**HERANÇA DO TEOR DE
PROTEÍNA EM SOJA**

CARLOS EDUARDO PULCINELLI
Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. Isaias Olívio Geraldi

**Dissertação apresentada à Escola
Superior de Agricultura "Luiz de
Queiroz", da Universidade de São
Paulo, para obtenção do título
de Mestre em Agronomia, Área de
Concentração: Genética e
Melhoramento de Plantas.**

P I R A C I C A B A
Estado de São Paulo - Brasil
Outubro - 1992

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Livros da
Divisão de Biblioteca e Documentação - FCLQ/USP

P981h Fulcinelli, Carlos Eduardo
Herança do teor de proteína em soja. Piracicaba, 1992.
67p. ilustr.

Diss.(Mestre) - ESALQ
Bibliografia.

1. Genética quantitativa 2. Proteína de soja
3. Soja - Melhoramento 4. Soja - Teor de proteína
I. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz,
Piracicaba

CDD 633.34

**HERANÇA DO TEOR DE
PROTEÍNA EM SOJA**

Carlos Eduardo Pulcinelli

Aprovada em: 16.12.1992

Comissão julgadora:

Prof. Dr. José Djair Vendramim ESALQ/USP

Prof. Dr. Cláudio Lopes de Souza Jr. ESALQ/USP

Prof. Dr. Isaias Olivio Geraldi ESALQ/USP

Prof. Dr. Isaias Olivio Geraldi

Orientador

AGRADECIMENTOS

O autor agradece a todos aqueles que colaboraram na realização desta pesquisa, em especial:

- Ao Prof. Dr. Isaias Olívio Geraldi, pela iniciação científica, orientação, apoio e amizade durante a permanência no Departamento de Genética.
- Aos docentes do Departamento de Genética, pelos ensinamentos recebidos durante o curso de mestrado.
- Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq), pela concessão de bolsa de estudos.
- Ao Prof. Dr. Geraldo Antônio Tosello, chefe do Departamento de Genética, pelo valioso apoio na realização das análises químicas.
- Ao Prof. Dr. Natal Antônio Vello, pela atenção durante a ausência do orientador.
- Aos funcionários do Setor de Genética Aplicada às Espécies Autógamas, pela colaboração na condução dos trabalhos experimentais.
- Aos funcionários do Laboratório de Genética Fisiológica pela realização das análises químicas das parcelas experimentais.
- Aos amigos Paulo Rogério Godoy e Nelson Sydnei Massola Jr., pelo valioso auxílio na avaliação dos ensaios.
- Aos amigos Luiz Antônio dos Santos Dias e Luiciângela Slemer Mileck, pelas facilidades durante a editoração do trabalho.

- Às amigas Eloisa Jendiroba e Denise Augusta Bília, pelas valiosas sugestões apresentadas.

- Aos funcionários da Divisão de Biblioteca e Documentação, em especial às bibliotecárias Silvana Marchizelli Gregório, Eliana Maria Garcia Sabino e Kátia Maria Andrade Ferraz, pelo profissionalismo e amizade oferecidos durante o Curso.

A minha família

Ofereço

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	i
LISTA DE FIGURAS.....	iv
RESUMO.....	v
SUMMARY.....	vii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1 Taxonomia, Origem e Domesticação da Soja...	3
2.2 Efeito do Genótipo e do Citoplasma na De-	
terminação do Teor de Proteína.....	7
2.3 Ação Gênica.....	9
2.4 Herdabilidade.....	12
2.5 Associação Entre Caracteres.....	17
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
3.1 Descrição do Material Genético Utilizado...	22
3.2 Caracterização do Ambiente de Experimenta-	
ção.....	24
3.3 Procedimentos Experimentais.....	24
3.4 Estudo do Efeito do Genótipo e do Citoplas-	
ma Sobre o Teor de Proteína.....	29
3.5 Metodologia para Estudo dos Componentes de	
Médias.....	33
3.5.1 Efeitos Gênicos Aditivos e de Domi-	
nância.....	33
3.5.2 Teste do Modelo Utilizado.....	34
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	39
4.1 Efeito do Genótipo e do Citoplasma na De-	
terminação do Teor de Proteína.....	39
4.2 Estimativa dos Componentes de Médias e Tes-	
te do Modelo Genético.....	48
5. CONCLUSÕES.....	59
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Distribuição das espécies do gênero <i>Glycine</i> Willd, número básico de cromossomos das espécies, símbolo genômico e centro de origem de cada espécie, segundo KENWORTHY (1989).....	4
Tabela 2	Componentes das médias das gerações parentais e das gerações derivadas de F ₁	34
Tabela 3	Quadro de análise de variância dos parâmetros do modelo genético.....	38
Tabela 4	Percentagem de proteína dos parentais, híbridos F ₁ 's recíprocos, F ₂ 's recíprocos e retrocruzamentos recíprocos.....	40
Tabela 5	Estimativa dos parâmetros do modelo genético-citoplasmático e coeficientes de determinação obtidos para o teor de proteína (percentagem).....	44
Tabela 6	Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzidos, para o teor de proteína (percentagem).....	47
Tabela 7	Quadrados Médios para produção de grãos (gramas/planta), e teor de proteína (percentagem), do ensaio das gerações com citoplasma de P _c	49

Tabela 8	Quadrados Médios para produção de grãos (gramas/planta), e teor de proteína (percentagem), da análise das gerações com citoplasma de P_0	49
Tabela 9	Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para produção de grãos (gramas/planta) das gerações com citoplasma de P_c	51
Tabela 10	Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para produção de grãos (gramas/planta) das gerações com citoplasma de P_0	51
Tabela 11	Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para teor de proteína (percentagem) das gerações com citoplasma de P_c	52
Tabela 12	Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para teor de proteína (percentagem) das gerações com citoplasma de P_0	53
Tabela 13	Estimativa dos parâmetros do modelo genético e coeficientes de determinação do modelo (r^2) para produção de grãos (gramas/planta).....	54
Tabela 14	Estimativa dos parâmetros do modelo genético e coeficientes de determinação do modelo (r^2) para teor de proteína (percentagem)	55

Tabela 15 Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzido e coeficientes de correlação, para produção de grãos (gramas/planta)	57
Tabela 16 Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzido e coeficientes de correlação, para teor de proteína (percentagem).....	58

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Esquema ilustrativo da síntese das diversas gerações utilizadas.....	27
Figura 2	Comparações efetuadas com o objetivo de distinguir os efeitos paterno, materno e citoplasmático, para o teor de proteína.....	31
Figura 3	Contrastes apresentados pelas gerações derivadas do cruzamento entre os parentais P_A e P_B	42
Figura 4	Contrastes apresentados pelas gerações derivadas do cruzamento entre os parentais P_c e P_D	43

HERANÇA DO TEOR DE PROTEÍNA EM SOJA

Autor: Carlos Eduardo Pulcinelli

Orientador: Prof. Dr. Isaias Olívio Geraldi

RESUMO

As heranças dos caracteres teor de proteína e produção de grãos em soja foram estudadas a partir de dois cruzamentos biparentais envolvendo linhagens com alto ($P_A = \text{PI230977}$; $P_C = \text{PI408043}$) e baixo ($P_B = \text{PI424473}$; $P_D = \text{PI374221}$) teores de proteína. Os cruzamentos $P_A \times P_B$ e $P_C \times P_D$ foram avaliados quanto ao teor de proteína para os parentais, F_1 , F_2 , retrocruzamentos e todos os recíprocos. O cruzamento $P_C \times P_D$ foi também avaliado quanto ao teor de proteína e produção de grãos após uma geração de autofecundação. Desse modo foram avaliados os parentais, F_2 , famílias F_3 , famílias derivadas de retrocruzamentos e todos os recíprocos. Para isso foram utilizados dois experimentos em blocos ao acaso (um para cada citoplasma) com duas repetições e 71 e 106 tratamentos, respectivamente, para famílias com citoplasma de P_C e P_D . Os tratamentos correspondiam às famílias F_3 e famílias derivadas de retrocruzamentos, enquanto os parentais e F_2 foram alocados sistematicamente nos dois experimentos. As parcelas foram constituídas por linhas de um metro de comprimento espaçadas de 0,60 metros, contendo dez plantas no "stand" ideal. Os dados experimentais foram submetidos a uma análise de variância convencional e a uma análise de componentes de médias baseada no modelo de MATHER & JINKS (1984).

Os resultados obtidos para os cruzamentos $P_A \times P_B$ e $P_C \times P_D$ não mostraram nenhuma evidencia de efeitos do genótipo do embrião e do citoplasma na determinação do teor

de proteína, podendo-se concluir que este é determinado pelo genótipo da planta mãe. A análise dos componentes de médias para o cruzamento $P_c \times P_o$ não mostrou nenhuma evidência de dominância gênica para o teor de proteína. Para a produção de grãos foi detectada a presença de dominância e, conseqüentemente, de heterose.

**INHERITANCE OF PROTEIN
CONTENT IN SOYBEANS**

Author: Carlos Eduardo Pulcinelli

Adviser: Prof. Dr. Isaias Olívio Geraldi

SUMMARY

The inheritance of protein content and seed yield were investigated for two-way crosses based on two high protein ($P_A = \text{PI230977}$; $P_C = \text{PI408043}$) and two low protein ($P_B = \text{PI424473}$; $P_D = \text{PI374221}$) soybean lines. For $P_A \times P_B$ and $P_C \times P_D$ crosses protein content was evaluated for parents, F_1 , F_2 , backcrosses and reciprocals. For $P_C \times P_D$ cross protein content and seed yield were also evaluated after one selfing. Then, parents, F_2 , F_3 lines, backcross-derived lines and all reciprocals were evaluated. Experiments consisted of two randomized block design experiments (one for each cytoplasm) with two replications and 71 and 106 entries, respectively for lines with P_C and P_D cytoplasm. The entries consisted of F_3 lines and backcross-derived lines, while parents and F_2 were allocated systematically in both experiments. Plots consisted of single one meter long rows spaced 0.6 meter apart and ideal stand of ten plants. Analysis of variance and genetic analysis based on MATHER & JINKS (1984) model for component of means were performed for both protein content and seed yield.

General results for $P_A \times P_B$ and $P_C \times P_D$ crosses showed no evidence for both seed genotype effect and cytoplasmic effect. It was concluded that seed protein content is determined by the genotype of the plant. Genetic analysis for $P_C \times P_D$ cross showed no evidence of dominance for protein content. For seed yield dominance was detected and as a result heterosis.

1. INTRODUÇÃO

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é um dos produtos agrícolas que sofreu maior expansão de cultivo no mundo, devido principalmente ao bom potencial de produção de grãos que a cultura oferece, normalmente acima de duas toneladas por hectare, e pela composição dos grãos, que apresentam em média, 20 % de seu peso em óleo e 40 % de seu peso em proteína. As características de composição química das sementes aliadas ao bom potencial de produção de grãos, fazem da soja a mais importante oleaginosa cultivada, sendo a cultura que mais proteína produz por hectare e também uma fonte apreciável de calorias.

O aumento em produtividade sempre foi o principal objetivo dos programas de melhoramento genético da soja. Neste sentido os caracteres correlacionados com a produtividade como ciclo, porte de planta, acamamento, resistência a doenças entre outros tem merecido atenção especial dos melhoristas.

