

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Resposta à seleção em duas populações de soja com diferentes
proporções de cada genitor**

Leandro Augusto Andrade Fumes

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre em Ciências. Área de concentração:
Genética e Melhoramento de Plantas

**Piracicaba
2013**

Leandro Augusto Andrade Fumes
Engenheiro Agrônomo

**Resposta à seleção em duas populações de soja com diferentes proporções de
cada genitor**

Orientador:
Prof. Dr. **ISAIAS OLÍVIO GERALDI**

Dissertação apresentada para obtenção do título de
Mestre Ciências. Área de concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas

**Piracicaba
2013**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP**

Fumes, Leandro Augusto Andrade

Resposta à seleção em duas populações de soja com diferentes proporções de cada genitor / Leandro Augusto Andrade Fumes. - - Piracicaba, 2013.
47 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", 2013.
Bibliografia.

1. Melhoramento vegetal 2. Retrocruzamento 3. Variabilidade genética 4. Resposta à seleção I. Título

CDD 633.34
F977r

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

AGRADECIMENTOS

A Deus e ao meu Anjo da Guarda.

Ao meu orientador, Isaias Olívio Geraldi, pela oportunidade, ensinamentos, orientação, apoio e paciência.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro.

Aos colegas de laboratório: Fernando Hoshino Shirahige, Larissa Pereira de Castro, Guilherme José Farias, Rosa María Alvares Parra e Gabriel Lourenço Lopes, pelo bom convívio, ensinamentos transmitidos, ajuda na execução dos experimentos, dúvidas esclarecidas e trocas de sabedoria.

Aos meus colegas e amigos que fiz na ESALQ, especialmente Marcela, Melina, Thiaguinho, Luciana, e Tiago, pelas boas conversas, estímulos e trocas de experiências.

Aos funcionários do Laboratório: Fernandes de Araújo e Gustavo Alexandre Perina, por dividirem comigo seus conhecimentos e experiências de condução experimental, e a todos os funcionários de campo e diaristas do Departamento de Genética da ESALQ/USP.

Aos professores e funcionários da ESALQ/USP, em especial os do Departamento de Genética.

Aos meus amigos, Euclides Garuti Junior, Thaynara Zaia e Ana Paula Russo Assunção Schimidt, pelas conversas que me ajudaram nos momentos de estresse, e pela amizade.

Agradeço à minha família, pilar fundamental na minha formação pessoal, moral, intelectual e psicológica.

À Regiane Andrade Fumes, Eliane Reis Andrade e Margarida Reis Andrade, pela amizade, paciência e companhia.

E finalmente, aos meus pais, Mário e Atilana. Obrigado por me educarem, darem apoio e tudo possível para a realização dos meus sonhos. Agradeço a todos os seus esforços e por ajudarem a me conduzir para o melhor caminho. Sou grato a tudo que já fizeram e ainda fazem por mim.

SUMÁRIO

RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	9
1 INTRODUÇÃO.....	11
2 DESENVOLVIMENTO.....	13
2.1 Revisão Bibliográfica.....	13
2.1.1 Soja: aspectos econômicos e melhoramento genético.....	13
2.1.2 Método do retrocruzamento.....	14
2.1.3 Retrocruzamento em soja.....	21
2.2 Material e Métodos.....	23
2.2.1 Descrição do material experimental.....	23
2.2.2 Caracterização do ambiente experimental.....	24
2.2.3 Execução experimental.....	24
2.2.3.1 Obtenção das progênies.....	24
2.2.3.2 Avaliação experimental das progênies.....	26
2.2.4 Caracteres avaliados.....	26
2.2.5 Análises estatístico-genéticas.....	27
2.2.5.1 Análises de variância.....	27
2.2.5.2 Teste Dunnett.....	29
2.3 Resultados e Discussão.....	29
2.3.1 Análises de variância.....	29
2.3.1.1 Produção de Grãos (PG).....	29
2.3.1.2 Número de Dias para a Maturação (DM).....	31
2.3.1.3 Altura das Plantas na Maturação (AM).....	32
2.3.1.4 Acamamento (AC).....	34
2.3.2 Análise das médias.....	35
2.3.3 Distribuição das progênies para o caráter PG.....	36
3 CONCLUSÃO.....	39
REFERÊNCIAS.....	41

RESUMO

Resposta à seleção em duas populações de soja com diferentes proporções de cada genitor

O método do retrocruzamento é bastante utilizado no melhoramento de plantas para transferir um ou mais caracteres qualitativos de um genitor doador para um genitor recorrente, que usualmente é um cultivar, sendo assim um método de substituição alélica. Entretanto, existem poucas informações sobre o uso do método do retrocruzamento para o melhoramento de caracteres quantitativos. As informações teóricas baseados no modelo de um loco com dois alelos indicam que uma geração de retrocruzamento para o genitor mais produtivo acarreta um aumento na média da população, mas uma redução na variância genética, o que limita o uso deste método para o melhoramento de caracteres quantitativos. Por outro lado, diversos trabalhos relatam a ocorrência de um aumento da variância genética em seguida a um ou mais retrocruzamentos. Neste sentido, este trabalho foi conduzido para avaliar a eficiência de uma geração de retrocruzamento para o desenvolvimento de linhas puras superiores em soja, em uma população derivada de um cruzamento biparental entre os cultivares BRS-134 e EMGOPA-315, onde este último foi utilizado como genitor recorrente, por ser mais produtivo. Vinte progênies $F_{2:5}$ e 20 progênies RC_1F_4 foram selecionadas para produção de grãos a partir de duas populações básicas ($F_{2:4}$ e RC_1F_3) compostas de 100 progênies cada, previamente avaliadas para produção de grãos e caracteres agrônômicos em três ambientes. A avaliação experimental das progênies selecionadas foi realizada no ano agrícola de 2011/12 na Estação Experimental de Anhumas, pertencente ao Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba, SP. As progênies de cada população foram avaliadas em um experimento em blocos ao acaso com 20 repetições e parcelas lineares de 2 m, separadas por 0,5 m, contendo 30 plantas após o desbaste. Os seguintes caracteres foram avaliados: Produção de grãos (PG), número de dias para maturação (DM), altura das plantas na maturação (AM) e acamamento (AC). Os resultados mostraram que a população derivada de um retrocruzamento gerou um maior número de progênies mais produtivas e, portanto, uma geração de retrocruzamento para o genitor mais produtivo pode ser uma boa estratégia para melhorar a eficiência da seleção para produção de grãos em soja.

Palavras-chave: Melhoramento vegetal; Retrocruzamento; Variabilidade genética; Resposta à seleção

ABSTRACT

Response to selection in two soybean populations with different proportion of each parent

The backcross method is commonly used in plant breeding to transfer one or more qualitative traits from a donor parent to a recurrent parent, which is usually a cultivar. Therefore is a method of allelic substitution. However, there is limited information on using the backcross method for the improvement of quantitative traits. Theoretical information, based on a one-locus two-allele model, indicates that one generation of backcrossing for the higher yielding parent increases the population mean but decreases the genetic variance. The latter could limit the use of backcross method for the improvement of quantitative traits. On the other hand, several reports have shown a genetic variance increase following one or more backcrossing. This work was carried out to evaluate the efficiency of one generation of backcrossing for the development of superior soybean lines, in a population derived from a two-way cross between BRS-134 and EMGOPA-315 cultivars, where the latter one was used as recurrent parent for being higher yielding. Twenty $F_{2:5}$ and 20 RC_1F_4 higher yielding progenies were selected from two base populations ($F_{2:4}$ and RC_1F_3) previously evaluated for grain yield and agronomic traits in three environments. Evaluation trials of the selected progenies were carried out in 2011/12 growing season at Anhumas Experimental Station, belonging to the Department of Genetics, ESALQ/USP, in Piracicaba, state of São Paulo, Brazil. A randomized complete block design with 20 replications and plots of 2 m rows spaced by 0.5 meter with 30 plants after thinning, was used for each population. The following traits were recorded: grain yield (PG) number of days to maturity (DM), plant height at maturity (AM), and lodging (AC). General results have shown that the backcross population generates a higher number of more yielding progenies, and therefore one generation of backcrossing for the higher yielding parent could be a good strategy to improve the efficiency of selection for grain yield in soybeans.

Keywords: Plant breeding; Backcrossing; Genetic variability; Response to selection

1 INTRODUÇÃO

O método de retrocruzamento é um método bastante utilizado pelos melhoristas de plantas e tem como finalidade transferir caracteres de herança simples, geralmente monogênicos, de um genitor qualquer (genitor doador) para outro genitor adaptado (genitor recorrente), que geralmente é um cultivar. É, portanto, um método de substituição alélica. Neste método, durante as sucessivas gerações de retrocruzamentos é realizada a seleção para o alelo a ser transferido enquanto as demais características do genitor recorrente vão sendo recuperadas gradativamente, obtendo-se assim, no final do processo, o genitor adaptado acrescido de um ou poucos alelos do genitor doador.

Pouca ênfase tem sido dada ao uso do método do retrocruzamento visando o melhoramento de caracteres quantitativos. Os modelos teóricos, baseados em um loco com dois alelos, indicam que um retrocruzamento para o genitor mais produtivo, por exemplo, deve acarretar um aumento da média da população, mas uma redução indesejável na variância genética, o que limitaria o uso deste método para o melhoramento de caracteres quantitativos. Com mais retrocruzamentos este processo se intensifica, pois a cada retrocruzamento a população adquire uma maior proporção do genitor recorrente.

Entretanto, diversos trabalhos relatam a ocorrência de um aumento na variância genética em seguida a um ou mais retrocruzamentos, o que contraria os modelos teóricos baseados em um loco com dois alelos. Existem diversas razões para explicar este fato, sendo uma das mais importantes a ocorrência de epistasia, que não é possível incluir em modelos teóricos simples. Mesmo assim, existem ainda poucas informações sobre o uso do método do retrocruzamento visando o melhoramento de caracteres quantitativos.

Em vista destes fatos, os objetivos deste trabalho compreendem a avaliação da eficiência de uma geração de retrocruzamento para o desenvolvimento de linhas puras superiores em soja, a partir da avaliação de progênies selecionadas de duas populações: uma constituída de 50% do genoma de cada genitor e outra constituída de 75% do genoma do genitor mais produtivo, isto é, com um retrocruzamento para o genitor mais produtivo.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 Soja: aspectos econômicos e melhoramento genético

O programa de melhoramento de soja no Brasil baseou-se inicialmente na introdução de algumas linhagens do sul dos EUA, as quais foram utilizadas para o desenvolvimento de cultivares mais adaptados à região sul do Brasil. Para as outras regiões brasileiras, foi seguida a estratégia de desenvolvimento de linhagens adaptadas às baixas latitudes, por meio da incorporação do caráter Período Juvenil Longo (PJL) (BONETTI, 1983; HIROMOTO; VELLO, 1986; PALUDZYSZYN FILHO; SOUZA; ALMEIDA, 1993; PRIOLLI et al., 2004).

