade quadriculada, foi fotografado o perfil para posterior avaliação. Por meio da fotografia digital, foi determinada a distribuição de raiz no sistema binário, denominação de presença (1) e ausência (0) das raízes em cada quadricula.

3.4.2 Análise Estatística

Todas as análises foram executadas no procedimento *PROC GLM* do SAS (Littell et al. 2006). Os dados foram analisados segundo o modelo estatístico: $Y_{ijk} = \mu + pop_i + rep_j + rep(blk)_k + \varepsilon_{ijk}$, onde Y_{ijk} é o valor observado do tratamento i no bloco k , dentro da repetição j , μ é a média geral do experimento, pop_i efeito do tratamento i ,

repetido da repetição j , $rep(blk)$ efeito do bloco dentro da repetição e ε_{ijk} é o erro experimental associado à observação Y_{ijk} . Foram adotadas comparações de interesse pela técnica de contrastes univariados. A estimativa dos efeitos da heterose foram realizadas utilizando a fórmula $h = F_1 - \left(\frac{P_1 + P_2}{2}\right)$, em que F_1 refere-se a média dos híbridos F_1 's, P_1 média do genitor materno, P_2 média do genitor paterno. A estrutura de comparação realizada através dos contrastes não ortogonais fora: a) Híbridos F_1 vs média dos genitores; b) População segregante F_2 vs média dos genitores.

3.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de variância para o caráter distribuição radicular apontou efeitos significativos para todas as fontes de variação (Tabela 7). A eficácia de maior controle local, adotada pelo delineamento em látice, pode ser notada com a significância dos efeitos de blocos e repetições. A ocorrência de significância, ao nível de 5% de probabilidade, para o fator população indica o comportamento diferenciado quanto à distribuição radicular para as combinações gênicas estudadas. Da Rocha (2011) encontrou diferenças significativas entre acessos e cultivares e para populações mutantes de feijão, bem como Saraiva Velho (2016) encontrou diferenças entre linhagens de feijão para o caráter distribuição radicular. O coeficiente de variação experimental (CV% = 6.623) evidencia boa e razoável precisão experimental.

Tabela 7 - Análise de variância e seus respectivos graus de liberdade (GL) correspondente ao caráter distribuição radicular, considerando 6 genitores, 29 populações híbridas F_1 e 29 populações segregantes F_2 de feijão em um delineamento em látice parcialmente balanceado 8x8 simples, na safra de 2017/18. UDESC – IMEGEM, Lages.

Fonte de Variação	GL	Quadrado Médio	Pr > F
Repetições	1	0.0449	0.0002
Populações	63	0.0056	0.0022
Repetições (blocos)	14	0.0057	0.0362
Resíduo	47	0.0025	
Total	125	-	
CV%	-	6.623	

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Significativo pelo teste F ($p=0,05$); CV%: coeficiente de variação.

As inferências feitas através da análise de variância são gerais, informando que ao menos duas dentre as 64 combinações gênicas de feijão diferem para o caráter distribuição radicular. Para atender ao objetivo proposto, deve-se testar comparações de interesse. Para tanto, a análise dos contrastes de médias não ortogonais foi realizada entre híbridos vs. genitores, populações segregante F_2 vs genitores e híbridos vs. populações segregantes F_2 . A Tabela 8 apresenta as comparações ente as populações híbridas (diretas e recíprocas) contrastando com a média dos genitores utilizados na obtenção do híbrido. Dentre as 29 populações híbridas, apenas duas apresentaram significância na estimativa dos contrastes, os híbridos BAF07_BAF53 e BAF07_CBS14 estatisticamente diferiram da média dos seus respectivos genitores. O genitor BAF07 apresentou em média 57% de quadrículas preenchidas com raiz e o BAF53, aproximadamente 62% de quadrículas que continham raiz. O híbrido resultante da hibridação entre esses dois genitores, apresentou 27% de quadrículas com raiz. Ou seja, o híbrido em média, foi 32% inferior a média dos seus pais. Para a combinação BAF07_CBS14, o híbrido resultou em uma redução de 15% de quadrículas preenchidas com raiz em relação a media dos seus genitores.

Tabela 8 -Estimativa de heterose para o caráter distribuição radicular em populações híbridas F₁ de feijão oriundas de um dialelo completo com os genitores BAF07, BAF35, BAF53, CBS14, IPR Uirapuru e BRS Embaixador. UDESC-IMGEM, Lages-SC, ano agrícola 2017/18.