Em relação à composição química das sementes, maior ênfase tem sido dada ao teor de óleo. O teor de proteína não tem merecido grande atenção por parte dos

melhoristas até o presente, sobretudo no Brasil, onde as informações sobre este caráter são raras e não conclusivas.

Para o início de um programa de melhoramento genético informações precisas a respeito da herança dos caracteres são fundamentais. Entre outras coisas, informações referentes à influência do genótipo do embrião, do genótipo da planta mãe, do citoplasma bem como dos mecanismos de ação gênica e grau de dominância, são de grande interesse. Devido a isto, os objetivos deste trabalho são:

Avaliar o efeito do genótipo do embrião, do genótipo da planta mãe e do citoplasma sobre o teor de proteína em soja;

Verificar a adequação dos modelos de ação gênica aditiva - dominante no estudo dos componentes de médias, para teor de proteína e produção de grãos em soja;

Estimar a magnitude relativa dos efeitos gênicos aditivos e dominantes.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Taxonomia, Origem e Domesticação da Soja

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] pertence a família Leguminosae, subfamília Papilionoideae e tribo Phaseoleae que, além de conter o gênero *Glycine*, encerra ainda outros gêneros de grande importância econômica como *Cajanus*, *Lablab*, *Phaseolus*, *Psophocarpus* e *Vigna* (HYMOWITZ & SINGH, 1987). Embora a história taxonômica do gênero *Glycine* seja bastante confusa, atualmente este gênero apresenta-se dividido em dois subgêneros: subgênero *Glycine* e subgênero *Soja*. A distribuição das espécies dentro de cada subgênero, o número básico de cromossomos das espécies, o símbolo genômico, bem como o centro de origem de cada espécie, segundo KENWORTHY (1989), são apresentados na Tabela 1.

HADLEY & HYMOWITZ (1973) descrevem as espécies pertencentes ao subgênero *Glycine* como sendo perenes e confinadas a Austrália e ilhas do sul do Pacífico, Filipinas, Taiwan e sudeste da China. Nenhuma destas espécies parece ter sido usada extensivamente na agricultura, muito embora sejam

consideradas atualmente como importante fonte de genes de interesse para o melhoramento (KENWORTHY, 1989).

Tabela 1 Distribuição das espécies do gênero *Glycine* Willd, número básico de cromossomos das espécies, símbolo genômico e centro de origem de cada espécie, segundo KENWORTHY (1989).

Espécies	Número Cromos.	Símbol. Genôm.	Distribuição
Subgênero <i>Soja</i> (Moench) F. J. Herm.			
<i>G. max</i> (L.) Merr.	40	GG	Cultivada
<i>G. soja</i> Sieb. & Zucc.	40	GG	China, Taiwan, Japan
Subgênero <i>Glycine</i>			
<i>G. arenaria</i> Tind.	40	--	E.Kimberley, Australia
<i>G. argyrea</i> Tind.	40	A ₂ A ₂	S.Qld coast Australia
<i>G. canescens</i> F.J. Herm.	40	AA	Dryland Australia
<i>G. clandestina</i> Wendl.	40	A ₁ A ₁	N.E. & S.E. Australia
<i>G. curvata</i> Tind.	40	--	Cape York, Australia
<i>G. cyrtoloba</i> Tind.	40	CC	N.E. Australia
<i>G. falcata</i> Benth	40	FF	N.Territory, Australia
<i>G. latifolia</i> Newell & Hymowitz	40	B ₁ B ₁	N.E. Australia
<i>G. latrobeana</i> (Meissn.) Benth.	40	--	S.E. Australia
<i>G. microphylla</i> (Benth.) Tind.	40	BB	S.E. Australia
<i>G. tabacina</i> (Labill.) Benth.	40	B ₂ B ₂	N.E. & S.E. Australia,
	80	AAB ₂ B ₂	South Pacific Is.,
	80	BBB ₂ B ₂	Taiwan, S. China
<i>G. tomentella</i> Hayate	38	EE	Australia, Papua New
	40	DD	Guinea, Philippines,
	78	?AAEE	Taiwan, South China
	80	AADD	

O subgênero *Soja*, por sua vez, encerra as espécies mais importantes do gênero, quer por seu uso extensivo na agricultura, como também pela fonte potencial de genes que contém. As espécies deste subgênero são de hábito

anual sendo encontradas na China, Taiwan, Japão, Coréia e URSS (HYMOWITZ & SINGH, 1987).

Comparando os modos de herança de caracteres quantitativos e qualitativos em cruzamentos envolvendo *G. max* e *G. ussuriensis*, HYMOWITZ (1970) descreve como sendo essencialmente similares aos cruzamentos entre dois cultivares de *G. max*. Estes resultados citológicos evidenciam que a soja cultivada deva ter se originado diretamente de *G. ussuriensis* (atualmente *Glycine soja*) por acúmulo de mutações gênicas, sem qualquer alteração cromossômica.

HYMOWITZ & SINGH (1987) também apresentam evidências de que a soja cultivada tenha se originado diretamente de *Glycine soja*, por acúmulo de mutações. Cruzamentos entre *G. max* e a espécie perene *G. tomentella* ($2n = 78$ e 80) sugerem que os subgêneros *Glycine* e *Soja* sejam estreitamente relacionados o que justifica o arranjo taxonômico dentro do gênero. Por outro lado, a condição de perenialismo das espécies do subgênero *Glycine* é apontada como um primitivismo em relação ao anualismo das espécies do subgênero *Soja*, que seria um avanço evolucionário.

A respeito da origem desta espécie, PROBST & JUDD (1973) sugerem que a soja tenha se originado no leste da China em uma região que se estende até a antiga Manchúria, muito embora não seja precisa a época em que a domesticação ocorreu. HYMOWITZ (1970) descreve a primeira citação do uso da soja como pertencente ao livro do lendário imperador Shen Nung que fora escrito cerca de 2800 a 2400 anos A.C. . Outras versões tem sido apontadas como as primeiras referências à cultura e datam aproximadamente da mesma época (PROBST & JUDD, 1973).

Da China a soja seguiu rumo ao Japão e Coréia chegando à Europa no final do século XVII onde foi cultivada nos jardins botânicos da França como curiosidade (PROBST & JUDD, 1973). Nos Estados Unidos da América os primeiros cultivos ocorreram em 1802, despertando grande interesse principalmente pela alta produtividade, habilidade de crescer em diferentes tipos de solo e clima, e por seu valor forrageiro (SMITH & HUYSER, 1987).

A introdução da soja no Brasil foi atribuída aos imigrantes japoneses, por SMITH & HUYSER (1987); todavia relatos anteriores a este têm sido encontrados. BONETTI (1981) atribui a introdução da cultura em 1882 na Bahia à Gustavo Dutra, sendo esta data confirmada por VERNETTI (1983). A partir da década de 1950, motivada pela crescente demanda de óleos comestíveis, houve apoio governamental à cultura, estabelecida definitivamente no país em meados da década de 1960, quando passou a ser utilizada no sistema de rotação com a cultura do trigo, que nesta época recebia grandes incentivos governamentais (MIYASAKA, 1982).

Já nas décadas de 1970 até meados da década de 1980, a cultura cresceu a taxas de 25 a 30 % ao ano, chegando em 1989 a ocupar cerca de 12 milhões de hectares em área plantada, que produziram 24 milhões de toneladas de grãos com rendimento médio de 1971 Kg/ha (ANUÁRIO ESTATÍSTICO DO BRASIL, 1991). Atualmente o Brasil ocupa o segundo lugar na produção mundial, abaixo dos Estados Unidos da América, participando com aproximadamente 16 % do total produzido.

2.2 Efeito do Genótipo e do Citoplasma na Determinação do Teor de Proteína

Em soja existem poucas informações a respeito da contribuição do genótipo do embrião, do genótipo da planta mãe (efeito materno) e do citoplasma (efeito citoplasmático) na determinação do teor de proteína.

SINGH & HADLEY (1968), estudando a síntese de óleo em cruzamentos envolvendo nove genótipos de soja, verificaram forte efeito materno para este caráter nos quatro grupos de maturação estudados. Populações F_2 obtidas de cruzamentos recíprocos não apresentaram diferenças significativas, indicando a ausência de efeito citoplasmático. Os autores sugerem ainda que o teor de óleo das sementes seria levemente afetado por seu próprio genótipo, sendo o genótipo da planta mãe o maior responsável pela síntese.

Efeito materno para o teor de óleo e composição de ácidos graxos foi evidenciado também por BRIM et al. (1968). Três grupos de cruzamentos recíprocos foram feitos entre seis introduções de plantas que representaram os extremos em relação ao conteúdo de ácidos graxos insaturados. Neste conjunto de cruzamentos a influência do genótipo do embrião ocorreu particularmente para ácido linolênico, mas em apenas um cruzamento, e os resultados obtidos pela comparação de cruzamentos recíprocos, indicaram um forte efeito materno, tanto na composição de ácidos graxos como também no teor de óleo.

Em relação ao teor de proteína, SINGH & HADLEY (1972), estudando três pares de cruzamentos recíprocos, puderam constatar pela comparação das sementes F_1 's com

sementes autofecundadas da mesma planta, que o teor de proteína da semente é determinado pelo genótipo da planta mãe, havendo também efeito citoplasmático significativo em dois grupos de cruzamentos. Com base nos resultados apresentados, os autores sugerem que a seleção de sementes individuais para teor de proteína em soja deve ser inefetiva, e que a possível variação nos citoplasmas dos diferentes materiais representariam uma fonte potencial a ser explorada em programas de melhoramento.

Com o objetivo de avaliar o efeito de diferentes citoplasmas sobre o teor de proteína, conteúdo de óleo e caracteres correlacionados, WILCOX & SIMPSON (1977) compararam seis pares de cruzamentos recíprocos em que haviam dois materiais com alto teor de proteína e baixo teor de óleo e os demais com teores médios de proteína e óleo. Os resultados obtidos indicaram que não ocorreu efeito citoplasmático em nenhum dos caracteres avaliados, incluindo os teores de óleo e proteína.

A possível influência do citoplasma na performance de híbridos recíprocos em soja foi estudada por DAYDÉ et al. (1989), na produtividade (peso de plantas, sementes por planta, índice de colheita) e qualidade de sementes (teores de óleo e proteína). Diferenças entre híbridos recíprocos foram significativas em um dos cruzamentos para as características peso de plantas e sementes por planta, indicando efeito citoplasmático positivo.

Analisando um cruzamento dialélico entre quatro parentais, ISHIGE (1984) observou que o teor de proteína nas sementes F_1 's sofre forte efeito materno. Efeitos paterno (devido ao genótipo do grão de pólen) e citoplasmático não foram evidentes, sugerindo que o teor de

proteína das sementes é determinado pelo genótipo da planta mãe e pelo ambiente onde as plantas se desenvolvem.

Embora a participação do citoplasma na determinação do teor de proteína das sementes tenha se mostrado variável, dependendo dos parentais utilizados para o cruzamento, nenhum estudo foi efetuado no sentido de quantificar este efeito. Efeito paterno (devido ao genótipo do grão de pólen), foi constatado em apenas um cruzamento, determinando a síntese de óleo. Forte efeito materno foi evidente para todos os cruzamentos estudados, determinando tanto o teor de óleo, como também o teor de proteína das sementes.