O caráter Período Juvenil Longo (PJL) possui controle genético simples e é interessante para que as plantas não apresentem limitações quanto ao porte e produtividade quando cultivadas em regiões de baixas latitudes (condições de dias curtos); sendo assim, os programas de melhoramento desenvolveram cultivares com o PJL, viabilizando a expansão do cultivo da soja no país (SPEHAR, 1994; KIIHL, 2001).

A adoção generalizada de tecnologias pelos produtores, incluindo o uso de cultivares melhorados e que possuem os genes do período juvenil longo, proporcionou, além do aumento na produtividade, o cultivo da soja de norte a sul do país, possibilitando assim maior competitividade do grão brasileiro no mercado internacional (FRANÇA-NETO, 2004).

Na safra de 2012/13, no Brasil, foram produzidos 81.281,4 mil toneladas deste grão, havendo assim um incremento de 22,4% comparado à safra de 2011/12. É esperado que seja exportado aproximadamente 36,78 milhões de toneladas e haja um consumo interno de 42,40 milhões de toneladas (CONAB, 2013).

É necessário que a produção de soja no cenário brasileiro e mundial continue aumentando, melhorando a eficiência na produção de alimentos, fibras e biocombustíveis para atender a demanda crescente (KANG, 2007). Dentre as tecnologias disponíveis para o acréscimo da produção, utilizando eficientemente a área disponível e superando as adversidades bióticas e abiótica, destaca-se o melhoramento genético (TESTER; LANGRIDGE, 2010).

O melhoramento genético de plantas visa à produção de cultivares superiores na agricultura de uma determinada região, através do estudo e manipulação do germoplasma de espécies cultivadas (BUENO; MENDES; CARVALHO, 2006). Trata-se de uma ciência multidisciplinar e dinâmica, capaz de se reinventar graças às contínuas descobertas científicas e abordagens técnicas (GEPTS; HANCOCK, 2006). Para o desenvolvimento de cultivares mais adequados às necessidades humanas, no melhoramento utiliza-se conhecimentos de agronomia, genética, citogenética, botânica, fisiologia, entomologia, bioquímica, genética molecular e estatística (SCHLEGEL, 2010).

Graças aos avanços do melhoramento da cultura realizados pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) e outras instituições públicas e privadas foi possível o plantio da soja em regiões brasileiras de baixas latitudes, entre a linha do equador e o trópico de capricórnio. Essa conquista revolucionou a história mundial da soja, impactando no mercado a partir do final da década de 1980. Os líderes de produção mundial de soja na atualidade são os EUA, Brasil, Argentina, China, Índia e Paraguai. No Brasil, a soja é cultivada nas regiões Sul, Sudeste, Centro-oeste, Norte e Nordeste. Isso é possível uma vez que foram produzidos cultivares adaptados a cada região (ABDELNOOR; BARROS; MOREIRA, 1995; ALCÂNTARA NETO, 2001; PRIOLLI et al., 2002).

A identificação de genes envolvidos na expressão da produtividade, e seu uso em trabalhos de melhoramento são fundamentais para produção de novos cultivares com maior potencial de produção. Para isso, atualmente estão sendo identificados QTLs (*Quantitative Trait Locus*) no genoma da soja associados ao rendimento da cultura a fim de indicar a existência de alelos com potencial de incrementar ainda mais a produtividade em germoplasma elite e em germoplasma introduzido (GUZMAN et al., 2007).

2.1.2 Método do retrocruzamento

O método do retrocruzamento envolve, em princípio, o cruzamento de um genitor doador, o qual possui a característica interessante a ser incorporada, com um genitor recorrente, geralmente mais adaptado, que não apresenta a característica contida no outro. O híbrido F_1 é então retrocruzado com o genitor

recorrente em sucessivas gerações, nas quais são selecionadas as progênies com a característica de interesse. O objetivo do método consiste em recuperar o genótipo do genitor recorrente, exceto para uma ou poucas características do genitor doador (BORÉM; MIRANDA, 2009).

De acordo com Collard et al. (2005), assumindo uma população com tamanho infinito, podemos calcular a proporção teórica do genoma recorrente (P_{gr}) depois de n gerações de retrocruzamento, pela seguinte expressão (eq. 1):

$$P_{gr} = \frac{2^{n+1} - 1}{2^{n+1}} \quad (1)$$

Assim, em cada geração de retrocruzamento é recuperado, em média, metade do genoma do genitor recorrente em relação à geração anterior, ou seja, se na geração F_1 há 50% do genoma recorrente, na geração RC_1 há 75%, na RC_2 há 87,5% e assim por diante, onde na RC_6 haverá 99,2% do genoma recorrente, ou seja, são necessários aproximadamente seis ciclos de retrocruzamento para considerarmos uma recuperação satisfatória do genoma do recorrente (GUIMARÃES et al., 2009).

Geralmente o método dos retrocruzamentos é utilizado para melhorar uma característica pontual em um cultivar (FEHR, 1987). Este método vem sendo utilizado há muito tempo, principalmente para caracteres qualitativos, de herança simples, sendo considerado um método de substituição alélica. Porém há exemplos na literatura de trabalhos, em diferentes culturas, que o método foi realizado com foco em caracteres quantitativos, como por exemplo: transferência de peso de sementes de trigo (KNOTT; TALUKDAR, 1971); transferência de resistência à ferrugem-da-folha para aveia (SIMONS, 1985); resistência à podridão radicular de fitóftora em soja (MIAN; COOPER; DORRANCE, 2008), resistência a diversas pragas, doenças e nematoides em feijão (SINGH; SCHWARTZ, 2010; SINGH; SCHWARTZ, 2011); introgressão de alelos que reduzem o período de vernalização em cevada (CASAO et al., 2011); entre outros.

Um dos problemas que o método dos retrocruzamentos pode apresentar está relacionado à ocorrência de arrasto de genes (*linkage drag*) devido à presença de ligações gênicas, as quais ocorrem, por definição, quando dois genes encontram-se no mesmo cromossomo e com uma distância inferior a 50 cM (centiMorgans), fazendo assim com que eles tenham a tendência de serem transferidos juntos em

programas de retrocruzamentos (BORÉM; MIRANDA, 2009). Se o gene de interesse estiver ligado a genes deletérios ou que controlam caracteres indesejáveis, o retrocruzamento pode estar incorporando estas duas características, reduzindo o sucesso do programa, uma vez que o bloco incorporado do genoma doador só poderá ser eliminado do genoma recorrente mediante a recombinação. Por outro lado, é possível também que dois genes desejáveis estejam ligados, podendo ser uma vantagem ao melhorista.

Para minimizar os efeitos do arrasto de genes algumas metodologias vêm sendo sugeridas, geralmente utilizando introgressão assistida por marcadores moleculares (VISSCHER; HALEY; THOMPSON, 1996; HOSPITAL; CHARCOSSET, 1997), também chamada de retrocruzamento assistido por marcadores (*Marker-Assisted Backcrossing* – MAB). Utilizando o método convencional são necessárias em torno de seis gerações de retrocruzamento para recuperação satisfatória do genitor recorrente, enquanto que utilizando marcadores pode-se chegar a este objetivo até mesmo em RC₂ (FRISCH; BOHN; MELCHINGER, 1999), ou RC₃ (BENCHIMOL; SOUZA JÚNIOR; SOUZA, 2005) poupando desta forma de duas a quatro gerações.

O retrocruzamento também pode ser utilizado no início de programas de melhoramento, isto é, na formação das populações-base, fase onde são selecionados os genitores que serão utilizados nos cruzamentos iniciais para gerar as populações segregantes, nas quais será realizada a seleção.

O objetivo básico do melhorista ao cruzar materiais divergentes é obter um aumento na frequência de linhagens superiores (transgressivos) no final do programa. Para isso, os dois genitores devem ser cruzados e, em F₂, realizada a seleção dos genótipos que combinem o maior número de alelos favoráveis de ambos, ou então deve ser realizado retrocruzamento uma ou mais vezes antes da seleção. A população ideal para realizar seleção deve conter média e frequência de alelos favoráveis alta, mas com baixa variância genética para os locos contendo os alelos favoráveis da população original. Deve conter também alta variância genética e maiores frequências de alelos favoráveis nos locos em que a população receptora não possui o alelo de interesse (DUDLEY. 1982).

No desenvolvimento de populações-base proveniente de cruzamentos em espécies autógamas, como no caso da soja, é importante obter progênies homocigotas com frequência de alelos favoráveis maior que dos genitores utilizados.

Isso depende do número de alelos favoráveis distintos entre esses genitores, da probabilidade de fixação dos alelos em um bloco gênico único, da contribuição relativa dos alelos desejáveis dos genitores e das diferenças genéticas necessárias para que o melhorista possa distinguir a planta superior entre as demais da população (ISLEIB, 1999; LORENCETTI et al., 2006).

O valor da divergência genética reflete a quantidade total de locos divergentes entre os materiais, podendo corresponder a alelos favoráveis ou não; por isso, em melhoramento, não se deseja excesso de variabilidade (RAMALHO; LAMBERT, 2004). O interessante ocorre quando os locos nos genitores divergem apenas onde o cultivar superior não possui os alelos favoráveis, porém o outro cultivar o contém. Por esta razão é preferível realizar cruzamento entre genótipos elite, sem se preocupar com variabilidade em excesso (DUDLEY, 1997; RASMUSSEN; PHILLIPS, 1997). Em resumo, a população-base ideal deve apresentar uma média alta e a maior variabilidade possível para os caracteres em questão.

Briggs e Allard (1953) ressaltaram que, diferentemente do que geralmente se supõe, o método do retrocruzamento não é apenas limitado aos caracteres de herança simples. Estes autores, em uma revisão sobre os processos obtidos em programas de retrocruzamento até aquela época, apontaram resultados positivos obtidos com caracteres quantitativos, como comprimento de grãos de arroz, tamanho de grãos de feijão-fava e altura de plantas em trigo.

Visando ajustar o caráter florescimento precoce, caráter com herança quantitativa, Allard (1999) cruzou uma linhagem comercial (genitor recorrente) com uma fonte desta característica (genitor doador). Em seguida retrocruzou com a linhagem comercial, selecionou e autofecundou uma quantidade de plantas RC_1 que mais se assemelhavam ao genitor recorrente e depois selecionou plantas com boas características e precocidade nas progênes RC_1F_2 , até a obtenção de linhagens com o tempo de florescimento adequado.