	Contraste	Distribuição Radicular
♀	♂*	
BAF07	_IPR Uirapuru	-0.0206
	_BAF53	0.5033*
	_CBS14	0.2050*
	_BRS Embaixador	0.0387
BAF35	_IPR Uirapuru	-0.0494
	_BAF53	0.0672
	_CBS14	-0.1824
	_BRS Embaixador	0.1580
IPR Uirapuru	_BAF07	-0.1266
	_BAF35	0.0477
	_BAF53	-0.1374
	_CBS14	0.0459
BAF53	_BRS Embaixador	0.1172
	_BAF07	-0.0402
	_BAF35	0.0460
	_IPR Uirapuru	0.1736
CBS14	_CBS14	0.1080
	_BRS Embaixador	0.0094
	_BAF07	0.0293
	_BAF35	-0.0269
BRS Embaixador	_IPR Uirapuru	-0.1630
	_BAF53	0.1080
	_BRS Embaixador	0.1868
	_BAF07	0.1572
BRS Embaixador	_BAF35	0.0172
	_IPR Uirapuru	0.1732
	_BAF53	0.1928
	_CBS14	0.0756

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Significativos ao nível de 0.05 de probabilidade de erro. A combinação híbrida foi comparada aos respectivos genitores.

A escolha dos genitores para desenvolvimento do dialelo completo não foi ao acaso. Quando selecionados, optou-se por genitores que apresentassem características diferentes para variáveis já mensuradas, abrangendo os dois grupos gênicos existentes para a cultura do feijão, o Mesoamericano e o Andino. Sabe-se que a heterose é dita como a superioridade da geração híbrida F₁ em relação à

média dos seus genitores, postulado por Shull, em 1908, e que esta, é proporcional à disparidade genética entre os genitores utilizados na hibridação. Baseado nesses fatores levantou-se a hipótese que os genitores seriam contrastantes e que a combinação híbrida entre esses genótipos resultaria na expressão da heterose para a distribuição radicular.

De acordo com os resultados obtidos, nota-se que a maioria das combinações gênicas resultaram em valores semelhantes em relação à média dos pais, não demonstrando superioridade em suas progênes para a distribuição radicular. As características adotadas para escolha dos genótipos (constituintes da parte aérea da planta), desde o início do processo de domesticação, foram passíveis de seleção. Estas foram intensificadas, com a criação de programas de melhoramento genético, promovendo mudanças impactantes para a cultura, principalmente para o rendimento e componentes primários de rendimento (BERTOLDO et al., 2012). O desenvolvimento de genótipos com desempenho superior, em sua grande maioria, se deu em condições de cultivo em que eram fornecidos nutrientes para a planta, fato que não favorece o crescimento da raiz, visto que a planta não demandaria energia para crescimento em profundidade e ampliação da raiz se os nutrientes e água são disponibilizados na camada basal. A pressão de seleção exercida para a parte aérea da cultura do feijão, pode ter resultado na redução da variabilidade genética para a raiz, fazendo com que os genótipos não sejam suficientemente contrastantes para o caráter distribuição radicular.

No âmbito mundial, relata-se que há ancestral em comum para os dois grupos gênicos, sendo que o grupo Andino originou-se de poucos indivíduos pertencentes ao grupo Mesoamericano (BITOCCHI et al., 2012; VELOSO 2014; SCHMUTZ et al., 2014). Schoonhoven e Voyset (1991) evidenciam que as amostras coletadas para estudos arqueológicos a fim de inferir sobre a origem do feijão, já eram genótipos domesticados. No Brasil, a falta de estudos direcionados a identificar a origem dos genótipos, dificulta afirmações sobre quais tipos de feijão foram introduzidos, quando, por onde e quais grupos humanos trouxeram o cultivo da espécie (FREITAS 2006). Aliado a isso, a troca informal de genótipos entre agricultores, muito comum para a cultura de feijão, e também, entre Bancos de Germoplasma pode acarretar na utilização de um mesmo genótipo com nomenclatura diferente em programas de melhoramento, restringindo a variabilidade genética. Guimaraes (2012) ressalta que quanto menor o tamanho da população, menos distante serão os ancestrais e maior

será o grau de parentesco. Levando em consideração a ancestralidade em comum, a base estreita de genótipos utilizados nos programas de melhoramento tendo pouca inserção de genótipos selvagens e a pressão de seleção exercida para características da parte aérea, pode ter resultado na formação de um bloco gênico em comum entre os genótipos para o caráter distribuição radicular. Resultando assim, que o comportamento das plantas para a variável distribuição radicular é semelhante, não sendo suficientemente contrastantes para expressar a superioridade híbrida em sua progênie.

A distribuição radicular é considerada uma característica quantitativa (BEEBE et al., 2006). De fato, é difícil imaginar que todos os genes que resultam na expressão do fenótipo sejam iguais em todos os genitores. Por se tratar de uma cultura considerada autógama, estipula-se que os genótipos sejam homozigotos devido a várias gerações de autofecundação. Contudo, devido aos fatos mencionados anteriormente, ancestralidade e seleção de genótipos com desempenho superior para a parte aérea da planta, a possibilidade de que grande parte dos genes para o caráter distribuição radicular sejam semelhantes é viável. Ainda assim, alguns locos que governam a característica podem apresentar-se heterozigoto, e está poderia resultar no incremento da distribuição radicular. Contudo, tal fato não foi evidenciado no presente estudo. Fu et al. (2014) menciona que nem todas as combinações híbridas apresentam heterose, devido a poucos locos que se apresentam heterozigotos. Ainda, deve-se levar em consideração que além de interações alélicas, principalmente em características quantitativas, há interações entre genes conhecida como interações epistáticas.