2.3 Ação Gênica

BRIM (1973) discute que "para a utilização mais eficiente dos métodos de melhoramento de plantas, há necessidade de melhor compreensão dos tipos de ação gênica que atuam na herança dos caracteres quantitativos. As técnicas para a caracterização da variabilidade genética em espécies autógamas estão disponíveis podendo ser utilizadas para os caracteres de importância".

Seguindo este objetivo BRIM & COCKERHAM (1961) subdividiram a variância herdável utilizando um modelo de ação gênica no qual foram incluídos efeitos gênicos aditivos, dominantes e epistáticos. Os efeitos gênicos no modelo foram estimados utilizando duas populações provenientes de cruzamentos biparentais nas gerações F_3 , F_4 e F_5 . Os resultados obtidos indicam que a magnitude dos efeitos gênicos aditivos foi sempre superior aos efeitos gênicos de

dominância e epistáticos, nas duas populações, quando se analisa os teores de proteína e óleo das sementes.

Partindo de um dialélico de dez parentais, HANSON et al. (1967) sintetizaram populações formadas por inter cruzamentos de linhas F_3 . A partir destas populações, foram realizados dois ciclos de inter cruzamento e três ciclos de autofecundação. A variância genética entre linhas homozigotas foi associada aos efeitos gênicos aditivos e epistáticos do tipo aditivo por aditivo. Todas as informações obtidas sugerem um modelo aditivo simples na determinação dos caracteres percentagem de proteína e óleo. Já para produtividade, os efeitos gênicos de dominância foram evidentes, sendo estimados em no mínimo duas vezes o valor de seu próprio erro.

Estudando a potencialidade do uso de germoplasma exótico no melhoramento dos teores de óleo e proteína, THORNE & FEHR (1970) sintetizaram seis populações oriundas de cruzamentos biparentais e triparentais, as quais foram avançadas até F_6 . Comparando a média das populações com a média dos parentais, os autores concluem que efeitos gênicos aditivos foram mais importantes do que efeitos de dominância para os teores de óleo e proteína das sementes.

ISHIGE (1984), analisando os resultados de um cruzamento dialélico entre quatro parentais, observou que os efeitos gênicos aditivos eram significativos, não havendo significância para efeitos gênicos de dominância e epistáticos para o teor de proteína. O autor conclui com base na magnitude dos efeitos gênicos aditivos, que o caráter deve ser altamente herdável. A estimativa do número de genes que controlam o caráter, pelo método de "Máxima Verossimilhança", sugere que este número deva estar entre dois ou três.

Os mecanismos de ação gênica para os teores de óleo e proteína das sementes de soja foram estudados primeiramente em cultivares do grupo tardio. Com o objetivo de investigar a herança do teor de proteína nos cultivares do grupo precoce, McKENDRY et al. (1985) efetuaram cruzamentos biparentais entre três cultivares de maturação precoce, dois dos quais com alto teor de proteína. As gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 e retrocruzamentos autofecundados foram avaliados e as variâncias associadas a cada geração divididas em variância aditiva, variância de dominância e variância do erro experimental. O teste de escala conjunto foi efetuado segundo um modelo no qual eram incluídos efeitos gênicos aditivos, de dominância e epistáticos, sempre quando adequado. Os resultados indicaram efeito gênico aditivo significativo para o teor de proteína nos dois cruzamentos, e o modelo genético simples do tipo aditivo - dominante se mostrou adequado.

Trabalhando com cruzamentos biparentais entre soja cultivada (*Glycine max*), *G. soja* e *G. gracilis*, LEE & WANG (1986) discutem que os efeitos gênicos aditivos foram os principais para os teores de óleo e proteína das sementes quando foram analisados cruzamentos entre *G. max* e *G. soja* e *G. max* e *G. gracilis*. Em relação ao peso e número de sementes produzidas por planta, efeitos gênicos de dominância seriam os mais importantes, sendo estimados em pelo menos dez vezes o valor dos efeitos gênicos aditivos.

Informações a respeito da capacidade de combinação e dos efeitos gênicos influenciando o teor de proteína e produtividade, para genótipos do grupo de maturação precoce, foram obtidos por LOISELLE et al. (1990). O autor utilizou um esquema dialélico entre onze parentais os quais originaram cinquenta e cinco populações que foram avançadas até F_2 . A análise seguiu o esquema de Gardner e Eberhart e os resultados apontaram efeitos significativos de

variedades, para os caracteres teor de proteína e produção de grãos, nas gerações F_1 e F_2 . Para produção de grãos a heterose média foi também significativa em F_1 , não havendo efeito de heterose média para o teor de proteína. Estes resultados evidenciam que efeitos gênicos aditivos devem contribuir com maior peso na determinação do teor de proteína. Já para produção de grãos, em adição aos efeitos gênicos aditivos, os efeitos gênicos de dominância devem ser importantes na determinação do caráter.

O modelo de ação gênica aditivo-dominante simples se mostrou sempre adequado na determinação do teor de proteína. Efeitos gênicos aditivos foram os mais importantes em todos os cruzamentos avaliados para este caráter e, em alguns casos, efeitos gênicos epistáticos do tipo aditivo-aditivo foram constatados. Nos mesmos cruzamentos quando se avaliou a produção de grãos, efeitos gênicos de dominância e, conseqüentemente, heterose foram igualmente importantes.

2.4 Herdabilidade

O coeficiente de herdabilidade tem sido usualmente definida como a porção da variação fenotípica total de um dado caracter que é estritamente atribuída à variação genética (BURTON, 1987), podendo ser definida no sentido amplo ou restrito.

HANSON (1963) define herdabilidade no sentido amplo considerando o genótipo como unidade em relação ao ambiente, ou seja, a variação genética total relacionada com a variação fenotípica. Interações alélicas de dominância e epistáticas, quando são transmitidas apenas em parte à

progênie, levam a definição da herdabilidade no sentido restrito, em que somente a porção aditiva da variação genética é tomada em relação à variação fenotípica.

Ainda segundo HANSON (1963), a estimativa do coeficiente de herdabilidade atende a duas finalidades básicas no melhoramento genético, que seriam: demonstrar a relativa facilidade com que diferentes caracteres são selecionados em um determinado esquema de melhoramento, e permitir que estimativas dos progressos esperados com seleção sejam obtidas.

O coeficiente de herdabilidade é definido em relação a uma população de genótipos para a qual este foi estimado. DUDLEY & MOLL (1969) discutem que a estimativa da herdabilidade é válida somente para um conjunto particular de genótipos nas condições de experimentação em que estes foram avaliados, sendo difícil generalizar estimativas de uma população para outra, ou para diferentes condições experimentais.

BURTON (1987) afirma que quando se deseja comparar diferentes estimativas da herdabilidade de um caracter é necessário levar em consideração, além da população da qual as estimativas foram obtidas, a unidade que estas representam como: plantas individuais, médias de parcelas, médias de famílias, etc.

Em soja a quase totalidade das estimativas de herdabilidade são efetuadas avaliando-se um conjunto de linhagens em um ou mais ambientes e obtendo-se, através da análise de variância, estimativas da variância genética e fenotípica (BURTON 1987). Os coeficientes de herdabilidade tem sido estimados também estimando-se a variância genética pela subtração da variância de gerações não segregantes como

parentais e F_1 's, que seria uma estimativa da variação ambiental, da variância de gerações segregantes como F_2 , F_3 , etc. Outro método proposto também para esta finalidade é o da regressão entre pais e filhos.

Procurando estimar a herdabilidade para caracteres de interesse em soja, KWON & TORRIE (1964) estudaram dois pares de cruzamentos biparentais na geração F_3 em um local, e nas gerações F_4 e F_5 em dois locais. Os parâmetros genéticos extraídos da análise de variância proporcionaram estimativas de herdabilidade livre dos efeitos da interação genótipo por ambiente. Foram encontrados coeficientes da ordem de 3 e 10 % respectivamente para cada cruzamento, considerando o caráter produção de grãos. Para os caracteres percentagem de óleo e proteína, a herdabilidade só foi estimada para um dos cruzamentos, apresentando valores de 51 e 57 % respectivamente.

THORNE & FEHR (1970), avaliando o uso de germoplasma exótico de alto teor de proteína como fonte de variabilidade para os teores de proteína e óleo em soja, sintetizaram seis populações oriundas de cruzamentos biparentais que foram avançadas até F_6 , e seis populações de cruzamentos triparentais avançadas até F_5 . Coeficientes de herdabilidade estimados através dos componentes de variância para todas as populações ficaram muito próximos do valor 90 % para percentagem de óleo e proteína das sementes.

SHANNON et al. (1972), avaliando a potencialidade de seis populações de soja para o teor de proteína e produção de grãos, obtiveram estimativas de herdabilidade baseadas nos parâmetros genéticos obtidos da análise de variância. As populações consideradas neste estudo foram sintetizadas a partir de um dialelo entre dois parentais de alto teor de proteína e dois parentais de alta

produtividade, e avançadas até F_4 . A estimativa de herdabilidade nas seis populações variaram de 0 a 73 % para produção de grãos e de 81 a 96 % para percentagem de proteína.

Seleção recorrente para aumentar a percentagem de proteína das sementes foi efetuada por BRIM & BURTON (1979) em duas populações, sendo uma delas gerada do cruzamento entre duas linhagens altamente adaptadas e a outra proveniente do retrocruzamento de uma linhagem experimental altamente adaptada para nove introduções de plantas. Após cinco ciclos de seleção recorrente a estimativa da herdabilidade realizada variou de 29 a 34 % para a primeira população e de 20 a 37 % para a segunda.

Estimativas de herdabilidade para teor de proteína foram obtidas por ERICKSON et al. (1981) a partir de quatro pares de cruzamentos biparentais interespecíficos entre *Glycine max* e *G. soja*. Herdabilidade no sentido restrito foi calculada através da regressão das médias de famílias F_3 sobre as famílias parentais F_2 e no sentido amplo, para as médias de famílias F_3 , através dos componentes de variância. Herdabilidade para o teor de proteína, no sentido restrito foi estimada em 27 % e no sentido amplo em 78 % , com base em cem famílias F_3 avaliadas em dois locais.

CIANZIO & FEHR (1982), trabalhando com duas populações sintetizadas por cruzamentos biparentais e retrocruzadas duas vezes para um dos pais, calcularam coeficientes de herdabilidade no sentido amplo, para percentagem de proteína, que variaram de 76 a 89 % dependendo do grau de endogamia do material.

Na tentativa de demonstrar a viabilidade do uso de índices de seleção para modificar o conteúdo de

proteína das sementes de soja, OPENSHAW & HADLEY (1984) sintetizaram duas populações através de cruzamentos biparentais que incluíam materiais de alto teor de proteína. Avaliadas em F_3 e F_4 as populações forneceram estimativas de herdabilidade para teor de proteína variando entre 75 e 90 %. Para teor de óleo foram estimadas herdabilidades de 71 a 93 % e para teor de açúcar de 67 a 72 % de acordo com a população considerada.