Dudley (1982), em um estudo de simulação, avaliou os efeitos de um retrocruzamento para obtenção de genótipos superiores e verificou que uma geração de retrocruzamento antes da seleção, quando um genitor apresenta mais locos contendo alelos favoráveis que outro, aumenta as chances de obtenção de linhagens que superem o genitor superior. Quanto maior a divergência genética entre os genitores, mais retrocruzamentos serão necessários e maior é a importância deste antes do início da seleção. No mesmo sentido, Bailey (1977), em

um estudo teórico, concluiu que quanto maior o número de locos envolvidos no controle de um caráter mais difícil é o melhoramento genético e assim maior é a importância do uso de um ou mais retrocruzamentos na recuperação de alelos favoráveis do genitor superior.

De acordo com Bernardo (2010), em estudo de simulação, a variância genética é maior para as populações derivadas de F_2 quando comparadas a populações derivadas de RC_1 , qualquer que seja a geração de autofecundação. Por outro lado, o autor também demonstra que a realização de retrocruzamento para o genitor superior aumenta a probabilidade de sucesso no melhoramento quando um dos genitores apresenta desempenho superior ao outro. Isso ocorre devido às maiores chances de fixação dos alelos favoráveis nos chamados segregantes transgressivos, principalmente em caracteres controlados por muitos locos, ou seja, as populações derivadas de retrocruzamentos tendem a ser mais promissoras para obter genótipos superiores.

Como em espécies autógamas a média de um conjunto de linhagens endogâmicas derivada de um cruzamento entre dois genitores é igual à média destes, procura-se então utilizar genitores com alto desempenho, aproveitando assim os ganhos genéticos já obtidos com melhoramento, exceto quando é necessário introduzir uma característica não existente em cultivares comerciais ou quando pretende-se aumentar a variabilidade genética. Nestes casos, geralmente, são utilizados genitores divergentes para algumas características, como produção de grãos, altura da planta, precocidade, etc..

Ao cruzar materiais (P_1 e P_2) contrastantes, gera-se uma grande variabilidade genética em F_2 ; porém há uma redução na média da população. Isto pode ser descrito com base no modelo apresentado a seguir (eq. 2 a 6), para caracteres quantitativos, considerando-se um modelo de um loco com dois alelos (KEARSEY; POONI, 1996).

Média do genitor P_1 :

$$\bar{P}_1 = m + a \quad (2)$$

Média do genitor P_2 :

$$\bar{P}_2 = m - a \quad (3)$$

Média da geração F₁:

$$\bar{F}_1 = m + d \quad (4)$$

Média da geração F₂:

$$\bar{F}_2 = m + (1/2)d \quad (5)$$

Variância genética na geração F₂:

$$\sigma_{G(F_2)}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (6)$$

Nos modelos apresentados, m é a média dos genitores (linhagens), a é o desvio dos homozigotos, d é o desvio dos heterozigotos, σ_G^2 é a variância genética total, σ_A^2 é a variância genética aditiva e σ_D^2 é a variância genética dominante. Ainda de acordo com este modelo, a é metade da diferença entre as médias dos genitores, sendo assim, $[a = (1/2) (P_1 - P_2)]$. Considerando um caráter quantitativo, $a = \sum a_i$ e $d = \sum d_i$, em que i é o número de locos em que os genitores são divergentes.

Se for feito um retrocruzamento para o P₁, em teoria ocorre uma redução na variância genética, porém um aumento na média da população, baseando-se no mesmo modelo, isto é:

Média da geração RC₁:

$$\overline{RC}_1 = m + (1/2)a + (1/2)d \quad (7)$$

Variância genética na geração RC₁:

$$\sigma_{G(RC_1)}^2 \cong (1/2)\sigma_A^2 + \sigma_D^2 \quad (8)$$

Portanto, ocorre um aumento da média, devido ao componente a , mas uma redução da variância genética. Quanto mais divergentes forem os genitores, maior é o componente a .

Ainda com base neste modelo, as médias das linhas puras derivadas do F₂ e do RC₁ (\bar{F}_∞ e \overline{RC}_∞) são as seguintes (eq. 9 e 10):

$$\bar{F}_\infty = m \quad (9)$$

$$\overline{RC}_{\infty} = m + (1/2)a \quad (10)$$

Como a média da população melhorada depende da média da população-base (original) e da resposta à seleção (eq. 11), isto é:

$$\bar{x}_m = \bar{x}_o + R_s \quad (11)$$

em que \bar{x}_m é a média da população melhorada, \bar{x}_o é a média da população original e R_s é a resposta à seleção, a vantagem de um ou outro tipo de população é uma questão de balanço entre médias e variâncias. Entretanto, é importante ressaltar que esse modelo considera apenas um loco com dois alelos (KEARSEY; POONI, 1996), e que caracteres quantitativos são controlados por um número grande de locos espalhados pelo genoma, o que pode ser uma limitação deste modelo.

Pela mesma razão este modelo apresentado também não considera a ocorrência de epistasia, a qual, quando presente, pode causar vieses nas estimativas dos componentes de variância aditiva e de dominância, reduzindo a precisão na obtenção de parâmetros genéticos como coeficiente de herdabilidade e resposta esperada com a seleção (CARLBORG; HALEY, 2004).

A presença de epistasia foi relatada em várias culturas e para diversos caracteres de importância agrônômica, entre elas, milho (WOLF; HALLAUER, 1997; ETA-NDU; OPENSHAW, 1999; GARCIA-MENDONZA, 2011; SILVA DÍAS, 2011), arroz (LI et al., 2001), tomate (CAUSSE et al., 2007), feijão (JOHNSON; GEPTS, 2002), entre outras. Em soja, existem trabalhos que indicam a importância dos efeitos epistáticos em caracteres quantitativos, como a produtividade de grãos (ARAÚJO, 2006; BARONA; COLOMBARI FILHO; GERALDI, 2009; SAINT MARTIN et al., 2009), inclusive trabalhos de mapeamento de QTLs que têm detectado efeitos epistáticos para esse caráter (LARK et al., 1995; GUZMAN et al., 2007; PALOMEQUE et al., 2009; SAINT MARTIN et al., 2009; WANG et al., 2009). Assim, esses efeitos podem gerar desvios nos resultados teóricos esperados, como, por exemplo, um aumento de variabilidade (RASMUSSEN; PHILLIPS, 1997).

Em populações que sofreram processo de fixação alélica, como naquelas em que ocorreu subdivisão ou efeito de gargalo, pode ocorrer uma conversão da variância genética epistática em aditiva, onde a seleção natural atua, possibilitando a

adaptação dessas populações a novos ambientes (GOODNIGHT, 1988). Com esse mecanismo de conversão mantem-se o processo de seleção, mesmo havendo uma base genética estreita (BERNARDO, 2010). Rasmusson e Phillips (1997) sugeriram que a epistasia é uma das razões do contínuo sucesso com os ciclos de seleção, assim, a realização de retrocruzamento em uma população pode gerar essa conversão de variâncias, aumentando o componente genético, fato não previsto nos modelos tradicionais simplificados.

2.1.3 Retrocruzamento em soja

O método do retrocruzamento tem sido bastante utilizado no desenvolvimento de novos cultivares de soja, em sua maioria visando a transferência de resistência a doenças, melhoria do sabor, redução dos teores de inibidores de proteases, redução do teor de ácido linolênico e aumento do teor de ácido oleico. Tratando-se de transferência de resistência a doenças, há vários exemplos de cultivares obtidos dessa forma, como, por exemplo, para a doença cercosporiose (*Cercospora sojina* Hara) e para o cancro-da-haste (*Diaporthe phaseolorum* f. sp. *meridionalis*) (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005). Algumas pesquisas também demonstraram a possibilidade de transferir a resistência à podridão radicular de fitóftora (*Phytophthora megasperma* Drechs. var. *sojae*) para a soja através de retrocruzamentos (WEHRMANN; FEHR; CIANZIO, 1988; WILCOX et al., 1971).

Boa parte dos programas de melhoramento de soja em andamento utilizam retrocruzamento. Cianzio (2007) demonstrou que, nos EUA, 65% dos pesquisadores do setor privado e 87% no setor público utilizam este método no programas que desenvolvem. Boa parte desses pesquisadores utilizam PIs (Plant Introduction) em seus programas, 73% no setor público e 47% no privado. Boa parte da utilização de retrocruzamento tem por finalidade à introgressão de caracteres dessas linhagens introduzidas para os cultivares comerciais, uma vez que a base genética da cultura da soja é estreita (CHUNG; SINGH, 2008; HIROMOTO; VELLO, 1986).

Neste sentido Schoener e Fehr (1979) avaliaram populações com diferentes proporções (100%, 75%, 50%, 25% e 0%) de germoplasma de PIs de alto rendimento com linhagens experimentais e comerciais, concluindo que o uso das PIs não ajudou a exceder a superioridade das cultivares elites; entretanto, como a

população com 50% possuiu a maior variabilidade e um rendimento médio aceitável, a utilização de PIs pode ser adequado em populações destinados a melhorias a longo prazo por meio de seleção recorrente. Vello, Fehr e Bahrenfus (1984) avaliaram o desempenho agrônômico de cinco populações de soja com diferentes porcentagens de germoplasma de PIs e também concluíram que o uso destas para o melhoramento de produção de grãos em curto prazo não foi tão eficiente quanto utilizar seleção em populações desenvolvidas a partir de cultivares domésticos. Ressaltam porém, que seriam necessários estudos de seleção recorrente de longo prazo para determinar a viabilidade do uso de PIs. Wehrmann et al. (1987) utilizaram o método tentando transferir genes responsáveis pelo aumento do teor de proteína em cultivares de alta produção e concluíram que a realização de dois retrocruzamentos possibilitou a seleção de linhagens com maior valor proteico e produção similar aos genitores recorrentes. Kim et al. (2012) mapearam QTLs em duas populações retrocruzadas nas quais foram utilizados PIs como genitores doadores e concluíram que o germoplasma exótico pode ser uma fonte de novos alelos para aumento de produtividade de cultivares domésticos e experimentais.