É inviável não levantarmos outras hipóteses, visto que não podemos confirmar o grau de parentesco entre os genitores. Caso os genitores possuam genes contrastantes para a distribuição radicular, fica a pergunta do porquê houve ausência do vigor híbrido. A expressão de um gene se dá pela produção de uma determinada proteína que podem ser destinadas para vários fins, tendo como resultado final a expressão do fenótipo. Quando há uma mudança no material genético, este pode, ou não, mudar a proteína produzida e a sua função. Se os híbridos se apresentarem heterozigotos, essas alterações no genoma são plausíveis e já documentadas por Gartner et al. (2009) e Fievet et al (2010). Isso pode acarretar que dentre a elevada quantidade de genes que atuam na expressão do fenótipo da distribuição radicular, alguns genes heterozigotos podem mascarar a

expressão de outros genes que contribuiriam para o incremento da raiz. Existem poucos estudos que contribuam para a classificação da epistasia segundo a ação dos locos envolvidos. Fasoula e Fasoula (1997), sugeriram uma classificação subdividindo efeitos epistáticos em quatro tipos, dentre esses cita-se a epistasia positiva. Como conceito dados pelos mesmos autores, ocorre essa epistasia quando alelos de um loco mascaram a expressão de outro alelo pertencente a outro loco. No presente estudo, estipula-se que não houve o incremento, mas na maior parte dos casos as progênies foram semelhantes à média dos seus pais. Casos mais drásticos sugerindo interações epistáticas foram documentados por Johson e Gepts (2002), Bruzi et al. (2007), Moreto et al (2012) e Borel et al. (2016) para rendimento e componentes primários de rendimento de grãos onde as progênies oriundas de cruzamentos intergrupos gênicos na cultura do feijão foram inferiores.

Os resultados das estimativas dos contrastes das populações segregantes F_2 em relação à média dos pais, estão dispostos na Tabela 09. Pode-se observar que dentre as 29 combinações gênicas, apenas duas foram estatisticamente diferentes à média dos seus genitores, as populações BAF07_BAF53 e IPR Uirapuru_BAF53. A população segregante F_2 BAF07_BAF53 apresentou aproximadamente 17% a mais de quadrículas que continham raiz em relação a média dos seus genitores. Para a combinação IPR Uirapuru_BAF53, ocorreu o inverso, a média da população foi 17% inferior a média dos seus pais.

Tabela 9 - Estimativa de contrastes para o caráter distribuição radicular de 29 populações segregantes F₂ vs. à média dos pais. UDESC-IMGEM, Lages-SC, ano agrícola 2017/18.

Contraste		Distribuição Radicular
♀	♂*	
BAF07	_IPR Uirapuru	0.0440
	_BAF53	-0.2062*
	_CBS14	-0.2521
	_BRS Embaixador	-0.1757
BAF35	_BAF07	-0.0898
	_IPR Uirapuru	-0.1108
	_BAF53	0.0120
	_CBS14	-0.1060
IPR Uirapuru	_BRS Embaixador	0.0735
	_BAF07	0.1030
	_BAF35	0.0217
	_BAF53	0.2106*
BAF53	_CBS14	0.1654
	_BRS Embaixador	0.1128
	_BAF07	-0.0846
	_BAF35	-0.1508
CBS14	_IPR Uirapuru	0.0885
	_CBS14	0.0380
	_BRS Embaixador	-0.0527
	_BAF07	-0.0113
BRS Embaixador	_BAF35	-0.0952
	_IPR Uirapuru	0.0660
	_BAF53	0.1343
	_BRS Embaixador	0.0688
BRS Embaixador	_BAF07	0.0346
	_BAF35	-0.0993
	_IPR Uirapuru	-0.0174
	_BAF53	-0.0154
	_CBS14	-0.0113

Fonte: Elaborada pela autora, 2018.

NOTAS: *Significativos ao nível de 0.05 de probabilidade de erro. A combinação híbrida foi comparada aos respectivos genitores.

Como para as populações híbridas, para a maioria dos contrastes estimados, as combinações gênicas se assemelharam estatisticamente a média dos seus genitores. Esses resultados contribuem para afirmar a existência de blocos gênicos para o caráter distribuição radicular entre os genótipos de feijão. A presença de genes iguais em ambos os genitores limita a possibilidade de novas combinações de

genes nos seus descendentes. Canci et al. (1997) ressalta que devido a base genética estreita e os processos de autofecundação resultam na formação de blocos gênicos, reduzindo o potencial de recombinação na descendência. Salomé et al. (2012), estimando as taxas de recombinação em *Arabidopsis*, relata que a ausência de diferenças entre cromossomos homólogos minimizou o potencial da taxa de recombinação.