Estudando a herança dos teores de óleo e proteína das sementes, através do cruzamento biparental entre três cultivares, MCKENDRY et al. (1985) avaliaram as gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , F_3 e retrocruzamentos. A partir destas gerações, estimativas de herdabilidade no sentido amplo e no sentido restrito puderam ser obtidas. Herdabilidade no sentido amplo para a percentagem de proteína e percentagem de óleo variou de 68 a 83 % e 57 a 68 % respectivamente. No sentido restrito para a percentagem de proteína variou de 34 a 61 % e para a percentagem de óleo de 57 a 68 %.

Coeficientes de herdabilidade calculados para os teores de óleo e proteína das sementes foram sempre superiores aos coeficientes calculados para produção de grãos. Este fato reflete a maior participação dos efeitos gênicos aditivos, em relação aos de dominância, para os teores de óleo e proteína das sementes, o que não ocorre para a produção de grãos. Coeficientes de herdabilidade da magnitude dos encontrados indicam que os caracteres teor de óleo e proteína das sementes devam ser mais facilmente melhorados, permitindo a seleção em gerações bastante precoces.

2.5 Associação entre Caracteres

O melhoramento genético se presta a aprimorar o material genético não para caracteres isolados, mas para um conjunto destes (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992). Este conceito torna evidente a importância que as correlações entre caracteres podem assumir, além do fato de que o melhoramento de uma característica pode causar alterações em outras.

BRIM (1973) afirma que a correlação entre dois caracteres pode ocorrer devido as semelhanças de causas genéticas ou às similaridades na resposta à influência ambiental. Correlações fenotípica, genética e ambiental são utilizadas para avaliar a associação entre duas características, e a importância de tais parâmetros é discutida em detalhes por FALCONER (1964).

As causas da correlação genética entre caracteres foram discutidas por VENCOVSKY & BARRIGA (1992) e, segundo os autores, a correlação pode ser devida aos efeitos pleiotrópicos dos genes ou por falta de equilíbrio de ligação. No segundo caso a correlação é transitória, manifestando-se nas primeiras gerações de populações obtidas por intercruzamentos de progenitores geneticamente divergentes.

Estimativas da magnitude das correlações genotípica e fenotípica foram obtidas em soja por JOHNSON et al. (1955) para todas as possíveis combinações entre vinte e quatro caracteres avaliados. Através de duas populações segregantes provenientes de cruzamentos biparentais avaliadas em F_4 em dois e três locais respectivamente, os autores estimaram as correlações genética e fenotípica entre percentagem de óleo e de proteína em -0,69 e -0,70 para uma

das populações e -0,48 e -0,48 para a outra. As correlações entre percentagem de proteína e produção de grãos ficaram em -0,12 e -0,80 para a primeira e -0,64 e -0,33 para a segunda população.

Correlações genética e fenotípica foram estimadas em soja também por KWON & TORRIE (1964) que trabalharam com duas populações segregantes obtidas de cruzamentos biparentais e avaliadas em F_5 em cinco locais. As correlações genética e fenotípica entre percentagem de óleo e de proteína foram estimadas em -0,66 e -0,54 respectivamente e em apenas um dos cruzamentos. Produção de grãos e percentagem de proteína estão correlacionadas em -0,58 e -0,42, também estimadas apenas para um dos cruzamentos.

Na tentativa da incorporação de germoplasma exótico de alto teor de proteína em populações de soja, THORNE & FEHR (1970) sintetizaram populações que foram avançadas até F_6 para cruzamentos biparentais e F_5 para cruzamentos triparentais. A correlação fenotípica estimada para as diversas populações variou entre -0,84 e -0,54 para teor de proteína e teor de óleo, e entre -0,38 e -0,29 para teor de proteína e produção de grãos.

Trabalhando com seis populações obtidas por cruzamentos biparentais e avaliadas na geração F_4 em dois locais, SHANNON et al. (1972) estimaram correlações genética e fenotípica para os caracteres teor de proteína, teor de óleo e produção de grãos. A correlação genética entre teor de proteína e teor de óleo, e entre teor de proteína e produção de grãos variou entre -0,92 e -0,46 e entre -0,61 e -0,24 respectivamente. Correlação fenotípica foi estimada variando entre -0,68 e -0,30 para o teor de proteína e teor de óleo,

e entre -0,21 e 0,15 para teor de proteína e produção de grãos.

MILLER & FEHR (1979), após um ciclo de seleção recorrente para teor de proteína em soja, estimaram a correlação genética entre teor de óleo e teor de proteína em -0,69 e a correlação fenotípica em -0,72. Através das correlações entre os teores de proteína, de óleo e de carboidratos, os autores sugerem que seleção para baixo teor de carboidratos deve aumentar o teor de proteína sem decrescer o conteúdo de óleo das sementes significativamente, todavia, seleção para baixo teor de carboidrato deverá ter reflexos negativos na produção de grãos.

Seleção para modificar o conteúdo de açúcares nas sementes de soja, foi efetuada por OPENSHAW & HADLEY (1981). Os autores obtiveram duas populações formadas através de cruzamentos biparentais, sendo utilizado como parental para uma delas uma linhagem com alto teor de proteína. A correlação genética entre teor de açúcares e teor de proteína para as duas populações foi estimada entre -0,80 e -0,60, e para conteúdo de açúcares e teor de óleo entre 0,26 e 0,65. A correlação genética entre teor de açúcares e produção de grãos para uma das populações apresentou-se positiva, sendo estimada em 0,54 e para a outra população foi negativa estimada em -0,19.

Estudando a associação entre os componentes de produtividade e os conteúdos de proteína e óleo das sementes SIMPSON & WILCOX (1983) sintetizaram quatro populações a partir de cruzamentos biparentais em que um dos pais apresentava alto teor de proteína. Os caracteres avaliados na geração F_7 indicaram correlação genética variando entre -0,74 e 0,54 para percentagem de proteína e produção de grãos. Entre os caracteres percentagem de proteína e percentagem de

óleo a correlação genética foi estimada entre -0,96 e -0,15, de acordo com a população considerada.

OPENSHAW & HADLEY (1984), estudando a adequação de índices de seleção para modificar a concentração de proteína nas sementes de soja, sintetizaram duas populações que incluíam parentais de alto teor de proteína e que foram avaliadas em F_3 e F_4 . As correlações genéticas entre teor de proteína e teor de óleo e entre teor de proteína e conteúdo de açúcares encontradas foram de -0,83 e -0,68 para a população A e -0,68 e -0,60 para a população B.

Os efeitos da seleção em gerações precoces para a percentagem de proteína das sementes foram estudados por SEBERN & LAMBERT (1984). Os autores avaliaram, em dois locais, duas populações obtidas por cruzamentos biparentais sujeitas a seleção, em que pelo menos um dos pais tinha alto teor de proteína. A correlação fenotípica entre os caracteres percentagem de proteína e produção de grãos foi estimada em -0,58 para a população A e -0,47 para a população B. Para os caracteres percentagem de proteína e percentagem de óleo a correlação ficou em -0,18 e -0,20 para as populações A e B respectivamente.

O método de retrocruzamentos foi utilizado por WEHRMANN et al. (1987) na tentativa da transferência do alto teor de proteína de linhagens pouco adaptadas para cultivares de alta produção. Os autores trabalharam com três populações formadas por cruzamentos biparentais, avançadas até F_3 e retrocruzadas para os materiais recorrentes. Correlações genéticas foram calculadas após uma geração de autofecundação dos retrocruzamentos, e a correlação entre produção de grãos e teor de proteína foi estimada em -0,86, -0,64 e -0,54 de acordo com a população considerada. Correlação entre teor de proteína e teor de óleo ficou em -1,03, -0,98 e -0,98.

As diferenças na magnitude das correlações genéticas envolvendo os teores de óleo e proteína das sementes, produção de grãos e teor de carboidratos, evidencia que este parâmetro é altamente dependente do material utilizado na síntese das diferentes populações. Como tendência geral nota-se uma forte correlação genética negativa entre o teor de proteína, teor de óleo e percentagem de carboidratos, e uma correlação genética negativa moderada entre produção de grãos e teor de proteína das sementes. Produção de grãos aparece sempre associado positivamente ao teor de óleo e percentagem de carboidratos, em maior ou menor intensidade.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Descrição do Material Genético Utilizado

Visando atender aos objetivos propostos neste trabalho dois cruzamentos biparentais de soja foram efetuados envolvendo quatro materiais, em que dois deles apresentavam alto teor e dois baixo teor de proteína.

Os parentais utilizados foram escolhidos após avaliação criteriosa dos materiais disponíveis na coleção dos genótipos de soja do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" e do banco de germoplasma da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), localizado no Centro Nacional de Pesquisa de Soja, em Londrina PR.

Foram selecionadas quatro linhagens representando os extremos em relação ao teor de proteína das sementes, duas com alto teor e duas com baixo. A escolha dos parentais e pares de cruzamento levou também em consideração a presença de marcadores genéticos para que a distinção entre cruzamentos e autofecundações fosse possível. Como marcadores

genéticos foram utilizados os genes para cor de flor e hábito de crescimento. Em soja cor de flor roxa é dominante sobre branca e hábito de crescimento indeterminado domina determinado.

Os parentais selecionados são introduções de germoplasma provenientes dos Estados Unidos da América e de pobre adaptação as nossas condições, mas preferidos pelo contraste apresentado em relação ao teor de proteína. Os materiais escolhidos foram:

Parental A (P_A): PI424473, apresenta hábito de crescimento indeterminado, flor branca, tegumento marrom-avermelhado e alto teor de proteína.

Parental B (P_B): PI230977, apresenta hábito de crescimento determinado, flor roxa, tegumento preto e baixo teor de proteína.

Parental C (P_C): PI408043, apresenta hábito de crescimento determinado, flor roxa, tegumento verde e alto teor de proteína.

Parental D (P_D): PI374221, apresenta hábito de crescimento indeterminado, flor branca, tegumento branco e baixo teor de proteína.

Todas as gerações avaliadas são originárias dos cruzamentos entre os parentais $P_A \times P_B$ e ou $P_C \times P_D$, mantendo-se sempre os mesmos materiais dentro de cada cruzamento.

3.2 Caracterização do Ambiente de Experimentação

A síntese das diversas gerações utilizadas nesta pesquisa, bem como o ensaio destas gerações em campo, foram efetuados no município de Piracicaba - SP, na Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" Campus da Universidade de São Paulo, em área experimental pertencente ao Departamento de Genética.

O município de Piracicaba localiza-se no interior do Estado de São Paulo a 22°42'31'' de latitude sul, 47°38'01'' de longitude leste e a 540 metros acima do nível do mar.

O solo retirado para o enchimento dos vasos empregados na obtenção das diversas gerações de interesse, bem como os ensaios instalados em campo, foram conduzidos em solo classificado como Terra Roxa Estruturada, convenientemente adubado com adubo orgânico e adubo químico em formulação N-P-K de 0-30-10.

3.3 Procedimentos Experimentais

O programa de cruzamentos visando obter sementes F_1 entre os parentais P_A e P_B , e entre P_C e P_D , foi iniciado em novembro de 1986 com o plantio de oito repetições dos parentais, defasados em uma semana. O plantio foi efetuado em casa de vegetação, em vasos de cerâmica nos quais depois da germinação das sementes foram conduzidas apenas três plantas, tutoradas após o desenvolvimento inicial, para se obter adequada sustentação.