Muitas outras pesquisas identificaram QTLs associados com produção de grãos, sendo que a maioria desses locos de alta produtividade são provenientes de genitores exóticos (GUZMAN et al., 2007; PALOMEQUE et al. 2009, SEBASTIAN et al., 2010; KIM et al., 2012). Entretanto, esses locos costumam estar ligados a outros desfavoráveis (CONCIBIDO et al., 2003), com alta frequência de alelos deletérios. Caracteres controlados por QTLs poligênicos de baixa herdabilidade, como produção de grãos, podem ser mascarados por fatores externos por serem muito sensíveis aos efeitos ambientais.

Considerando a importância da cultura da soja e principalmente do caráter produção de grãos, torna-se importante verificar os efeitos de um retrocruzamento nas médias e variâncias da população e, conseqüentemente, na obtenção de genótipos superiores. Farias (2013) avaliou a eficiência de uma geração de retrocruzamento para o desenvolvimento de linhagens superiores de soja concluindo que uma geração de retrocruzamento para o genitor mais produtivo pode ser uma boa estratégia, visto que as variâncias genéticas, as amplitudes de variação das médias e a resposta esperada com seleção foram maiores nas populações oriundas de retrocruzamento.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Descrição do material experimental

O material experimental compreende 40 progênies selecionadas de soja, sendo 20 derivadas de uma população F_2 (progênies $F_{2:5}$) e 20 derivadas do mesmo cruzamento, mas seguido de um retrocruzamento (progênies RC_1F_4). Os genitores destas populações são dois cultivares adaptados às condições do Estado de São Paulo, o EMGOPA-315 (P_1) e o BRS-134 (P_2), escolhidos por possuírem uma considerável divergência para vários caracteres: produção de grãos, altura de plantas e dias pra maturação, sendo o EMGOPA-315 o genitor mais produtivo, com plantas mais altas e mais tardias. A descrição dos cultivares está apresentada a seguir:

- **P_1 - EMGOPA-315 (Rio Vermelho)**: Linhagem brasileira, liberada em 1998 pela extinta EMGOPA (Empresa Goiana de Pesquisa Agropecuária), proveniente do cruzamento entre Dourados(2) x [(Amambáí(2) x Ocepar 9-SSI)], com cor de flor branca, hipocótilo verde, pubescência marrom e vagem marrom escura. Tem hábito de crescimento determinado, ciclo médio (131 a 140 dias), porte alto, boa ramificação, semente com formato esférico arredondado, tegumento amarelo, lustro intermediário e hilo preto. Possui resistência ao cancro-da-haste (*Phomopsis phaseoli* f.sp. *meridionalis* e *Diaporthe phaseolorum* f.sp. *meridionalis*), à mancha “olho-de-rã” (*Cercospora sojina*), ao oídio (*Microsphaera diffusa*) e ao mosaico comum da soja (*Soybean Mosaic Virus* – SMV); e suscetibilidade aos nematoides de galhas (*Meloidogyne javanica* e *Meloidogyne incognita*).

- **P_2 - BRS-134**: Linhagem brasileira, liberada em 1998 pela EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), proveniente do cruzamento entre BR83-147 x BR84-8309, com cor de flor branca, hipocótilo verde, pubescência marrom e vagem marrom clara. Tem hábito de crescimento determinado, ciclo médio (131 a 140 dias), semente com formato esférico arredondado, tegumento amarelo, lustro fosco e hilo marrom. Possui resistência à pústula bacteriana (*Xanthomonas axonopodis* pv. *glycines*), ao cancro da haste (*Phomopsis phaseoli* f.sp. *meridionalis*).

e *Diaporthe phaseolorum* f.sp. *meridionalis*), à ferrugem (*Phakopsora pachyrhizi*), à mancha olho-de-rã (*Cercospora sojina*), aos vírus da necrose da haste (VNH) e ao mosaico comum da soja (*Soybean Mosaic Virus* – SMV); e suscetibilidade ao oídio (*Microsphaera diffusa*) e aos nematoides de galhas *Meloidogyne javanica* e *Meloidogyne incognita*).

2.2.2 Caracterização do Ambiente Experimental

O experimento foi conduzido na área experimental do Departamento de Genética da ESALQ-USP, no município de Piracicaba-SP. A área localiza-se na margem esquerda do rio Piracicaba, aproximadamente nas coordenadas de 22°42'13" de latitude sul e 47°38'25" de longitude oeste, a uma altitude média de 510 m acima do nível do mar e solo bastante argiloso.

2.2.3 Execução experimental

2.2.3.1 Obtenção das Progênies

As populações básicas foram obtidas da seguinte maneira: No ano agrícola de 2006/07 os dois genitores (P_1 : EMGOPA-315 e P_2 : BRS-134) foram cruzados em casa de vegetação para a obtenção de sementes F_1 , obtendo-se 50 sementes viáveis. No ano agrícola de 2007/08, as sementes de F_1 e as sementes de P_1 foram semeadas na casa de vegetação. Na época do florescimento foram feitos os retrocruzamentos [$P_1 \times F_1$], obtendo-se (RC_1F_1) e, simultaneamente as sementes F_2 . No inverno de 2008, as sementes F_2 e sementes RC_1F_1 foram semeadas em vasos na casa de vegetação para a obtenção de progênies $F_{2:3}$ e progênies RC_1F_2 , oriundas das autofecundações das plantas F_2 e RC_1F_1 , respectivamente.

No ano agrícola 2008/09 as progênies $F_{2:3}$, e RC_1F_2 foram semeadas no campo e, na época da maturação, colhidas em *bulk*, obtendo-se assim 100 progênies de $F_{2:4}$ e 100 progênies RC_1F_3 . Estas 200 progênies foram avaliadas experimentalmente em três ambientes (combinação de dois locais e dois anos) nos

anos agrícolas 2009/10 e 2010/11. Estes dados correspondem à tese de doutorado de Farias (2013). As estimativas das herdabilidades e das respostas à seleção obtidas por este autor indicam que a população derivada de um retrocruzamento tem maior potencial para gerar linhas puras superiores.

Com base nas médias dos três ambientes (FARIAS, 2013) foram selecionadas as 20 progênes superiores para produção de grãos de cada população. Estas então foram avaliadas no ano agrícola de 2011/12 no Departamento de Genética da ESALQ/USP, em Piracicaba-SP. Para isso foram utilizadas as sementes oriundas dos últimos experimentos que correspondem às gerações $F_{2:5}$ e RC_1F_4 , respectivamente e, portanto, com alto grau de homozigose.

A figura a seguir (Figura 1) ilustra o método de obtenção das progênes.

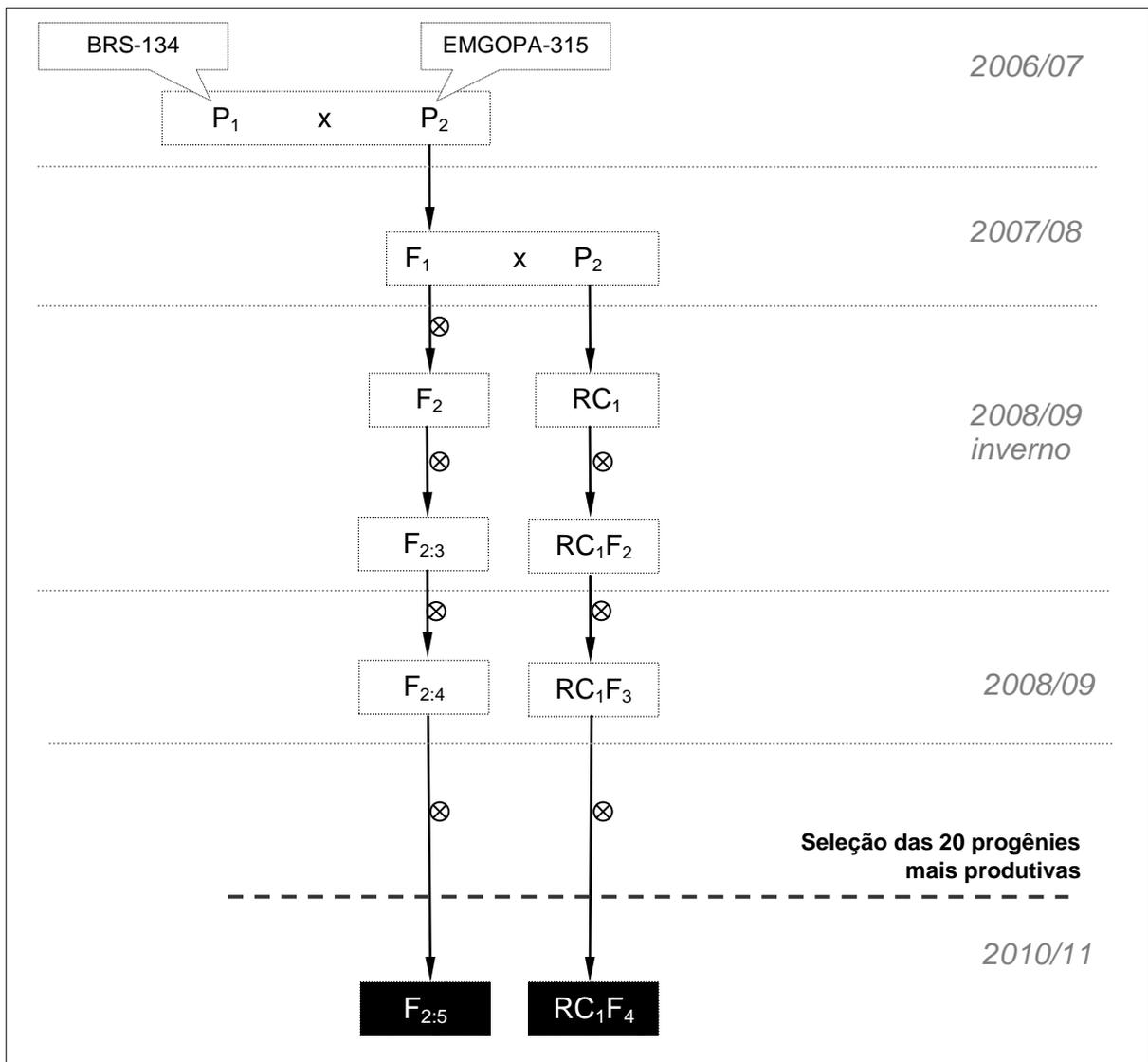


Figura 1 - Esquema de obtenção das populações nas quais se baseia este trabalho

2.2.3.2 Avaliação experimental das progênies

As progênies selecionadas das populações $F_{2:5}$, e RC_1F_4 foram avaliadas em dois experimentos, um para cada tipo de progênie. Para isso, em ambos os experimentos, foi utilizado o delineamento em blocos casualizados, com 20 repetições, contendo 22 tratamentos. Os tratamentos foram constituídos pelos dois genitores (testemunhas) e as 20 progênies. A instalação dos experimentos foi feita de forma a intercalar os tipos de progênies em cada repetição. Para isso foram realizados dois sorteios: um para definir a ordem dos tipos de progênies em cada repetição, e outro para definir a ordem dos tratamentos dentro de cada tipo. Com isso objetivou-se poder comparar as médias das progênies oriundas de populações diferentes.