Uma das soluções para ampliação da base genética para o caráter distribuição radicular é a adoção de ciclos de cruzamentos recorrentes, possibilitando, também, a quebra de blocos gênicos permitindo maior recombinação gênica (HANSON,1959). A seleção recorrente é um processo cíclico de rejeição, geração após geração, a fim de se promover a recombinação gênica através de intercruzamentos de genótipos selecionados. Esses ciclos, juntamente com a escolha dos genitores, visa o aumento das frequências de alelos desejáveis para características quantitativas resultando em classes fenotípicas com desempenho superior para a característica específica. Allard (1960) ressalta que o incremento da probabilidade de recombinação gênica, aumenta a chance de identificar indivíduos superiores. Muniz (2007) relata que alto nível de recombinação gênica foi detectada para resistência ao nematóide do cisco em soja, quando utilizados quatro a oito parentais, confirmando a eficiência de variabilidade genética. Ganhos genéticos já foram obtidos para a cultura do feijão com a utilização de seleção recorrente para características agrônômicas e resistência a doenças (MENEZES JUNIOR et al., 2013; AMARO et al., 2007; LEITE et al., 2017).

Devido a gama de constituições gênicas presente no estudo e o delineamento utilizado não pode-se confirmar ou refutar a presença de epistasia na expressão do caráter distribuição radicular. A expressão do fenótipo de qualquer caráter quantitativo é o somatório do genótipo, ambiente e a interação entre esses. Sendo que dentro do fator genotípico, pode-se particionar em aditivo, dominância e epistático. Para estudos que confirmem a presença de epistasia há a necessidade do emprego de metodologia direcionada. O delineamento Triple Test Cross proposto por Kearsey e Jinks (1968), vem sendo um método bastante empregado para estimar a variância aditiva e dominante, como também a epistática. Nesse estudo esse modelo não pôde ser empregado, visto que há a necessidade de ter retrocruzamentos com linhagens testadoras utilizadas como genitores. Além disso, a presença de epistasia é influenciada pelo ambiente, como relatada por Barona

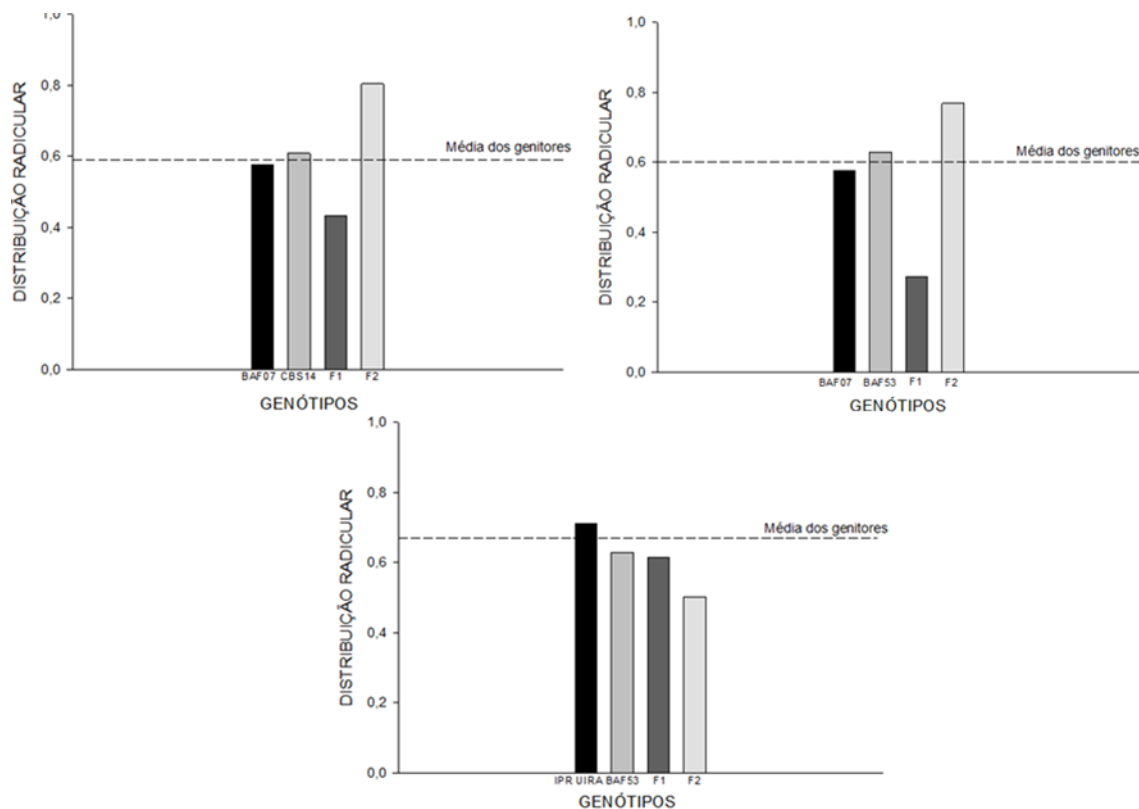
(2009) nos resultados obtidos para estimar a epistasia para o caráter produção de grãos em soja. Assim sendo, sugere-se que a partir dessas constituições gênicas estudadas, ocorra a seleção de uma população segregante, tanto para avaliação de mais indivíduos para ter uma média mais fidedigna, quanto para a realização de retrocruzamentos e emprego de metodologias adequadas para estudo da epistasia.