Nas hibridações o progenitor feminino foi utilizado na fase de botão floral, quando as pétalas são menores que as sépalas, já que neste estágio o estilo-estigma é viável e as anteras não se acham deiscentes. O progenitor masculino foi utilizado em fase de flor recém aberta, quando a quantidade de pólen viável é maior.

Para cada cruzamento biparental foram sintetizados os dois F_1 's recíprocos, empregando-se um parental ora como macho no cruzamento, ora como fêmea. Nesta etapa do trabalho foram obtidas sementes das gerações P_A , P_B , $F_{1(A)}$, $F_{1(B)}$, P_C , P_D , $F_{1(C)}$ e $F_{1(D)}$ (as letras entre parênteses representam o citoplasma do parental utilizado). As sementes foram então acondicionadas em câmara seca aguardando plantio no próximo ano agrícola.

Tomou-se o cuidado de colher uma vagem autofecundada do mesmo nó no qual foi efetuado um cruzamento, uma vez que o conteúdo de proteína das sementes varia de acordo com a posição que estas ocupam na planta. Desta forma pode-se comparar sementes F_1 com sementes autofecundadas sem que tais variações interfiram na análise.

A partir de meados de outubro de 1987 foram plantadas, novamente em casa de vegetação, uma parte das sementes F_1 obtidas anteriormente, bem como os parentais. O plantio foi também defasado para que ocorresse uma melhor distribuição do trabalho. Foram efetuados retrocruzamentos para os dois parentais utilizando os F_1 's recíprocos como fêmea (F_1 com citoplasma de P_A e F_1 com citoplasma de P_B), e sementes da geração F_2 obtidas por autofecundação natural.

As sementes das diversas gerações resultantes dos cruzamentos entre $P_A \times P_B$ e $P_C \times P_D$ juntamente com os parentais e parte das sementes F_1 's, que haviam sido

previamente guardadas em câmara seca, foram enviadas ao laboratório para análise química do teor de proteína pelo método de Kjeldhal ($N \times 6,25$). Parte das sementes das gerações derivadas do cruzamento entre $P_c \times P_d$ foi armazenada em câmara seca, aguardando a próxima etapa para o avanço de geração.

Nesta fase os cruzamentos efetuados originaram as gerações P_A , P_B , $F_{2(A)}$, $F_{2(B)}$, $RC_{A(A)}$, $RC_{B(A)}$, $RC_{A(B)}$ e $RC_{B(B)}$, partindo dos F_1 's recíprocos entre P_A e P_B . As mesmas gerações foram também sintetizadas para o cruzamento entre P_c e P_d . Para que a síntese das gerações utilizadas possa ser mais facilmente compreendida, os procedimentos adotados são apresentados em forma de esquema na Figura 1, para o cruzamento entre P_A e P_B .

Para que houvesse maior disponibilidade de sementes visando a instalação de um experimento a nível de campo, as gerações derivadas do cruzamento entre $P_c \times P_d$ foram avançadas em campo em novembro de 1988. Uma quantidade suficiente de sementes F_2 foi mantida em câmara fria e seca visando preservar a qualidade fisiológica, e parte foi a campo. As plantas F_2 e retrocruzamentos foram colhidas individualmente originando famílias F_3 e famílias de retrocruzamentos autofecundados, juntamente com os parentais que também foram multiplicados em campo. O cruzamento $P_c \times P_d$ foi preferido por apresentar um maior contraste em relação ao teor de proteína e por haver maior disponibilidade de sementes.

Figura 1 Esquema ilustrativo da síntese das diversas gerações utilizadas.

Em novembro de 1989 puderam ser montados dois experimentos contando com 71 e 106 tratamentos respectivamente, entre famílias F_3 e famílias derivadas dos retrocruzamentos autofecundados. Em cada ensaio foram avaliadas as gerações com citoplasma comum, ou seja, em um dos experimentos foram ensaiadas as gerações que continham o citoplasma do Parental C, e no outro as gerações recíprocas, ou seja, as mesmas gerações agora com citoplasma do Parental D. Ao todo para o citoplasma C foram avaliadas trinta famílias F_3 , vinte e uma famílias de RC_c e vinte famílias de RC_p , e para o citoplasma D puderam ser avaliadas sessenta e oito famílias F_3 , dezesseis famílias de RC_c e vinte e duas famílias de RC_p .

As parcelas experimentais eram lineares de um metro de comprimento e constituídas por dez plantas no "stand" ideal. Cada parcela era espaçada em 0,60 metros da adjacente havendo um intervalo de 0,80 metros no final das parcelas para que se formasse um corredor. Os dois experimentos contavam com duas repetições. Na tentativa de se obter uma melhor estimativa da variação ambiental dentro dos experimentos, as gerações P_c , P_0 e F_2 foram alocadas sistematicamente a cada vinte e quatro parcelas.

Os experimentos foram colhidos em abril de 1990, e todas as plantas colhidas, trilhadas e pesadas individualmente, fornecendo uma estimativa da média de produção das parcelas. Uma amostra de sementes (aproximadamente cem sementes) de cada tratamento, composta por igual número de sementes por planta, foi utilizada na análise química para a determinação do teor de proteína, pelo método de Kjeldhal ($N \times 6,25$), e o resultado utilizado diretamente como estimativa do real teor de proteína das sementes de cada parcela.

Os caracteres avaliados foram produção de grãos em gramas por planta, e teor de proteína das sementes em percentagem. As análises de variância para ambos os ensaios foram efetuadas segundo o modelo de blocos casualizados ao nível de médias de parcelas para a produção de grãos, e os graus de liberdade referente a tratamentos puderam ser desdobrados entre e dentro de gerações (F_3 , RC_c e RC_0), para cada citoplasma.

3.4 Estudo do Efeito do Genótipo e do Citoplasma Sobre o Teor de Proteína

Nesta etapa do trabalho foi utilizada a metodologia proposta por SINGH & HADLEY (1972). A partir dos cruzamentos entre os parentais $P_A \times P_B$ e $P_C \times P_D$ descritos no item 3.3, uma amostra de quarenta e cinco sementes, composta por igual número de sementes por planta, das gerações disponíveis foi submetida à análise química do teor de proteína. Obtidos os teores de proteína das sementes, as seguintes gerações foram comparadas:

Para o cruzamento $P_A \times P_B$:

P_A : parental A vs P_B : parental B

$F_{1(A)}$: $P_A \times P_B$ (P_A utilizado como fêmea) vs

$F_{1(B)}$: $P_A \times P_B$ (P_B utilizado como fêmea)

Para o cruzamento $P_C \times P_D$:

P_C : parental C vs P_D : parental D

$F_{1(C)}$: $P_C \times P_D$ (P_C utilizado como fêmea) vs

$F_{1(D)}$: $P_C \times P_D$ (P_D utilizado como fêmea)

Estas comparações entre parentais e cruzamentos recíprocos permitem verificar se o teor de proteína das sementes é determinado pelo genótipo do embrião ou se depende apenas da planta mãe. A geração F_1 é comparada aos parentais visto que, se ocorrer efeito do genótipo do embrião a geração F_1 deverá apresentar os mesmos valores para ambos os citoplasmas. Se ocorrerem efeitos materno (devido ao genótipo da planta mãe) e ou citoplasmático (determinado pelo

citoplasma materno), os F_1 's recíprocos deverão se aproximar de cada parental utilizado como fêmea no cruzamento.

Para fazer distinção entre efeito materno e citoplasmático, foram comparadas as gerações F_2 e retrocruzamentos, da seguinte forma:

Cruzamento $P_A \times P_B$

$RC_{A(A)} \text{ vs } RC_{A(B)}$

$RC_{B(A)} \text{ vs } RC_{B(B)}$

$F_{2(A)} \text{ vs } F_{2(B)}$

Cruzamento $P_C \times P_D$

$RC_{C(C)} \text{ vs } RC_{C(D)}$

$RC_{D(C)} \text{ vs } RC_{D(D)}$

$F_{2(C)} \text{ vs } F_{2(D)}$

As diferenças entre as gerações que estão sendo comparadas são uma estimativa direta do efeito do citoplasma de cada parental utilizado.

A Figura 2 sintetiza as comparações que foram efetuadas para distinguir os diferentes efeitos. Apenas para efeito didático supõe-se neste esquema, um par de genes no controle do caráter, sendo "A" e "B" alelos. Os símbolos "+" e "-" representam os citoplasmas dos parentais A e B, respectivamente. Da análise desse quadro pode-se concluir que se $F_{1(a)} = F_{1(b)}$, o caráter é determinado pelo genótipo do embrião, caso contrário pode estar ocorrendo efeito materno (determinação atribuída ao genótipo da planta mãe) e ou citoplasmático (determinação atribuída ao citoplasma da mãe). A distinção entre estes dois efeitos pode ser feita através das gerações derivadas [$F_{2(A)} \text{ vs } F_{2(B)}$; $RC_{A(A)} \text{ vs } RC_{A(B)}$ e $RC_{B(A)} \text{ vs } RC_{B(B)}$]. Tais diferenças são uma medida do efeito citoplasmático, visto que se tratam dos mesmos genótipos associados a citoplasmas diferentes.

Figura 2 Comparações efetuadas com o objetivo de distinguir os efeitos paterno, materno e citoplasmático, para o teor de proteína.

Onde:

AA = genótipo hipotético do parental a.

BB = genótipo hipotético do parental b.

A e B = alelos de um mesmo gene.

+ = citoplasma do parental a.

- = citoplasma do parental b.

Ainda, com o objetivo de se quantificar a participação dos possíveis efeitos citoplasmáticos e genéticos na determinação do teor de proteína, foi utilizado um modelo composto pelos efeitos aditivos e de dominância dos genes e pelo efeito citoplasmático, com base no modelo de MATHER & JINKS (1984). Assim:

$$Y = \mu + d + h + c$$

onde:

Y = Valor fenotípico de uma dada geração

μ = Média entre os parentais

d = Desvios devido aos efeitos gênicos aditivos

h = Desvios devido aos efeitos gênicos de dominância

c = Desvios devido ao efeito citoplasmático

Nesta fase não se incluiu o erro experimental no modelo, devido a não existência de repetições que permitissem a estimação de tal efeito. As estimativas dos efeitos que compõe este modelo podem ser obtidas pelo método dos quadrados mínimos, sendo possível também a utilização de modelos reduzidos em que não são incluídos efeito citoplasmático, de dominância e mesmo os aditivos. Um maior detalhamento no processo de obtenção destes efeitos através de quadrados mínimos será dado no item seguinte.

3.5 Metodologia para Estudo dos Componentes de Médias

3.5.1 Efeitos Gênicos Aditivos e de Dominância

Neste estudo foi utilizada a metodologia proposta por MATHER & JINKS (1984), detalhada a seguir.

Considerando-se um loco gênico e dois alelos A - a, estes podem originar três genótipos AA, Aa e aa. Para descrever as diferenças fenotípicas entre estes genótipos, partiu-se do modelo:

$$\begin{array}{c}
 \text{aa} \qquad \qquad \qquad | \quad m \quad | \quad \xrightarrow{\quad h \quad} \quad | \quad \text{Aa} \quad \text{AA} \\
 \hline
 | \quad \xrightarrow{\quad -d \quad} \quad | \quad | \quad | \quad \xrightarrow{\quad +d \quad} \quad | \\
 \hline
 \end{array} \quad (1)$$

Neste modelo se h assumir o valor zero, o heterozigoto estará sobre a média dos homozigotos e portanto não haverá dominância. Se h for positivo o heterozigoto estará mais próximo de AA e o alelo A será parcialmente dominante, ou completamente dominante se $h = d$. Da mesma forma se h for negativo o alelo dominante será a. Sobredominância gênica deverá aparecer sempre que h for maior que d .