Foram utilizadas parcelas lineares de 2,0m de comprimento, espaçadas em 0,5m e estande inicial de 45 plantas. O experimento foi semeado no início de novembro, com desbaste para 30 plantas por parcela após 20 dias, quando então foi realizada a contagem do estande inicial das parcelas, para posterior correção para estande (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992).

2.2.4 Caracteres avaliados

Os seguintes caracteres foram avaliados em ambos os experimentos:

a) Número de dias para maturação (DM): período que corresponde ao número de dias decorridos entre a semeadura e o início da maturação completa, quando cerca de 95% das vagens das plantas da parcela estão maduras (secas);

b) Altura das plantas na maturação (AM): distância, em centímetros, do nível do solo ao ápice da haste principal, na época que as plantas atingem o estágio R_8 da escala de Fehr et al. (1971), ou seja, na maturação. Esta medida foi obtida por meio da média de cinco plantas aleatórias e competitivas da parcela;

c) Acamamento (AC): avaliado visualmente na maturação completa (estádio R_8), por meio de uma escala de notas visuais que varia de 1 a 5, sendo que a nota 1

corresponde a uma parcela com todas as plantas eretas e a nota 5 a uma parcela com todas as plantas completamente acamadas;

d) Produção de grãos (PG): avaliada por meio da pesagem, em gramas, dos grãos colhidos de cada parcela (g.m^{-2}) em uma balança eletrônica, após debulha das plantas em trilhadeira mecânica. Este valor foi posteriormente corrigido para a umidade padrão de 13%;

e) Umidade das sementes (US): avaliada por meio da utilização do aparelho medidor de umidade Dickey-John®, modelo Multi-Grain. A medição foi feita juntamente com a pesagem das parcelas.

Estande (ST): corresponde ao número inicial de plantas na parcela de 2,0m, avaliado logo após o desbaste.

2.2.5 Análises estatístico-genéticas

2.2.5.1 Análises de variância

Inicialmente os dados foram submetidos aos testes de aditividade do modelo, normalidade dos erros e homogeneidade de variâncias. Para todos os caracteres, exceto acamamento, não houve restrições às premissas da análise de variância. Para o caráter acamamento (AC), as notas obtidas na avaliação visual foram transformadas por $\sqrt{x+1}$, ajustando assim os dados às exigências do modelo.

Para cada caráter foi realizada a análise de variância, seguindo o delineamento em blocos casualizados, efetuando correção de estande para a produção de grãos (PG) (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Foi utilizado o programa estatístico SAS para Windows (*Statistical Analysis System*, SAS Institute, 2008), versão 9.2, módulo “PROC GLM”.

O esquema da análise de variância para as progênies $F_{2:5}$, e RC_1F_4 , foi baseado no modelo matemático (equação 12) a seguir:

$$Y_{ij} = \mu + t_i + b_j + e_{ij} \quad (12)$$

em que:

Y_{ij} é o valor observado do tratamento i no bloco j ;

μ é a média geral;

t_i com $i=1, 2, \dots, 22$, é o efeito de tratamentos (progênies+genitores);

b_j com $j=1, 2, \dots, 20$, é o efeito de blocos;

e_{ij} é o erro experimental associado à observação Y_{ij} , com $e_{ij} \cap N(0, \sigma^2)$.

O esquema da análise de variância correspondente está apresentado na Tabela 1.

Tabela 1 - Esquema da análise de variância

Fonte de Variação	GL	QM	F
Blocos	19	QM_B	-
Tratamentos	21	QM_T	QM_T / QM_R
Progênies (P)	19	QM_P	QM_P / QM_R
Genitores (G)	1	QM_G	QM_G / QM_R
Grupos (GR)	1	QM_{GR}	QM_{GR} / QM_R
Resíduo	399	QM_R	
Total	439		

onde:

QM_B é o Quadrado Médio de Blocos;

QM_T é o Quadrado Médio de Tratamentos;

QM_P é o Quadrado Médio de Progênies;

QM_G é o Quadrado Médio de Genitores;

QM_{GR} é o quadrado médio de Grupos;

QM_R é o Quadrado Médio do Resíduo.

De posse desta análise foi possível estimar o coeficiente de variação experimental e, conseqüentemente, a precisão experimental, para cada caráter, de acordo com a seguinte expressão:

$$CV\% = \frac{\sqrt{QM_R}}{\bar{x}} \times 100 \quad (13)$$

2.2.5.2 Teste Dunnett

A fim de determinar estatisticamente as progênies que diferiram positivamente do genitor superior, para cada tipo de população as médias dos tratamentos foram comparadas com a média do genitor mais produtivo (P_1), utilizando o teste de Dunnett a 5%, de acordo com a seguinte equação:

$$\Delta_{(Dunnett)} = d \sqrt{\frac{2QM_R}{R}} \quad (14)$$

onde:

$\Delta_{(Dunnett)}$ é a diferença mínima significativa;

d é um valor tabelado em função do número de tratamentos e dos graus de liberdade do resíduo;

R corresponde ao número de repetições ($R = 20$).

2.3. Resultados e Discussão

2.3.1 Análises de variância

2.3.1.1 Produção de Grãos (PG)

Na Tabela 2 estão apresentadas as análises de variância das progênies $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter Produção de Grãos (PG). Também estão presentes os

coeficientes de variação experimental, as médias das progênies, além das amplitudes e dos intervalos de variação dessas médias.

Tabela 2 - Análises de variância, coeficientes de variação experimental (CV%), médias das progênies $F_{2;5}$, RC_1F_4 , amplitude e intervalo de variação das médias individuais das progênies para o caráter produção de grãos (PG), em $g.m^{-2}$

FV	GL	QM	
		Progênies $F_{2;5}$	Progênies RC_1F_4
Blocos	19	19.655,9 **	40.582,2 **
Tratamentos	21	93.935,7 **	88.224,6 **
Progênies	19	95.294,0 **	89.914,0 **
Genitores	1	19.077,0 ^{ns}	3.917,9 ^{ns}
Grupos	1	142.982,7 **	140.433,7 **
Erro	346 ⁽¹⁾ / 344 ⁽²⁾	5.888,5	7.030,3
CV%	-	19,1	20,8
Média das progênies	-	396,86	399,18
Amplitude	-	242,1	276,0
Intervalo de Variação	-	265,1 – 507,2	286,5 – 562,5

** , ^{ns}: Teste F significativo a 1% e não significativo, respectivamente; ⁽¹⁾ : Progênies $F_{2;5}$; ⁽²⁾ : Progênies RC_1F_4

Os coeficientes de variação experimental (CV%) para o caráter PG foram menores que 21%, para os dois tipos de progênies, valores satisfatórios quando comparados a trabalhos semelhantes (ACEVEDO BARONA, 2007; CARVALHO, 2008; COLOMBARI FILHO, 2009; FARIAS, 2013). É comum que o caráter PG apresente CVs% maiores quando comparado aos outros caracteres, pois este é um caráter de maior complexidade e altamente influenciado pelo ambiente.

Foram detectadas diferenças altamente significativas pelo teste F ($P \leq 0,01$) entre as progênies $F_{2;5}$ e RC_1F_4 para o caráter PG, indicando a ocorrência de variabilidade genética neste caráter.

As médias gerais para PG foram de 396,86 $g.m^{-2}$ para as progênies $F_{2;5}$ e de 399,18 $g.m^{-2}$ para progênies RC_1F_4 , correspondendo a produtividade aproximada de 3,9 $t.ha^{-1}$ e 4,0 $t.ha^{-1}$, respectivamente. Esses valores podem ser considerados altos, estando acima das produtividades médias de soja no Brasil (2,9 $t.ha^{-1}$), do Estado de São Paulo (3,2 $t.ha^{-1}$) e do Estado do Paraná (3,3 $t.ha^{-1}$) o qual é, atualmente, o maior do país (CONAB, 2013).

Entretanto, a amplitude de variação das médias das progênes $F_{2:5}$ foi 14% maior quando comparadas às progênes RC_1F_4 (276,0 $g.m^{-2}$ contra 242,1 $g.m^{-2}$), demonstrando que a variação de produção foi maior nas progênes oriundas de retrocruzamento. As progênes RC_1F_4 , comparadas com as $F_{2:5}$, apresentaram também valores mais altos no intervalo de variação, tanto na média mínima (286,5 contra 265,1 $g.m^{-2}$) quanto na máxima (562,5 contra 507,2 $g.m^{-2}$), demonstrando que o retrocruzamento gerou um número maior de progênes superiores.

2.3.1.2 Número de Dias para a Maturação (DM)

O ciclo de um genótipo corresponde ao número de dias entre o plantio e a maturação das plantas, quando em ponto de colheita. Em geral, o ciclo dos cultivares varia entre 75 e 210 dias, entretanto, esse valor pode oscilar dentro de um mesmo cultivar, dependendo de fatores como época de semeadura (fotoperíodo), clima, latitude a altitude da região plantada (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005).

Na Tabela 3 estão apresentadas as análises de variância das progênes $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter Número de Dias para a Maturação (DM). Também estão apresentados os coeficientes de variação experimental, as médias das progênes, além das amplitudes e dos intervalos de variação dessas médias.

Os coeficientes de variação experimental (CV%) para o caráter DM foram menores que 2% para ambos os tipos de progênes, valores satisfatórios quando comparados a trabalhos semelhantes (ACEVEDO BARONA, 2007; CARVALHO, 2008; COLOMBARI FILHO, 2009; FARIAS, 2013).

Foram detectadas diferenças altamente significativas pelo teste F ($P \leq 0,01$) entre as progênes $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter DM, indicando a ocorrência de variabilidade genética neste caráter.

As médias gerais para DM foram de 162,36 dias para as progênes $F_{2:5}$ e de 161,23 dias para progênes RC_1F_4 , havendo assim pouca diferença entre os materiais. Entretanto, a amplitude de variação das progênes $F_{2:5}$ foi 75,2% maior quando comparadas às progênes RC_1F_4 (15,82 contra 9,03 dias), demonstrando que a variação das médias de DM foi bem menor nas progênes RC_1F_4 , conforme pode ser verificado pelos intervalos de variação, sendo que, nas progênes $F_{2:5}$ a

média inferior foi mais baixa e a superior mais alta, comparadas às das progênes RC₁F₄.