Os resultados obtidos neste trabalho para as populações segregantes F_2 , são divergentes a trabalhos obtidos anteriormente. Toaldo et al. (2013) e De Melo et al. (2016) as populações segregantes F_2 se mostraram superiores aos seus genitores. Toaldo et al. (2013) realizou um dialelo completo com quatro genitores, tendo dois em comum com o presente trabalho BAF07 e IPR Uirapuru. Os autores relatam a presença para a maioria das combinações gênicas serem superiores aos seus pais, e ainda, que o acesso BAF07 quando presente no cruzamento resultou na origem de genótipos promissores para a distribuição radicular. De Melo et al. (2016) contribui para afirmação da superioridade em gerações F_2 e F_3 , mas salienta que ao decorrer das gerações as médias vão se assemelhando aos pais. Resultados contraditórios instigam aos pesquisadores a aprimorarem seus delineamentos e buscar respostas para compreensão da característica. Por ser uma característica altamente influenciável pelo ambiente, a utilização do delineamento em látice proporciona maior controle local reduzindo possível heterogeneidade ambiental. Para esclarecimento do comportamento de gerações iniciais para o caráter distribuição radicular, sugere-se a execução do mesmo em mais ambientes.

Na figura 2, podemos observar o comportamento dos pais, dos híbridos e das gerações F_2 dos contrastes que foram significativos. Referindo-se as combinações gênicas BAF07_BAF53 e BAF07_CBS14, nota-se que os híbridos foram inferiores em relação a cada genitor, a média dos genitores e a geração segregante F_2 . Muito é relatado na literatura que cruzamentos entre genitores de grupos gênicos distintos de feijão, podem apresentar incompatibilidade. Segundo Coyne (1965) e Shii et al. (1980) no controle da incompatibilidade ocorre epistasia recessiva dupla, em que os alelos dominantes DL_1 e DL_2 quando presentes ocasionam a incompatibilidade da planta. Os mesmos autores relatam que cultivares com sementes pequenas, geralmente, possuem o genótipo $DL_1DL_1dl_2dl_2$ e sementes médias a grande $dl_1dl_1DL_2DL_2$, resultando na hibridação entre esses genitores a presença dos alelos dominantes configurando a presença do fenômeno. Contudo, como qualquer gene, estes também são passíveis de sofrer influencia ambiental, quando em temperaturas

altas apresenta crescimento reduzido, em contrapartida em temperaturas baixas a expressão da incompatibilidade é retardada ou incompleta permitindo a obtenção de plantas F₂. Segundo Borém (2009) as consequências da incompatibilidade podem incluir esterilidade, ausência de raízes e crescimento reduzido. No experimento do ano agrícola 2016/17 as mesmas populações híbridas (BAF07_BAF53 e BAF07_CBS14) juntamente com os seus recíprocos, não foram passíveis de avaliação. Houve emergência das sementes, mas devido ao seu fraco crescimento e desenvolvimento ocorreu o definhamento da planta. No ano agrícola de 2017/18, as duas combinações e seus recíprocos foram passíveis de avaliação, observando que as mesmas apresentaram crescimento reduzido (altura de planta) em comparação às outras populações. Com isso, sugere-se que ocorreu alguma forma de incompatibilidade e entre esses cruzamentos refletindo as consequências em suas plantas F₁. O comportamento inferior das mesmas combinações gênicas não foi observado na geração F₂, os genótipos avaliados podem apresentar outra conformação dos genes devido a segregação.

Figura 2 - Estimativa da distribuição radicular em feijão para as gerações F₁ e geração F₂ juntamente com os respectivos genitores que compuseram a hibridação. UDESC – IMEGEM, Lages, SC.



Fonte: Elaborado pela autora, 2018.

A exploração da heterose em plantas autógamas não é comum, poucas espécies o fenômeno é economicamente viável, como exemplo, no tomate e arroz (JONES 1926; LEHMANN, 1986). Contudo o estudo do vigor híbrido para essas espécies deve ser explorado, visto que a presença desse fenômeno torna a seleção de plantas inconveniente nas primeiras gerações segregantes, devido a grande quantidade de locos em heterozigose e a predominância de alelos não aditivos que reduzirão a cada geração de autofecundação devido à restauração da homozigose. Em relação aos resultados obtidos neste trabalho, observando que na maioria das combinações gênicas tanto em geração híbrida F_1 como na geração segregante F_2 as médias mantiveram-se semelhantes a média dos seus genitores. A possibilidade de exploração da heterose nas primeiras gerações foi limitada. A possível ancestralidade em comum aliado as seleções de genótipos com desempenho superior para características relacionadas a parte aérea da planta, pode ter resultado na restrição da variabilidade genética para o caráter distribuição radicular. Em função de não ser um caráter prioritário na seleção de genótipos, sugere-se a ocorrência de blocos gênicos e/ou combinações epistáticas constatada pelo comportamento médio dos híbridos e segregantes em relação a média dos genitores. A adoção de métodos, como ciclos recorrentes de hibridações, que possam ocasionar a quebra desses blocos gênicos e ampliação da variabilidade genética para o caráter distribuição radicular é fundamental para que se possa avaliar e hibridar genótipos de fato contrastantes com base nesse caráter.