Os parâmetros d e h são também utilizados para explicar variações fenotípicas entre gerações derivadas de F_1 . Portanto, de acordo com este modelo as médias das gerações parentais e segregantes podem ser compostas pelos efeitos apresentados a seguir:

Tabela 2 Componentes das médias das gerações parentais e das gerações derivadas de F_1 .

Família	Componentes das Médias
P_A	$m + d$
P_B	$m - d$
F_1	$m + h$
F_2	$m + (1/2) h$
F_3	$m + (1/4) h$
RC_A	$m + (1/2) d + (1/2) h$
RC_B	$m - (1/2) d + (1/2) h$
$RC_{Aautof.}$	$m + (1/2) d + (1/4) h$
$RC_{Bautof.}$	$m - (1/2) d + (1/4) h$

3.5.2 Teste do Modelo Utilizado

As melhores estimativas dos parâmetros m , d e h que caracterizam o modelo apresentado em (1), podem ser obtidas através do método dos quadrados mínimos. Este método consiste em estimar os parâmetros do modelo a partir das médias das diversas gerações disponíveis, seguido por uma comparação destas médias observadas com os valores esperados, preditos com auxílio dos parâmetros estimados.

O modelo completo utilizado para explicar a variação fenotípica nas médias das diferentes gerações pode ser definido como:

$$Y = \mu + d + h + \bar{\epsilon}$$

onde:

Y = valor fenotípico médio de uma dada geração.

μ = média entre os parentais.

- d = desvios devido aos efeitos gênicos aditivos.
 h = desvios devido aos efeitos gênicos de dominância.
 $\bar{\epsilon}$ = desvio devido ao erro experimental entre médias de gerações.

Representando os valores das médias das diversas gerações em termos matriciais, teríamos:

- X = matriz das constantes, definidas pelo modelo genético (Tabela 2).
 β = vetor dos parâmetros genéticos.
 Y = vetor das médias das gerações.
 $\bar{\epsilon}$ = vetor dos erros associados às médias das gerações.

De acordo com esta metodologia, os parâmetros m , d e h são estimados da seguinte maneira:

$$\hat{\beta} = (X'X)^{-1} X'Y$$

A partir de um detalhamento do modelo, as seguintes hipóteses podem ser testadas:

- a) A adequação do modelo às médias das gerações:

A soma de quadrados dos desvios do modelo é dada por:

$$\begin{aligned}
 SQ_{(\text{desvios})a} &= \sum Y_i^2 - R(m, d, h) \\
 R(m, d, h) &= \hat{\beta}' (X'Y)
 \end{aligned}$$

Onde:

$SQ_{(\text{desvios})a}$ = soma de quadrados dos desvios do modelo completo.

ΣY_i^2 = Somatório do quadrado das médias de tratamentos.
 $R(m, d, h)$ = redução do modelo completo (soma de quadrados devida aos parâmetros m , d e h). Proporção da variação entre médias de tratamentos que é explicada pelo modelo.

b) Supondo-se ausência de efeitos gênicos de dominância:

O modelo onde os efeitos de dominância são nulos fica reduzido a $Y = m + d + \bar{\epsilon}$

Os parâmetros m e d são também estimados por:

$$\hat{\beta} = (X'X)^{-1} X'Y.$$

Da mesma forma a soma de quadrados dos desvios do modelo sem efeitos gênicos de dominância é dada por:

$$SQ_{(\text{desvios})b} = \Sigma Y_i^2 - R(m, d)$$

$$R(m, d) = \hat{\beta}' (X'Y)$$

onde:

$SQ_{(\text{desvios})b}$ = soma de quadrados dos desvios do modelo reduzido.

$R(m, d)$ = redução do modelo sem os efeitos gênicos de dominância (soma de quadrados devida aos parâmetros m e d). Proporção da variação entre médias de tratamentos que é explicada pelo modelo reduzido.

$$SQ_{(h)} = SQ_{(\text{desvios})b} - SQ_{(\text{desvios})a} \quad \text{ou}$$

$$SQ_{(h)} = SQ_{(m, d, h)} - SQ_{(m, d)}$$

$SQ_{(h)}$ = soma de quadrados devido a efeitos gênicos de dominância. Esta soma de quadrados foi obtida para um modelo que contém d , é portanto uma soma de quadrados ajustada para d .

c) Supondo-se ausência de efeitos gênicos de dominância e aditivos:

O modelo seria então reduzido a $Y = m + \bar{\epsilon}$

A soma de quadrados dos desvios deste modelo é dada por:

$$SQ_{(\text{desvios})c} = \sum Y^2_i - R(m)$$

$$R(m) = \hat{\beta}' (X'Y)$$

$$SQ_{(d)} = SQ_{(\text{desvios})c} - SQ_{(\text{desvios})b} \quad \text{ou}$$

$$SQ_{(d)} = SQ_{(m,d)} - SQ_{(m)}$$

onde:

$SQ_{(d)}$ = soma de quadrados devido aos efeitos aditivos.

$R_{(m)}$ = redução do modelo sem os efeitos gênicos aditivos e de dominância (soma de quadrados devida a m). Proporção da variação entre médias de tratamentos que é explicada por este modelo.

Como medidas auxiliares podemos calcular:

$$R^2(d,h) = SQ(d,h) / SQ_{\text{tratamentos}}$$

$$R^2(d) = SQ_{(d)} / SQ_{\text{tratamentos}}$$

onde:

$R^2(d,h)$ = coeficiente de determinação do modelo; proporção da variação entre médias de tratamentos que é explicada pelo modelo completo.

$R^2(d)$ = coeficiente de determinação do modelo reduzido; proporção da variação entre médias de tratamentos que é explicada pelo modelo aditivo apenas.

O esquema de análise de variância dos parâmetros do modelo genético, com os possíveis desdobramentos, é apresentado na Tabela 3.

Tabela 3 Quadro de análise de variância dos parâmetros do modelo genético.

Fonte de Variação	G1	SQ	QM	F
Gerações	G-1	SQ1	QM1	QM1/QM6
Modelo Completo (d,h)	P-1	SQ2	QM2	QM2/QM6
d	1	SQ3	QM3	QM3/QM6
h (ajustado)	1	SQ4	QM4	QM4/QM6
Desvios	G-P	SQ5	QM5	QM5/QM6
Resíduo	(T-1) (R-1)	SQ6	QM6	

Onde:

G = número de gerações utilizadas na estimativa dos parâmetros (G = 6).

P = parâmetros estimados pelo modelo (P = 3 : u, d, h)

T = Total de tratamentos avaliados (famílias).

R = Repetições efetuadas.

O resíduo utilizado como testador corresponde a um resíduo entre médias de gerações ponderado pelos respectivos graus de liberdade. Cada geração é representada por "N" famílias e "R" repetições (R=2), sendo N diferente para cada geração.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Efeito do Genótipo e do Citoplasma na Determinação do Teor de Proteína

Para este estudo foram utilizados os dois cruzamentos, e as gerações derivadas destes cruzamentos incluindo as gerações recíprocas descritas no item 3.3. Nesta etapa as gerações ainda não haviam sido avançadas, portanto não representavam famílias e o caráter avaliado foi somente o teor de proteína das sementes, sem repetições.

O comportamento, em relação ao teor de proteína, dos parentais, F_1 's recíprocos, F_2 's recíprocos e retrocruzamentos recíprocos, são apresentados na Tabela 4 para os cruzamentos entre $P_A \times P_B$ e $P_C \times P_D$.

A diferença apresentada pelos parentais no teor de proteína das sementes é de 2,4 % para o primeiro cruzamento e 1,5 % para o segundo. Quando se compara a geração F_1 recíproca, esta diferença aumenta para 2,7 % e 6,1 %, respectivamente. Caso houvesse efeito do genótipo do embrião na determinação do teor de proteína das sementes,

deveria-se esperar que o teor de proteína dos híbridos F_1 's fosse semelhante.

Tabela 4 Percentagem de proteína dos parentais, híbridos F_1 's recíprocos, F_2 's recíprocos e retrocruzamentos recíprocos.

Geração	Teor de Proteína		Geração	Teor de Proteína
$P_A \times P_B$				
P_A	40,6		P_B	38,2
$F_{1(A)}$	39,4		$F_{1(B)}$	36,7
$F_{2(A)}$	37,2		$F_{2(B)}$	36,7
$RC_{A(A)}$	37,2		$RC_{A(B)}$	37,2
$RC_{B(A)}$	37,8		$RC_{B(B)}$	39,2
$P_C \times P_D$				
P_C	34,3		P_D	32,8
$F_{1(C)}$	36,2		$F_{1(D)}$	30,1
$F_{2(C)}$	34,5		$F_{2(D)}$	34,7
$RC_{C(C)}$	34,0		$RC_{C(D)}$	33,0
$RC_{D(C)}$	33,5		$RC_{D(D)}$	34,0

O contraste no teor de proteína das sementes F_1 's não apenas se manteve entre os dois tipos de citoplasmas, como também aumentou no caso do cruzamento $P_C \times P_D$. O fato do contraste ter se mantido indica portanto que o teor de proteína é determinado pela planta mãe, podendo ser este um efeito materno (determinado pelo genótipo da mãe) e ou citoplasmático (determinado pelo citoplasma da mãe). O aumento do contraste em relação aos pais, observado na geração F_1 pode ter sido devido à problemas de amostragem. Nesta etapa do trabalho haviam disponíveis poucas sementes de cada geração para análise, com excessão dos parentais, não sendo possível a realização de repetições. Tem-se que considerar ainda nesta etapa que as sementes dos parentais e dos F_1 's foram obtidas em um ano e as das gerações F_2 e

retrocruzamentos no ano seguinte. Embora se tenha tomado o cuidado de utilizar o mesmo tipo de solo nos vasos, de um ano para outro, fatores ambientais podem ter contribuído para mascarar algumas diferenças entre gerações obtidas em diferentes anos. Tem-se que considerar ainda que o contraste entre os parentais não foi muito alto. Os parentais foram escolhidos com base em informações de literatura que indicavam contrastes de cerca de 10 %. Entretanto, verificou-se posteriormente que os materiais avaliados na região de experimentação apresentaram contrastes menores, de onde se pode concluir que as informações da literatura não eram válidas para esta região.

A geração F_2 recíproca do cruzamento $P_A \times P_B$ apresentou contraste de 0,5 %, os RC_A recíprocos apresentaram 0,0 % e os RC_B recíprocos -1,4 %. Para o cruzamento entre $P_C \times P_D$ a geração F_2 recíproca apresentou contraste de -0,20 %, os RC_C recíprocos apresentaram 1,0 % e os RC_D recíprocos -0,50 % em teor de proteína. A diferença no teor de proteína destas gerações, dentro de cada cruzamento, pode ser usada como uma estimativa direta do efeito do citoplasma na determinação deste caráter, por se tratarem dos mesmos genótipos avaliados em citoplasmas diferentes. A média dos contrastes apresentados pelas gerações F_2 , RC_A e RC_B para o teor de proteína foi de -0,30 %, e para as gerações F_2 , RC_C e RC_D a média foi de 0,10 %; valores insignificantes quando se considera a magnitude da diferença entre os parentais.