Tabela 3 - Análises de variância, coeficientes de variação experimental (CV%), médias das progênes F_{2:5}, RC₁F₄, amplitude e intervalo de variação das médias individuais das progênes para o caráter número de dias para maturação (DM), em dias

FV	GL	QM	
		Progênes F _{2:5}	Progênes RC ₁ F ₄
Blocos	19	51,72 **	48,71 **
Tratamentos	21	433,17 **	174,60 **
Progênes	19	375,25 **	122,17 **
Genitores	1	207,29 **	120,42 **
Grupos	1	1.759,66 **	1.224,83 **
Erro	398	9,36	9,77
CV%	-	1,89	1,95
Média das progênes	-	162,36	161,23
Amplitude	-	15,82	9,03
Intervalo de Variação	-	153,39 – 169,21	156,44 – 165,47

** : Teste F significativo a 1%

2.3.1.3 Altura das Plantas na Maturação (AM)

A altura das plantas de soja na maturação é uma característica importante quando considerada a colheita mecanizada, sendo que esta pode variar de 20 a mais de 150 cm, dependendo do cultivar, época de plantio, fatores climáticos, características do solo, entre outros. Para a colheita mecanizada, em solos de topografia plana, a altura mínima desejável é de 50 a 60 cm. (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005)

Na Tabela 4 estão apresentadas as análises de variância das progênes F_{2:5} e RC₁F₄ para o caráter Altura das Plantas na Maturação (AM). Também estão apresentados os coeficientes de variação experimental, as médias das progênes, além das amplitudes e dos intervalos de variação dessas médias.

Os coeficientes de variação experimental (CV%) para o caráter AM foram menores que 10%, para ambos os tipos de progênes, valores satisfatórios quando

comparados a trabalhos semelhantes (ACEVEDO BARONA, 2007; CARVALHO, 2008; COLOMBARI FILHO, 2009; FARIAS, 2013).

Tabela 4 - Análises de variância, coeficientes de variação experimental (CV%), médias das progêneses $F_{2:5}$, RC_1F_4 , amplitude e intervalo de variação das médias individuais das progêneses para o caráter altura das plantas na maturação (AM), em cm

FV	GL	QM	
		Progêneses $F_{2:5}$	Progêneses RC_1F_4
Blocos	19	190,95 **	129,56 **
Tratamentos	21	1.314,35 **	934,32 **
Progêneses	19	1.183,81 **	449,85 **
Genitores	1	2.614,65 **	4.291,37 **
Grupos	1	2.494,68 **	6.782,19 **
Erro	398	49,71	35,97
CV%	-	6,54	5,31
Média das progêneses	-	108,50	114,19
Amplitude	-	28,91	18,59
Intervalo de Variação	-	94,82 – 123,73	104,63 – 123,22

** : Teste F significativo a 1%

Foram detectadas diferenças altamente significativas pelo teste F ($P \leq 0,01$) entre as progêneses $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter AM, indicando a ocorrência de variabilidade genética neste caráter.

As médias gerais para AM foram de 108,50 cm para as progêneses $F_{2:5}$ e de 114,19 cm para progêneses RC_1F_4 , havendo assim pouca diferença (5%) entre as duas populações. Como foi feito retrocruzamento para o genitor mais alto, o EMGOPA-315, já era esperado plantas mais altas nas progêneses RC_1F_4 . A amplitude de variação das progêneses $F_{2:5}$ foi 55,5% maior quando comparadas às progêneses RC_1F_4 (28,91 contra 18,59 cm), demonstrando que a variação das médias de AM foi bem menor nas progêneses RC_1F_4 , conforme pode ser verificado pelos intervalos de variação, sendo que, nas progêneses $F_{2:5}$ a média inferior foi mais baixa e a superior ligeiramente mais alta, comparadas às das progêneses RC_1F_4 .

2.3.1.4 Acamamento (AC)

O acamamento em soja pode ocasionar perdas consideráveis na colheita mecanizada, sendo assim uma característica indesejada. Plantas muito altas ou com caules muito finos possuem mais facilidade de acamar; porém, plantas com caule excessivamente grosso, mesmo podendo apresentar maior produção, acabam dificultando o corte e debulha dentro das máquinas (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2005).

Na Tabela 5 estão apresentadas as análises de variância das progêneses $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter Acamamento (AC), realizadas com dados transformados por $\sqrt{x+1}$. Também estão apresentados os coeficientes de variação experimental, as médias das progêneses, além das amplitudes e dos intervalos de variação dessas médias.

Tabela 5 - Análises de variância, coeficientes de variação experimental (CV%), médias das progêneses $F_{2:5}$, RC_1F_4 , amplitude e intervalo de variação das médias individuais das progêneses para o caráter acamamento (AC), avaliado em notas de 1 a 5 e transformado em $\sqrt{x+1}$

FV	GL	QM	
		Progêneses $F_{2:5}$	Progêneses RC_1F_4
Blocos	19	0,2297 **	0,2636 **
Tratamentos	21	0,4089 **	0,3090 **
Progêneses	19	0,3150 **	0,1939 **
Genitores	1	1,6649 **	1,5204 **
Grupos	1	0,9373 **	1,2851 **
Erro	398 ⁽¹⁾ / 397 ⁽²⁾	0,0427	0,0389
CV%	-	11,28	10,19
Média das progêneses [#]	-	2,48	2,87
Amplitude	-	1,65	1,65
Intervalo de Variação	-	1,60 – 3,25	2,15 – 3,80

** : Teste F significativo a 1%; ⁽¹⁾ : Progêneses $F_{2:5}$; ⁽²⁾ : Progêneses RC_1F_4 ; [#] : médias não transformadas

Os coeficientes de variação experimental (CV%) para o caráter AC foram menores que 12%, para ambos os tipos de progêneses, valores satisfatórios quando comparados a trabalhos semelhantes (ACEVEDO BARONA, 2007; CARVALHO, 2008; COLOMBARI FILHO, 2009; FARIAS, 2013).

Foram detectadas diferenças altamente significativas pelo teste F ($P \leq 0,01$) entre as progênies $F_{2:5}$ e RC_1F_4 para o caráter AC, indicando a ocorrência de variabilidade genética neste caráter.

As médias gerais para AC foram de 2,48 para as progênies $F_{2:5}$ e de 2,87 para progênies RC_1F_4 , havendo assim uma ligeira diferença entre as populações. Entretanto a amplitude de variação foi a mesma (1,65) entre as progênies $F_{2:5}$ e RC_1F_4 , mas o intervalo de variação das progênies RC_1F_4 apresentaram valores mais altos de acamamento, tanto na média mínima quanto na máxima. Como os materiais foram cruzados para o genitor mais alto e produtivo, o EMGOPA-315, já era esperado plantas mais altas nas progênies RC_1F_4 , e por consequência, maior acamamento, uma vez que esses caracteres tem alta correlação.

2.3.2 Análise das médias

Na Tabela 6 estão apresentadas as médias ajustadas para todos os caracteres, em ordem decrescente para o caráter PG, das 20 progênies $F_{2:5}$ e das 20 progênies RC_1F_4 avaliadas. Observa-se que nas progênies RC_1F_4 dois materiais (progênies 6 e 3) foram estatisticamente superiores ao parental retrocruzado (EMGOPA-315), enquanto nas progênies $F_{2:5}$ isso não ocorreu.

Nos materiais transgressivos do RC_1F_4 , os valores para o caráter AC encontram-se abaixo na média e os valores de AM e DM bem próximos das médias, o que é interessante, mostrando que mesmo com o aumento da média de PG os outros caracteres não foram prejudicados, uma vez que plantas muito altas podem acarretar maior acamamento, o que é desvantajoso, já que genótipos muito altos ou acamados são indesejáveis por aumentar perdas na colheita.

As 4 progênies mais produtivas (20%) de RC_1F_4 produziram uma média de $501,3 \text{ g.m}^{-2}$ contra $488,8 \text{ g.m}^{-2}$ das progênies $F_{2:5}$, uma leve superioridade, enquanto a média dos valores para os outros caracteres continuam próximas (114,5 e 111,2 para AM, 160,0 e 161,0 para DM e 2,52 e 2,26 para AC), demonstrando que, para as 4 progênies mais produtivas de cada população, mesmo RC_1F_4 possuindo uma média de PG mais elevada os outros caracteres não foram prejudicados.

Tabela 6 – Médias ajustadas, em ordem decrescente de PG, das progênies $F_{2:5}$ e RC_1F_4 , para todos os caracteres (PG, AM, DM, AC)

Progênies $F_{2:5}$					Progênies RC_1F_4				
Prog.	PG	AM	DM	AC	Prog.	PG	AM	DM	AC
5	507,2	123,7	161,4	2,55	6	562,5*	114,1	160,4	2,42
17	492,0	114,1	163,3	2,25	3	526,7*	116,4	162,3	2,50
19	480,0	101,9	163,6	1,60	20	467,8	116,9	160,7	2,35
7	475,7	105,1	155,5	2,65	9	448,3	110,5	156,4	2,80
1	457,8	94,8	156,4	2,40	1	432,7	106,9	158,5	2,95
18	447,8	108,5	165,2	1,65	13	432,0	104,6	162,7	2,15
6	438,0	101,3	153,4	1,65	7	430,1	116,1	162,9	2,70
10	437,9	108,0	168,7	2,65	18	427,7	120,8	163,0	2,55
12	435,7	105,6	159,6	1,95	8	419,8	118,2	159,9	3,05
16	434,3	111,6	165,2	2,65	10	413,6	112,1	158,4	3,00
3	372,6	121,9	165,9	2,85	19	390,7	110,3	165,5	2,55
9	365,9	111,8	159,3	2,80	16	378,5	110,5	158,1	2,85
2	358,9	112,6	167,7	2,55	11	367,8	118,3	160,6	3,10
13	354,4	107,8	166,6	2,25	12	365,8	110,9	161,4	2,90
15	353,2	108,2	160,0	3,10	17	353,5	116,5	158,0	3,35
8	349,9	110,1	161,5	2,85	14	343,7	123,2	164,7	3,00
14	331,2	98,0	161,2	2,65	5	329,4	108,8	160,5	3,35
11	295,1	119,4	169,2	2,85	2	316,6	115,2	163,4	3,05
4	284,6	97,6	160,5	2,45	15	290,0	116,0	163,4	3,00
20	265,1	107,9	163,0	3,25	4	286,5	117,7	163,8	3,80
\bar{x}	396,9	108,5	162,4	2,48	\bar{x}	399,2	114,2	161,2	2,87

Prog.: Progênies; PG: produção de grãos ($g.m^{-2}$); AM: altura das plantas na maturação (cm); DM: número de dias para a maturação (dias); AC: acamamento (notas 1-5, não transformadas); * Progênies com PG estatisticamente superiores ao genitor retrocruzado, utilizando teste de Dunnett a 5%.