3.6 CONCLUSÃO

O caráter distribuição radicular em feijão não revela heterose e nem populações segregantes F_2 superiores quando estão envolvidos genitores do mesmo grupo gênico. Contudo, combinações envolvendo genitores de grupos gênicos distintos podem ser exploradas na geração de vigor híbrido.

REFERÊNCIAS

- ABREU, A. de F. B., et al. Effect of genotype x environment interaction on estimations of genetic and phenotypic parameters of common beans. **Revista Brasileira Genética**, Ribeirão Preto v. 13, n. 1, p. 75–82, 1990.
- ALLARD, R.W. **Principles of Plant Breeding**. New York: John Willey and Sons Inc., 1960.
- AMARO, G.B. et al. Phenotypic recurrent selection in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with carioca-type grains for resistance to the fungi *Phaeoisariopsis griseola*. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 584-588, 2007.
- ASSEFA, T. et al. Improving adaptation to drought stress in small red common bean: phenotypic differences and predicted genotypic effects on grain yield, yield components and harvest index. **Euphytica**, Wageningen, v. 203, n. 3, p. 477–489, jun. 2014.
- BAKHEIT, B. R. et al. Triple test cross analysis in four sesame crosses (*Sesamum indicum* L.). **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 137, n. 2, p. 185-193, out. 2001.
- BAKHEIT, B. R., et al. Triple test cross and six-population techniques for partitioning the components of genetic variance in faba bean (*Vicia faba*). **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.139, p. 61-66, ago. 2002.
- BARONA, M.A.A. et al. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 2, p. 313-318, maio. 2009.
- BEEBE, S.E. et al. Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 413-423, jan.2006.
- BERTOLDO J.G. et al. Consequências da domesticação em feijão-comum para o melhoramento de plantas. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, Porto Alegre, v. 18, n. 1, p. 17-23, 2012.
- BITOCCHI, E. et al. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. **PNAS USA**, Washington, v. 109, n. 14, p. 788-796, dez. 2012.

BIRCHLER, J. A. et al. Heterosis. **The Plant Cell**, Rockville, v. 22, p.2105–2112, jul.2010.

BOHM, W. **Methods of studying root systems**. Berlin: Springer, 1979.

BOREL, J.C., et al. Epistasis in intra- and inter-gene pool crosses of the common bean. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 15, n. 1, p. 1-10, fev. 2016.

BRUCE, A. B. The mendelian theory of heredity and the argumentation of vigour. **Science**, Washington, v.32, p.627-628, nov. 1910.

BRUZI, A.T., RAMALHO, M.A.P., ABREU, A.F.B. Desempenho de famílias do cruzamento entre linhagens de feijões Andinos e Mesoamericanos em produtividade e resistência *Phaeoisariopsis griseola*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 31, n. 3, p. 650-655, maio. 2007.

CANCI, P.C., et al. Implementação da seleção recorrente no melhoramento de plantas autógamas através da macho-esterilidade. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 27, p. 505-512, jul. 1997.

CARDELINO, R. A., F. SIEWERDT. Utilização correta e incorreta dos testes de comparações de medias. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 21, n. 6, p. 985-996, 1992.

CHALYK, S.T. The absence of heterosis in hybrid maize: genetic analysis. **Russian Journal of Genetics**, New York, v. 36, n. 9, p. 1031-1033, set. 2000.

CHEN, Z.J. Genomic and epigenetic insights into the molecular bases of heterosis. **Nature Review Genetic**, London, v. 14, p. 471–482, jun. 2013.

CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M. O melhoramento genético de feijoeiro no Instituto Agronômico IAC (1932 a 2014). **O Agrônomo**, Campinas, v. 64-66, p. 6-13, 2014.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Séries históricas de área plantada, produtividade e produção às safras 1976/77 a 2015/16 de grãos.

Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conteudos.php?a=1252>>. Acesso em: 04 out. 2017.

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

DA ROCHA, F. de. **Sistema radicular de plantas com enfoque na criação e seleção de genótipos de feijão adaptados ao planalto serrano**. 2011. 73 p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal)–Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, 2011.

DAVENPORT, C.G. Degeneration, albinism and inbreeding. **Science**, v.28, p.454-455, 1908.