Para que se possa perceber mais facilmente os contrastes apresentados e os efeitos presentes, as comparações entre as gerações, para os dois cruzamentos, são apresentadas nas Figuras 3 e 4.

Figura 3 Contrastes apresentados pelas gerações derivadas do cruzamento entre os parentais P_A e P_B .

Na Figura 3 os F_1' s comparados aos parentais indicam a não ocorrência de efeito paterno, uma vez que o teor de proteína nestes F_1' s se aproxima de cada parental utilizado como fêmea refletindo o genótipo e ou o citoplasma da planta mãe, e não o genótipo do próprio híbrido. Gerações com mesmo genótipo (F_2 , e retrocruzamentos) derivadas de um mesmo genótipo F_1 quando comparadas para diferentes

citoplasmas apresentam contrastes insignificantes, e a média destes contrastes é considerada o próprio efeito devido ao citoplasma.

Figura 4 Contrastes apresentados pelas gerações derivadas do cruzamento entre os parentais P_c e P_d .

P_c		% Prot. 34,3	P_d		% Prot. 32,8	
$F_1(c)$		36,2	$F_1(d)$		30,1	
$F_2(c)$		34,5	$F_2(d)$		34,7	Difer. -0,20
$RCc(c)$		34,0	$RCc(d)$		33,0	1,00
$RCd(c)$		33,5	$RCd(d)$		34,0	-0,50
					Media	0,10

A análise da Figura 4 revela as mesmas considerações que podem ser efetuadas em relação ao cruzamento entre os parentais $P_A \times P_B$, ressaltando que neste

cruzamento, entre $P_c \times P_0$, a média entre os contrastes de F_2 e retrocruzamentos apontaram um efeito citoplasmático ainda menor.

Os efeitos gênicos aditivos e de dominância, e o efeito citoplasmático puderam ser estimados para os dois cruzamentos, sempre através de modelos apropriados, e a magnitude destes efeitos pode ser observada na Tabela 5. A magnitude do efeito citoplasmático foi 9,5 vezes menor do que os efeitos aditivos no cruzamento entre $P_A \times P_B$, e cerca de 37 vezes menor para o cruzamento $P_c \times P_0$.

Tabela 5 Estimativa dos parâmetros do modelo genético-citoplasmático e coeficientes de determinação, obtidos para o teor de proteína (percentagem).

	Modelo Compl. (m, d, h, c)	Modelo Red. (m, d, h)	Modelo Red. (m, d)	Modelo Red. (m)
Cruzamento $P_A \times P_B$				
m	38,7250	38,7250	38,0200	38,0200
d	1,4250	1,2750	1,2750	
h	-1,1750	-1,1750		
c	-0,1500			
r^2	0,6405	0,6318	0,4185	
Cruzamento $P_c \times P_0$				
m	33,3500	33,3500	33,7100	33,7100
d	1,8500	1,9000	1,9000	
h	0,6000	0,6000		
c	0,0500			
r^2	0,6739	0,6733	0,6353	

O coeficiente de determinação do modelo reduzido, sem efeito citoplasmático, comparado ao modelo completo mostra que este efeito é responsável apenas por 0,87 % da variação entre médias de gerações no primeiro

cruzamento, e 0,06 % para o segundo, sendo portanto desprezível.

A análise da Tabela 5 revela ainda que a magnitude relativa do efeito citoplasmático se mostrou insignificante em relação aos efeitos aditivos nos dois cruzamentos, podendo ser desprezada, como indicam os coeficientes de determinação dos modelos completo e reduzido sem efeito citoplasmático. Os efeitos gênicos de dominância apresentaram valores positivo para um dos cruzamentos e negativo para o outro. Por outro lado a retirada do efeito de dominância acarretou ligeira redução no coeficiente de determinação para um dos cruzamentos e uma redução mais drástica para o outro, impossibilitando portanto, fazer generalizações a respeito deste efeito nesta fase.

No cruzamento entre $P_A \times P_B$ os coeficientes de determinação dos modelos reduzidos evidenciaram que os efeitos gênicos de dominância são responsáveis por cerca de 21 % da variação apresentada, enquanto somente os efeitos gênicos aditivos responderam por cerca de 41 % desta variação. Para o cruzamento entre $P_C \times P_D$ a magnitude dos efeitos gênicos de dominância é bem menor, representando somente 3,8 % da variação, valor muito baixo em comparação aos efeitos aditivos que somaram cerca de 63,5 %. Deve-se ressaltar que a heterose para um dos cruzamentos foi positiva, e para o outro negativa, apresentando valores não elevados nos dois; a presença de heterose em um dos cruzamentos deve ser analisada com cautela, uma vez que nesta fase se trabalhou com uma amostra reduzida de sementes de cada geração, as quais não foram avaliadas em experimentos com repetições.

Estes resultados mostram que para os dois cruzamentos o efeito citoplasmático foi insignificante, muito próximo a zero, para o teor de proteína. Os efeitos gênicos

de dominância, positivos em um dos cruzamentos e negativos no outro, e de magnitude inferior aos efeitos aditivos, não permitem nenhuma generalização.

As médias observadas e preditas através dos modelos genéticos utilizados bem como os coeficientes de correlação entre médias observadas e estimadas são apresentadas nas Tabelas 6 para as gerações derivadas dos dois cruzamentos. As médias estimadas para o cruzamento $P_A \times P_B$ a partir do modelo reduzido, incluindo apenas os efeitos gênicos aditivos, tem correlação de 0,65 com as médias observadas, em comparação aos 0,79 obtida pelo modelo que incluía heterose. Estas correlações mostram que em particular para este cruzamento efeitos gênicos de dominância não devem ser completamente desconsiderados, todavia os efeitos que mais se pronunciaram foram os gênicos aditivos.

As correlações entre médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados mostraram que para o cruzamento $P_A \times P_B$ as médias observadas se ajustaram melhor ao modelo que contém efeitos de heterose, todavia, o modelo apenas com efeitos gênicos aditivos também apresentou alta correlação entre médias, ao redor de 0,65. No cruzamento $P_C \times P_D$, efeitos gênicos de dominância não afetaram a correlação entre as médias, podendo ser desconsiderados.

Nos dois cruzamentos a síntese de proteína nas sementes foi atribuída totalmente ao genótipo da planta mãe, sofrendo forte efeito materno. Efeitos do genótipo do embrião (efeito paterno) e efeito citoplasmático não foram significativos. Neste caso as sementes refletem sempre o teor de proteína de uma geração anterior, indicando que seleção dentro de plantas provenientes de gerações segregantes deve ser inefetiva.

Tabela 6 Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzidos, para teor de proteína (percentagem).

Gerações	Médias Obser.	Modelo Compl. (m,d,h,c)	Modelo Redz. (m,d,h)	Modelo Redz. (m,d)
Cruzamento $P_A \times P_B$				
P_A	40,60	40,00	40,00	39,30
P_B	38,20	37,45	37,45	36,75
$F_{1(A)}$	39,40	40,00	40,00	39,30
$F_{1(B)}$	36,70	37,45	37,45	36,75
$F_{2(A)}$	37,20	37,40	37,55	38,02
$F_{2(B)}$	36,70	37,70	37,55	38,02
$RC_{A(A)}$	37,20	37,40	37,55	38,02
$RC_{A(B)}$	37,20	37,70	37,55	38,02
$RC_{B(A)}$	37,80	37,40	37,55	38,02
$RC_{B(B)}$	39,20	37,70	37,55	38,02
r		0,80	0,79	0,65
Cruzamento $P_C \times P_D$				
P_C	34,30	35,25	35,25	35,61
P_D	32,80	31,45	31,45	31,81
$F_{1(C)}$	36,20	35,25	35,25	35,61
$F_{1(D)}$	30,10	31,41	31,45	31,81
$F_{2(C)}$	34,50	34,00	33,95	33,71
$F_{2(D)}$	34,70	33,90	33,95	33,71
$RC_{C(C)}$	34,00	34,00	33,95	33,71
$RC_{C(D)}$	33,00	33,90	33,95	33,71
$RC_{D(C)}$	33,50	34,00	33,95	33,71
$RC_{D(D)}$	34,00	33,90	33,95	33,71
r		0,82	0,82	0,80

Forte efeito materno na determinação do teor de proteína em soja foi também detectado por SINGH & HADLEY (1972) E DAYDÉ et al. (1989), todavia os autores encontraram também efeitos citoplasmáticos em alguns cruzamentos. Já WILCOX & SIMPSON (1977) e ISHIGE (1984) não encontraram evidências de efeitos citoplasmáticos para este caráter concordando com esta pesquisa.

4.2 Estimativa dos Componentes de Médias e Teste do Modelo Genético

A magnitude dos efeitos gênicos aditivos e de dominância foi investigada através dos componentes de médias, em um teste de escala conjunto, segundo MATHER & JINKS (1984), utilizando um modelo genético do tipo aditivo - dominante.

Nesta etapa do trabalho foram utilizadas as gerações derivadas do cruzamento entre $P_c \times P_d$ após uma autofecundação. Desse modo foram avaliadas famílias F_3 (autofecundações de plantas F_2) e famílias derivadas da autofecundação dos retrocruzamentos. Foi instalado um experimento separado para cada citoplasma (de acordo com o item 3.3). Sistemáticamente foram alocadas parcelas dos parentais e da geração F_2 .

Os caracteres avaliados foram produção de grãos (gramas/planta) e teor de proteína (percentagem), e as análises de variância e seus desdobramentos são apresentadas nas Tabelas 7 e 8, para as gerações que contenham citoplasmas de P_c e P_d respectivamente.

Tabela 7 Quadrados Médios para produção de grãos (gramas/planta), e teor de proteína (percentagem), do ensaio das gerações com citoplasma de P_c .

Fonte de Variação	Gl de	Produção Grãos	Teor de Proteína
Repetições	1	781,7843**	53,2171**
Tratamentos	70	17,4668**	2,9418
$F_{3(c)}$	29	17,0201**	2,9459
$RC_{c(c)}$	20	8,5372	3,6050
$RC_{d(c)}$	19	22,0934**	2,1785
Grupos	2	67,8892**	3,5022
Resíduo	70	7,7610	2,7947
CV		21,6 %	4,4 %
Média		12,9	38,2

Tabela 8 Quadrados Médios para Produção de Grãos (gramas/planta), e Teor de Proteína (percentagem), da análise das gerações com citoplasma de P_o .