2.3.3 Distribuição das progênies para o caráter PG

Na Figura 2 está apresentado o histograma, para os dois tipos de progênies ($F_{2:5}$ e RC_1F_4), contendo as médias do caráter produção de grãos (PG).

Observa-se, na Figura 2, que as progênies RC_1F_4 (em vermelho) estão mais deslocadas para a direita, evidenciando novamente um fato já mencionado (Tabela 6), isto é que as progênies retrocruzadas geraram um número maior de progênies superiores.

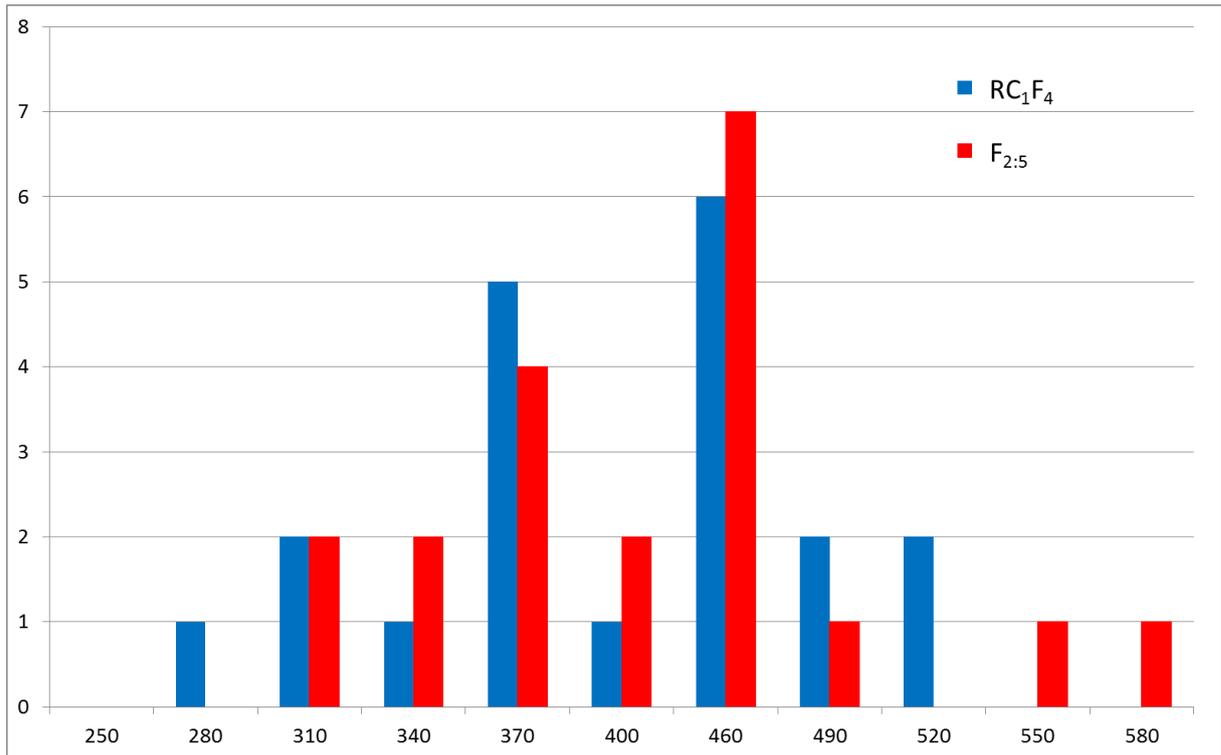


Figura 2 - Histogramas do caráter produção de grãos (PG), em g.m⁻², para as progêneses F_{2:5} e RC₁F₄

Kenworthy e Brim (1979) também obtiveram progêneses mais produtivas comparadas ao melhor genitor em programa de retrocruzamento seguido de seleção recorrente em soja. Este resultado confirma o relato de Bernardo (2010) em que populações derivadas de retrocruzamento para o genitor superior apresentam maiores chances de gerar genótipos promissores, especialmente quando um dos genitores possui desempenho superior ao outro. Isso é consequência da maior probabilidade de fixação dos alelos favoráveis nos chamados segregantes transgressivos, principalmente em caracteres como produção de grãos, que é controlado por um número grande de locos.

Os resultados deste trabalho demonstram que a utilização de genitores contrastantes, e realizando retrocruzamento para o genitor superior permite o aparecimento de segregantes transgressivos com maior potencial produtivo. Estes resultados possuem suporte na literatura, como nos trabalhos de Kenworthy e Brim (1979), que obtiveram linhagens superiores e transgressivas a partir de cruzamentos biparentais seguidos de retrocruzamento para o genitor superior, e no trabalho de simulação de Bailey (1977) que conclui que a vantagem de retrocruzamento aumenta com o aumento do número de locos envolvidos no caráter.

Tem-se que considerar ainda que os materiais foram selecionados com base na média de três ambientes (dois locais e dois anos) e a avaliação das progênies selecionadas feita em apenas um ambiente. Por se tratar de caracteres quantitativos, que apresentam alta interação com o ambiente, informações mais seguras sobre os resultados das populações somente poderão ser obtidos após avaliação em mais ambientes.

Em resumo, a realização de um retrocruzamento para o genitor mais produtivo gerou um número maior de progênies transgressivas para produção de grãos, caráter de extrema importância para os programas de melhoramento.

3 CONCLUSÃO

Uma geração de retrocruzamento para o genitor mais produtivo aumenta a chance de obtenção de genótipos superiores para produção de grãos de soja.

REFERÊNCIAS

- ABDENOR, R.V.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Determination of genetic diversity within Brazilian soybean germplasm using random amplified polymorphic DNA techniques and comparative analysis with pedigree data. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 18, n. 2, p. 165-273, 1995.
- ACEVEDO BARONA, M.A. **Epistasia e interação por locais para a produção de grãos em soja**. 2007. 81p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.
- ALCÂNTARA NETO, F. **Marcadores microssatélites na identificação de cultivares de soja**. 2001. 46p. Tese (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001.
- ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. 2nd ed. New York: John Wiley, 1999. 254p.
- ARAÚJO, P.A. **Deteção de epistasia para produção de grãos e caracteres agrônômicos em soja**. 2006. 78p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.
- BAILEY, T.B. Jr. Selection limits in self-fertilizing populations following the cross of homozygous lines. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON QUANTITATIVE GENETICS, 1976, Ames. **Proceedings...** Ames: Iowa State University Press, 1977, p. 399-412.
- BENCHIMOL, L.L.; SOUZA JUNIOR, C.L.; SOUZA, A.P. Microsatellite-assisted backcross selection in maize. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 28, p.789-797, 2005.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd .ed. Woodbury: Stemma Press, 2010. 390p.
- BARONA, M.A.A.; COLOMBARI FILHO, J.M.; GERALDI, I.O. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, Campinas, v. 68, n. 2, p. 313-318, abr. 2009.
- BONETTI, L. Cultivares e seu melhoramento genético. In: VERNETTI, F.J. (Coord.). **Soja, Genética e Melhoramento**. Campinas: Fundação Cargill, 1983. v. 2, p. 741-800.
- BORÉM, A.; MIRANDA, G.V. **Melhoramento de plantas**. 5.ed. Viçosa: UFV, 2009. 529p.
- BRIGGS, F.N.; ALLARD R.W. The current status of the backcross method of plant breeding. **Agronomy Journal**, Madison, v. 4, n. 4, p. 131-138, Apr. 1953.
- BUENO, L.C.S.; MENDES, A.N.G.; CARVALHO, S.P. **Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos**. Lavras: Editora UFLA, 2006. 319p.

CARLBORG, O; HALEY, C.S. Epistasis: too often neglected in complex trait studies? **Nature Reviews Genetics**, London, v. 5, p. 618-624, Aug. 2004.

CARVALHO, A.D.F. **Avaliação da eficiência do teste precoce no melhoramento genético de soja**. 2008. 102p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2008.

CASAO, M.C.; IGARTUA, E.; KARSAI, I.; BHAT, P.R.; CUADRADO, N.; GRACIA, M.P.; LASA, J.M.; CASAS, A.M. Introgression of an intermediate VRNH1 allele in barley (*Hordeum vulgare* L.) leads to reduced vernalization requirement without affecting freezing tolerance. **Molecular Breeding**, Berlim, v. 28, n. 4, p. 475-484, Dec. 2011.

CAUSSE, M.; CHAÏB, J.; LECOMTE, L.; BURET, M; HOSPITAL, F. Both additivity and epistasis control the genetic variation for fruit quality traits in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, c. 115, n. 3, p. 429-442, June 2007.

CHUNG, G.; SINGH, R.J. Broadening the genetic base of soybean: a multidisciplinary approach. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Amsterdam, v. 27, n. 5, p. 295-341, Sept. 2008.

CIANZIO, S.R. Soybean breeding achievements and challenges. In: KANG, M.S.; PRIYADARSHAN, P.M. (Ed.) **Breeding major food staples**. Ames: Blackwell Publishing, 2007. chap. 9, p. 245-273.

COLLARD, B.C.Y.; JAHUFER, M.Z.Z.; BROUWER, J.B.; PANG, E.C.K. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: the basic concepts. **Euphytica**, Dordrecht, v. 142, n. 1, p. 169-196, Jan. 2005.

COLOMBARI FILHO, J.M. **Seleção de genitores para cruzamentos com base em distâncias genéticas moleculares e perspectivas para o melhoramento de soja**. 2009. 97p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.

CONAB. **Acompanhamento de safra brasileira: grãos, nono levantamento**. Brasília: Conab, 2013. 30p.

CONCIBIDO, V.C.; LA VALLEE, B.; MACLAIRD, P.; PINEDA, N.; MEYER, J.; HUMMEL, L.; YANG, J.; WU, K.; DELANNAY, X. Introgression of a quantitative trait locus for yield from *Glycine soja* into commercial soybean cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 106, n. 4, p. 575-582, Feb. 2003.

DUDLEY, J.W. Theory of transfer of alleles. **Crop Science**, Madison, v. 22, n. 3, p. 631-636, May 1982.

DUDLEY, J.W. Quantitative genetics and plant breeding. In: v. 59: **Advances in agronomy** San Diego: Academic Press, 1997. chap. 1, p. 1-20.