DE ALMEIDA, C. B. de. **Distribuição radicular e tempo de cocção em populações mutantes de feijão**. 2011. 48 p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal)–Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, 2011.

DE MELO, R.C., et al. Genetic variation in the trait root distribution over segregating generations of common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 207, n. 3, p. 665-674, fev. 2016.

EAST, E. M.; HAYES, H.K. Heterozygosis in evolution and in plant breeding. **Plant Industry Bull**, Washington, v. 243, p. 7-58, 1912.

EAST, E.M. Inbreeding in corn. Rept. **Connecticut Agr. Exp. Sta. for 1907**, p. 419-428, 1908.

EAST, E.M..Heterosis. **Genetics**, Austin, v. 21, p. 375–397, jul.1936.

FASOULA D.A.; FASOULA V.A. Gene action and plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 21, p. 27-92, jun. 2001.

FIEVET J.B., et al. Systemic properties of the metabolic networks lead to an epistasis-based model for heterosis. **Theoretical and applied Genetics**, Berlin, v. 120, p. 463 – 473, jan.2010.

FREITAS, F.O. Evidências genético-arqueológicas sobre a origem do feijão comum no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 41, p. 1199-1203, jul.2006.

FU, H.; DOONER, H.K. Intraspecific violation of genetic collinearity and its implications in maize. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 99, p. 9573-9578, jul.2002.

GARTNER T., et al .Improved heterosis prediction by combining information on metabolic and DNA markers. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 4, e5220, abr. 2009.

GIOIA T. et al. Evidence for Introduction Bottleneck and Extensive Inter-Gene Pool (Mesoamerica x Andes) Hybridization in the European Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Germplasm. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 8, n. 10, p. 1-14, out. 2013.

GUIMARÃES, C.M.; STONE, L.F.; BRUNINI, O. Adaptação do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) à seca. II. Produtividade e componentes agronômicos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.31, n.7, p.481-488, jul. 1996.

GUIMARÃES, E.P. **Selección recurrente en arroz**. Cali: CIAT, 2012, 240p.

HALLAUER, A.R et al. Quantitative genetics in maize breeding. **Plant Science**, Limerick, v. 6, p. 477-523, 1988.

HANSON, W.D. The theoretical distribution of lengths of parental gene blocks in the gametes of an f₁ individual. **Genetics**, Austin, v. 44, p. 197-209, mar. 1959.

HENRY A., et al. Phosphorus runoff from a phosphorus deficient soil under common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and soybean (*Glycine max* L.) genotypes with contrasting root architecture. **Plant and Soil**, The Hague, v. 317, n. 1, p. 1-16, abr. 2008.

HERDER G.D., et al. The roots of a new green revolution. **Trends Plant Science**, Oxford, v.15, p.600–607, nov.2010.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Levantamento sistemático da produção agrícola: pesquisa mensal de previsão e acompanhamento das safras agrícolas do ano civil. Rio de Janeiro, v. 30, n. 8, p. 1-86, 2017.

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

JOHNSON, W.C.; GEPTS, P. The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), **Euphytica**, Wageningen, v. 125, p. 69-79, maio2002.

JONES, J.W. Hybrid vigor in rice. **Agronomic Journal**, Madinson, v.18, p.423-428, maio1926.

KEEBLE, F. & PELLEW, C. The mode of inheritance of stature and time of flowering in peas. **Genetics**, Austin, v.1, p.47-56, nov.1910.

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

KHOTYLEVA L.V., KILCHEVSKY, A.V., SHAPTURENKO, M.N. Theoretical Aspects of Heterosis. **Russian Journal of Genetic Applied Research**, New York, v. 7, p. 428-439, jun. 2017.

KOENIG, R.; GEPTS, P. Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of genetic diversity. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 78, n. 6, p. 809–817, dez. 1989.

KOPPEN, W. Klassifikation der klimatenachtemperatur, niederschlag und jahreslauf. **Petermanns Geographische Mitteilungen**, Gotha, v. 64, 1918.

LEITE, M.E., et al. Reaction of common bean lines derived from recurrent selection for white mold resistance and aggressiveness of *Sclerotinia sclerotium* isolates. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 33, p. 1177-1187, 2017.

LYNCH J.P. Root architecture and plant productivity. **Plant Physiology**, Washington, v. 109, n. 1, p. 7-13, set. 1995.

LYNCH J.P. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, Melbourne, v. 55, n. 5, p. 493–512, jan.2007.

LYNCH, J.P. Root phenes that reduce the metabolic costs of soil exploration: opportunities for 21st century agriculture. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, p. 1775-1784, set. 2014.

LITTEL, R.C., et al. **SAS® for Mixed Models**.2.ed. Cary, 2006.

MALUF, J.R.T. et al. Zoneamento de riscos climáticos para a cultura de feijão no Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, Passo Fundo, v. 9, p. 468-476, 2001.

MENEZES JUNIOR, J.A.N., et al. Progresso genético em dois ciclos de seleção recorrente no melhoramento de feijão vermelho. **Crop Breeding and applied biotechnology**, [S.I.], v. 13, fev. 2012.

MORETO, A. L. **Epistasia em cruzamento de feijão andino x mesoamericano**. 2008. 81p. Tese (Doutorado Genética e Melhoramento de Plantas)-Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2008.

MUKAMUHIRWA, F. et al. Inheritance of high iron and zinc concentration in selected bean varieties. **Euphytica**, Wageningen, v. 205, p. 349-360, jan. 2015.

MUNIZ, F.R.S. Análise da variabilidade genética em populações segregantes de soja. 2007. 94p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas)-Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2007.

PAEZ-GARCIA, A., et al. Root traits and phenotyping strategies for plant improvement. **Plants**, [S.I.] v. 4, n. 2, p. 334-355, jun. 2015.

POLAINA, J. et al. Estimation of phenotypic variability in symbiotic nitrogen fixation ability of common bean under drought stress using ¹⁵N natural abundance in grain. **European Journal of Agronomy**, [S.I.] v. 79, p. 66-73, set. 2016.

REYNOLDS-HENNE, C. et al. Interactions between temperature, drought and stomatal opening in legumes. **Environmental and experimental botany**, Elmsford, v. 68, n. 1, p. 37-43, mar. 2010.

ROSADO, R.D. S. **Caracterização do sistema radical do feijoeiro e seu uso no melhoramento genético**. 2012. 92 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia)–Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2012.

ROSSI M, et al. Linkage disequilibrium and population structure in wild and domesticated populations of *Phaseolus vulgaris* L. **Evolutionary Applications**, [S.I.], v. 2, n. 4, p.504–522, jul.2009.

SALOMÉ, P.A., et al. The recombination landscape in *Arabidopsis thaliana* F₂ populations. **Heredity**, London, v. 108, p. 447-455, nov. 2012.

SARAIVA VELHO, L.P. **Variabilidade genética para os componentes da parte aérea associados com ampla distribuição radicular na cultura do feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 2016. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal)– Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, 2016.

SAS Institute .**SAS/STAT**: User’s guide version 9.2. Cary: SAS Institute, 2009.

SCHMUTZ, J. et al. A reference genome for common bean and genomw-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, New York, v. 46, p. 707-713, jul.2014.

SCHOONHOVEN, A. VOYSET, O. (eds). Common Beans: research for crop improvement. Wallingford: CAB International. 1991, 984p.

SCHNABLE, P.S., SPRINGER, N.M.. Progress toward understanding heterosis in crop plants. **Annual Review of Plant Biology**, Paolo Alto, v. 64, p 71–88, fev.2013.

SEIDEL, S.J. et al. Modeeling with two different photosynthesis model approaches the impact of drought and heat stress on common bean. **Environmental and experimental botany**, Elmsford, v. 81, p. 111-121, jul.2016.

SHII, C. T. et al. Expression of developmental abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L.: interaction between temperature and allelic dosage. **Journal Heredity**, Cary, v. 71, p. 218–222, 1980.

SHULL, G.H. The composition of a field of maize. **Journal Heredity**, Cary, v.4, p.296-301, jan.1908.

SHULL, G.H. What is “Heterosis”? **Genetics**, Austin, v. 33, n. 5, p. 439-446, set. 1948.

SINGH, S.; SINGH, R. B. Triple test cross analysis in two wheat crosses. **Heredity**, London, v. 37, p. 173-177, out.1976.

SMITH, N.C.; E.A. LEE. Heterosis and growth in a developing maize plant. **Maydica**, Bergamo, v. 61, n. 3, 2016.

SUBBARAMAN, N.; SREE RANGASAMY, S. R. Triple test cross analyses rice. **Euphytica**, Wageningen, v. 42, p. 35-40, jun. 1989.

THUNG M., RAO I.M. **Integrated management of abiotic stresses**. In: Singh S.P., editor. *Common Bean Improvement in the Twenty-First Century*. Springer; Netherlands, Kimberly USA: 1999. pp. 331–370.

TOALDO, D. **Melhoramento do Sistema Radicular do feijão visando a tolerância a deficiência hídrica**. 2012. 59p. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal)-Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, 2012.

TOPP, C. N. et al. How can we harness quantitative genetic variation in crop root systems for agricultural improvement? **Journal of Integrative Plant Biology**, [S.l.], v. 58, p. 213-225, mar. 2016.

VELHO, L.P.S. et al. 2018. Root distribution and its association with bean growth habit. **Academia Brasileira de Ciência**, Rio de Janeiro, abr. 2018.

VELOSO, J.S. **Divergência genética de cultivares de feijão**. 2014. 76p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas)-Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

VIEIRA, C. **O feijão comum**. Cultura, doenças e melhoramento. Viçosa: Imprensa Universitária da UFV, 1967. 220 p.

ZHOU, G., et al. Genetic composition of yields heterosis in an elite rice hybrid. **PNAS**, Washington, v. 109, n. 39, p. 15847-15852, set. 2012.