ETA-NDU, J.T.; OPENSHAW, S.J. Epistasis for grain yield in two F₂ populations of maize. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 2, p. 346–352, Mar. 1999.

FARIAS, G.J. **Retrocruzamento visando o melhoramento de caracteres quantitativos em soja**. 2013. 141p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2013.

FEHR, W.R. **Principles of cultivar development: theory and technique**. New York: MacMillan, 1987. 536p.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E.; BURMOOD, D.T.; PENNINGTON, J.S. Stages of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Crop Science**, Madison, v. 11, n. 6, p. 929-931, Nov. 1971.

FRANÇA-NETO, J.B. Perspectivas futuras da culturada soja no Brasil: produção, produtividade, expansão da área. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3.; 2004, Foz do iguaçu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soja, 2004. p.1203-1209.

FRISCH, M.; BOHN, M.; MELCHINGER, A.E. Comparison of selection strategies for marker-assisted backcrossing of a gene. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 5, p.1295-1301, Sept. 1999.

GARCIA-MENDOZA, P.J. **Epistasia para produção de grãos e seus componentes em milho**. 2011. 107p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

GEPTS, P.; HANCOCK, J. The future of plant breeding. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 4, p. 1630-1634, July 2006.

GOODNIGHT, C. Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. **Evolution**, Cambridge, v. 42, n. 3, p. 441-454, 1988.

GUIMARÃES, C.T.; SCHUSTER, I.; MAGALHÃES, J.V.; SOUZA JÚNIOR, C.L. Marcadores moleculares no melhoramento. In: BORÉM, A.; CAIXETA, E.T. (Ed.). **Marcadores moleculares**. 2.ed. Viçosa: Folha de Viçosa, 2009. cap. 4, p. 129-175.

GUZMAN, P.S.; DIERS, B.W.; NEECE, D.J.; SAINT-MARTIN, S.K.; LEROY, A.R.; GRAU, C.R.; HUGHES, T.J.; NELSON, R.L. QTL associated with yield in three backcross-derived populations of soybean. **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 1, p. 111–122, Jan. 2007.

HIROMOTO, D.M.; VELLO, N.A. The genetic base of Brazilian soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) cultivars. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 9, n. 2, p. 295-306, June 1986.

HOSPITAL, F.; CHARCOSSET, A. Marker-assisted introgression of quantitative trait loci. **Genetics**, Pittsburgh, v. 147, n. 3, p. 1469-1485, Nov. 1997.

ISLEIB, T.G. Recovery of superior homozygous progeny from biparental crosses and backcrosses. **Crop Science**, Madison, v. 39, n. 2, p. 558-563, 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**, Dordrecht, v. 125, n. 1, p. 69-79, Jan. 2002.

KANG, M.D.; SUBUDHI, P.K.; BAISAKH, N.; PRIYADARSHAN, P.M. Crop breeding methodologies: classic and modern. In: KANG, M.; PRIYADARSHAN, P.M. (Ed.). **Breeding major food staples**. Ames: Wiley-Blackwell, 2007. chap 1, p. 5-40.

KEARSEY M.J.; POONI H.S. **The genetical analysis of quantitative traits**. London: Chapman & Hall, 1996. 381p.

KENWORTHY, W.J.; BRIM, C.A. Recurrent selection in soybeans. I. Seed yield. **Crop Science**, Madison, v. 19, n. 3, p. 315-318, May 1979.

KIIHL, R.A.S. Melhoramento da soja para as médias e baixas latitudes. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, Goiânia, 2001. **Resumos...** Goiânia: SBMP, 2001. 1 CD-ROM.

KIM, K.S.; DIERS, B.W.; HYTEN, D.L.; ROUF MIAN, M.A.; SHANNON, J.G.; NELSON, R.L. Identification of positive yield QTL alleles from exotic soybean germplasm in two backcross populations. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 125, n. 6, p. 1353-1369, Oct. 2012.

KNOTT, D.R.; TALUKDAR, B. Increasing seed weight in wheat and its effect on yield, yield components, and quality. **Crop Science**, Madison, v. 11, n. 2, p. 280-283, Mar. 1971.

LARK, K.G.; CHASE, K.; ADEL, F.; MANSUR, L.M.; ORF, J.H. Interactions between quantitative trait loci in soybean in which trait variation at one locus is conditional upon a specific allele at another. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 92, n. 10, p. 4656-4660. May 1995.

LI, Z.K.; LUO, L.J.; MEI, H.W.; WANG, D.L.; SHU, Q.Y.; TABIEN, R.; ZHONG, D.B.; YING, C.S.; STANSEL, J.W.; KHUSH, G.S.; PATERSON, A.H. Overdominant epistatic loci are the primary genetic basis of inbreeding depression and heterosis in rice. I. Biomass and grain yield. **Genetics**, Bethesda, v. 158, n. 4, p. 1737-1753, Aug. 2001.

LORENCETTI, C.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, A.C.; VALÉRIO, I.P.; HARTWING, I.; MARCHIORO, V.S.; VIEIRA, E.A. Retrocruzamento como uma estratégia de identificar genótipos e desenvolver populações segregantes promissoras em aveia. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, n. 4, p. 1118-1125, ago. 2006.

MIAN, M.A.R.; COOPER, R.L.; DORRANCE, A.E. Registration of Stout-Rps1k Soybean Germplasm Line. **Journal of Plant Registrations**, Madison, v. 2, n. 3, p. 255-257, Sept. 2008.

PALOMEQUE, L.; LI-JUN, L.; LI, W.; HEDGES, B.; COBER, E.R.; RAJCAN, I. QTL in mega-environments: I, Universal and specific seed yield QTL detected in a population derived from a cross of high-yielding adapted x high-yielding exotic soybeans lines. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 119, n. 3, p. 417-427, Aug. 2009.

PALUDZYSZYN FIHO, E.; SOUZA K.R.A. de; ALMEIDA, A.L. de. Desenvolvimento de cultivares de soja na região Norte e Nordeste do Brasil. In: ARANTES, N.E.; SOUZA, P.I. de (Ed.). **Cultura de soja nos cerrados**. Piracicaba: Potafos, 1993. p. 255-266.

PRIOLLI, G.R.; MENDES-JUNIOR, T.C.; ARANTES, N.E.; CONTEL, B.E. Characterization of Brazilian soybean cultivars using microsatellite markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 25, p. 185-193, 2002.

PRIOLLI, G.R.; MENDES-JUNIOR, T.C.; ARANTES, N.E.; CONTEL, B.E. Diversidade genética da soja entre períodos e entre programas de melhoramento no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 10, p. 967-975, 2004.

RAMALHO, M.A.P.; LAMBERT, E.S. Biometria e o melhoramento de plantas na era da genômica. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete lagoas, v. 3, n.2, p. 228-249, maio 2004.

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

SAINT MARTIN, S.K.; XIE, F.T.; ZHANG, H.J.; ZHANG, W.; SONG, X.J. Epistasis for quantitative traits in crosses between soybean lines from China and the United States. **Crop Science**, Madison, v. 49, n. 1, p. 20-28, Jan. 2009.

SCHLEGEL, R.H.J. **Dictionary of plant breeding**. 2nd ed. Boca Raton: CRC Press, 2010. 571p.

SCHOENER, C.S.; FEHR, W.R. Utilization of plant introductions in soybean breeding populations. **Crop Science**, Madison, v. 19, n. 2, p. 185-188, Mar. 1979.

SEBASTIAN, S.A.; STREIT, L.G.; STEPHENS, P.A.; THOMPSON, J.A.; HEDGES, B.R.; FABRIZIUS, M.A.; SOPER, J.F.; SCHMIDT, D.H.; KALLEM, R.L.; HINDS, M.A.; FENG, L.; HOECK, J.A. Context-specific marker-assisted selection for improved grain yield in elite soybean populations. **Crop Science**, Madison, v. 50, n. 4, p. 1196-1206, July 2010.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R.C.; REIS, M.S. Melhoramento da soja. In: BORÉM, A. (Ed.) **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2.ed. Viçosa: UFV, 2005. p. 553-603.

SILVA-DÍAS R.J. **Epistasia para a produção de grãos e caracteres de planta de milho**. 2011. 97p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2011.

SIMONS, M.D. Transfer of field resistance to Puccinia coronata from Avena sterilis to cultivated oats by backcrossing. **Phytopathology**, Lancaster, v. 75, n. 3, p. 314-317, Mar. 1985.

SINGH, S.P.; SCHWARTZ, H.F. Breeding common bean for resistance to diseases: a review. **Crop science**, Madison, v. 50, n. 6, p. 2199-2223, Nov. 2010.

SINGH, S.P.; SCHWARTZ, H.F. Review: Breeding common bean for resistance to insect pests and nematodes. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, v. 91, n.2, p. 239-250, Mar. 2011.

SPEHAR, C.R. Breeding soybeans to the latitudes of Brazilian cerrados (savannahs). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.29, n.8, p.1167-1180, 1994.

TESTER, M.; LANDGRIDGE, P. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. **Science**, Washington, v.327, n.5967, p.818-822, 2010.

VELLO, N.A.; FEHR, W.R.; BAHRENFUS, J.B. Genetic variability and agronomic performance of soybean populations developed from plant introduction. **Crop Science**, Madison, v. 24, n. 3, p. 511-514, May 1984.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 486p.

VISSCHER, P.M.; HALEY, C.S.; THOMPSON, R. Marker-assisted introgression in backcross breeding programs. **Genetics**, Pittsburgh, v. 144, n. 4, p. 1923-1932, Dec. 1996.

WANG, J.; SINGH, R.P.; BRAUN, H.J.; PFEIFFER, W.H. Investigating the efficiency of the single backcrossing breeding strategy through computer simulation. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 118, n. 4, p. 683-694, Feb. 2009.

WEHRMANN, V.K.; FEHR, W.R.; CIANZIO, S.R. Analysis of strategies for transfer of an allele for resistance to *Phytophthora* rot in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 28, n. 2, p. 248-250, Mar. 1988.

WEHRMANN, V.K.; FEHR, W.R.; CIANZIO, S.R.; CAVINS, J.F. Transfer of high seed protein to high-yielding soybean cultivars. **Crop Science**, Madison, v. 27, n. 5, p. 927-31, Sept. 1987.

WILCOX, J.R.; PROBST, A.H.; ATHOW, K.L.; LAVIOLETTE, F.A. Recovery of the recurrent parent phenotype during backcrossing in soybeans. **Crop Science**, Madison, v. 11, n. 4, p. 502-507, July 1971.

WOLF, D.P.; HALLAUER, R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 3, p. 763-770, May 1997.