Fonte de Variação	Gl de	Produção Grãos	Teor de Proteína
Repetições	1	399,1823**	13,9901**
Tratamentos	105	10,7977	2,5191
$F_{3(d)}$	67	10,4069	2,2746
$RC_{c(d)}$	15	6,7837	2,9201
$RC_{d(d)}$	21	14,6535	1,6569
Grupos	2	13,5059	16,7558**
Resíduo	105	9,8099	2,0812
CV		25,3 %	3,8 %
Média		12,4	38,5

A análise de variância das gerações com citoplasma de P_c apresentou quadrados médios significativos para tratamentos e entre grupos, para o caráter produção de grãos, indicando a existência de diferenças estatísticas entre as médias das gerações avaliadas, o que seria uma

premissa para utilização de um modelo genético que explique variação entre gerações. O caráter teor de proteína, neste citoplasma, não apresentou significância dos quadrados médios de tratamentos e entre grupos, revelando que as diferenças existentes entre médias de gerações devam ser de menor magnitude, e que o modelo genético utilizado deva ser menos eficiente para explicar a variação entre médias de gerações, que a princípio deveriam existir.

A análise das gerações recíprocas, com citoplasma de P_0 , mostra que o comportamento em relação à significância de tratamentos e entre grupos se inverteu. O caráter produção de grãos não apresentou significância, enquanto o teor de proteína das sementes revelou quadrados médios significativos de tratamentos e entre grupos, e a mesma observação em relação a adequação do modelo genético pode ser feita.

Para o ensaio das gerações com citoplasma de P_0 o coeficiente de variação experimental, calculado para produção de grãos, ficou acima da média deste parâmetro na experimentação normal em soja que seria ao redor de 20 %. CARNIELLI (1989), NASS (1989) e PIMENTEL (1991) apresentaram coeficientes de variação, para este caráter, inferiores as encontrados neste trabalho, onde os quadrados médios residuais eram bastante semelhantes, porém as médias experimentais eram, pelo menos, três vezes maiores. O material genético utilizado nesta pesquisa é germoplasma exótico, não adaptado às condições de cultivo presentes durante a condução dos ensaios, justificando a baixa média experimental e o coeficiente de variação mais elevado.

As análises de variância dos parâmetros do modelo genético segundo MATHER & JINKS (1984) para produção de grãos são apresentadas nas Tabelas 9 e 10, para os

citoplasmas de P_c e P_o respectivamente

Tabela 9 Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para produção de grãos (gramas/planta) das gerações com citoplasma de P_c .

Fonte de Variação	Gl	SQ	QM	F
Tratamentos	5	25,4399	5,0880	29,7196**
Modelo Comp.(d,h)	2	21,8741	10,9371	63,8849**
d	1	6,3521	6,3521	37,1034**
h (ajustado)	1	15,5220	15,5220	90,6659**
Desvios	3	3,5658	1,1886	6,9428**
Resíduo	70		0,1712	

Tabela 10 Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para produção de grãos (gramas/planta) das gerações com citoplasma de P_o .

Fonte de Variação	Gl	SQ	QM	F
Tratamentos	5	16,9033	3,3807	23,6578**
Modelo Comp.(d,h)	2	13,6918	6,8459	47,9070**
d	1	6,9723	6,9723	48,7915**
h (ajustado)	1	6,7196	6,7196	47,0231**
Desvios	3	3,2115	1,0705	7,4913**
Resíduo	70		0,1429	

Observa-se que as somas de quadrados para os efeitos gênicos de dominância, nos dois citoplasmas, foram iguais ou superiores às somas de quadrado devido aos efeitos aditivos, novamente reforçando a importância deste parâmetro para produção de grãos. O caráter apresentou significância para tratamentos e seus desdobramentos, nos dois citoplasmas, inclusive para os desvios do modelo, indicando que possivelmente efeitos epistáticos sejam também importantes para este caráter, como propõe HANSON et al. (1967), LEE &

WANG (1986) e LOISELLE et al. (1990). Para o teor de proteína as análises de variância dos parâmetros do modelo são apresentadas nas Tabelas 11 e 12.

Tabela 11 Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para teor de proteína (percentagem), das gerações com citoplasma de P_c .

Fonte de Variação	Gl	SQ	QM	F
Tratamentos	5	0,5350	0,1070	1,7370
Modelo Comp.(d,h)	2	0,2235	0,1118	1,8149
d	1	0,0250	0,0250	0,4058
h (ajustado)	1	0,1985	0,1985	3,2224
Desvios	3	0,3113	0,1038	1,6851
Resíduo	105		0,0616	

A falta de contraste entre as gerações com citoplasma de P_c impediu que os parâmetros do modelo fossem testados, revelando valores de F não significativos para tratamentos e seus desdobramentos; esta falta de contraste pode ser atribuída a possíveis falhas na realização das análises químicas do teor de proteína, uma vez que outras análises revelaram a ocorrência de contrastes.

Já a análise das gerações com citoplasma de P_0 indicou que os dados se ajustaram perfeitamente ao modelo reduzido, incluindo apenas os efeitos gênicos aditivos, o que pode ser testado através dos desvios do modelo que foram não significativos e do teste F para h/ajustado que também não apresentou significância, demonstrando que para este caráter efeitos gênicos de dominância não são importantes, como também sugerem HANSON et al. (1967), ISHIGE (1984), McKENDRY et al. (1985) e LOISELLE et al. (1990).

Tabela 12 Análise de variância dos parâmetros do modelo genético para teor de proteína (percentagem) das gerações com citoplasma de P_d .

Fonte de Variação	Gl	SQ	QM	F
Tratamentos	5	4,9933	0,9987	32,9604**
Modelo Comp.(d,h)	2	4,9474	2,4737	81,6403**
d	1	4,9000	4,9000	161,7162**
h (ajustado)	1	0,0474	0,0474	1,5644
Desvios	3	0,0457	0,0152	0,5017
Resíduo	105		0,0303	

As estimativas dos parâmetros do modelo genético bem como os coeficientes de determinação do modelo, para os dois citoplasmas, são apresentados nas Tabelas 13 e 14, para produção de grãos e teor de proteína das sementes respectivamente. Os coeficientes de determinação dos modelos genéticos apresentados na Tabela 13 evidenciam que para o caráter produção de grãos um modelo completo onde são incluídos média, efeitos aditivos e efeitos de dominância gênica, se mostrou mais adequado aos dados experimentais, explicando mais de 80 % da variação entre médias de gerações nos dois citoplasmas.

A retirada dos efeitos gênicos de dominância do modelo causou acentuada redução nos coeficientes de determinação nos dois citoplasmas indicando que, para este caráter, efeitos gênicos de dominância e possivelmente heterose, são tão ou mais importantes que os efeitos gênicos aditivos. PIMENTEL (1991), trabalhando com um cruzamento dialélico entre oito parentais, em que havia materiais exóticos, obteve estimativas de heterose variando entre - 45,46 e 66,18 %, com média de 10,72 % e predominância de valores positivos para este caráter.

Tabela 13 Estimativa dos parâmetros do modelo genético e coeficientes de determinação do modelo (r^2) para produção de grãos (gramas/planta).

	Modelo Compl. (m, d, h)	Modelo Red. (m, d)	Modelo Red. (m)
Citoplasma de P_c			
m	11,9112	13,1417	13,1417
d	1,5940	1,5940	
h	9,3624		
r^2	0,8598	0,2497	
Citoplasma de P_D			
m	10,6500	11,9333	11,9333
d	1,6700	1,6700	
h	6,1560		
r^2	0,8100	0,4125	

Embora a heterose obtida neste estudo, 83,66 % para citoplasma C e 57,84 % para o citoplasma D, seja superior aos valores encontrados na literatura (CAMPOS, 1979: 19,0 %; CHAUHAN & SINGH, 1982: 48,4 %; FREIRE FILHO, 1988: 5,2 %; KAW & MENON, 1981: 17,4 %; KUNTA et al., 1985: 24,6 %; NASS, 1989: 28,1 % WEBER et al., 1970: 25,1 %), há consenso que heterose é importante para este caráter, e que portanto a dominância gênica deva proporcionar os baixos coeficientes de herdabilidade estimados para este caráter.

Em relação ao teor de proteína das sementes os dados da Tabela 14 revelam que para o citoplasma de P_c os modelos genéticos não se mostraram satisfatórios, apresentando coeficientes de determinação inferiores a 40 %. A falta de contraste entre as gerações neste citoplasma certamente impossibilitou que o modelo fosse utilizado a contento, uma vez que este modelo é proposto justamente com base na variação das médias das gerações, que neste caso foi

insignificante. Quando se observa as gerações recíprocas, com citoplasma de P_0 , constata-se que neste citoplasma os dados se adequaram perfeitamente ao modelo, o que certamente é um reflexo dos contrastes apresentados entre médias de gerações.

Tabela 14 Estimativa dos parâmetros do modelo genético e coeficientes de determinação do modelo (r^2) para teor de proteína (percentagem).

	Modelo Compl. (m, d, h)	Modelo Red. (m, d)	Modelo Red. (m)
Citoplasma de P_c			
m	38,5706	38,3500	38,3500
d	-0,1000	-0,1000	
h	-1,0588		
r^2	0,4178	0,0467	
Citoplasma de P_0			
m	38,3588	38,4667	38,4667
d	1,4000	1,4000	
h	0,5176		
r^2	0,9908	0,9813	

Para o teor de proteína, com base nos parâmetros obtidos a partir das gerações com citoplasma de P_0 , fica bastante evidente que os efeitos gênicos de dominância podem ser retirados do modelo sem prejudicar a adequação dos dados a este modelo reduzido. Esta consideração é confirmada pelos coeficientes de determinação dos modelos completo e sem efeitos de dominância, onde o modelo completo explica 99 % da variação entre médias de tratamentos e o modelo sem dominância gênica explica 98 % desta variação, revelando que para este caráter efeitos de dominância podem ser desconsiderados.

A heterose expressa para este caráter foi -2,74 % para citoplasma C e 1,35 % para o citoplasma D, valores bastante pequenos. Para o citoplasma D em que os efeitos gênicos puderam ser estimados, o modelo reduzido sem efeitos gênicos de dominância, apresentou coeficiente de determinação de 98 % revelando que os efeitos de dominância, e portanto heterose, são inexpressivos para o teor de proteína, o que justifica a maior herdabilidade exibida para este caráter.

Baixa heterose para teor de proteína foi também encontrada por PIMENTEL (1991), média de -0,76 % entre vinte e sete cruzamentos biparentais. O mesmo autor encontrou valores significativos de capacidade geral de combinação revelando que, como indicado nesta pesquisa, efeitos gênicos aditivos devam ser os principais na determinação do caráter. Ao contrário deste trabalho, PIMENTEL (1991) revelou ainda evidências de capacidade específica de combinação para teor de proteína, efeitos estes que são devidos aos desvios de dominância. Entretanto este autor utilizou o modelo II de Griffing para análise de cruzamentos dialélicos, e de acordo com este modelo a capacidade específica de combinação é definida de maneira diferente, levando em conta dois tipos de capacidade de combinação, uma para cruzamentos e uma para parentais, o que poderia explicar tais discrepâncias.

As médias observadas e preditas através dos modelos genéticos utilizados são apresentadas nas Tabelas 15 e 16, para Produção de Grãos e Teor de Proteína respectivamente. Os coeficientes de correlação calculados entre as médias observadas e preditas para Produção de Grãos, nos dois citoplasmas, reforça a indicação de que um modelo completo, que inclua efeitos gênicos de dominância, permite uma estimativa bastante precisa das médias das gerações ensaiadas, confirmando a importância da dominância gênica

para este caráter.

Tabela 15 Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzido e coeficientes de correlação, para produção de grãos (gramas/planta).

Gerações	Médias Observadas	Modelo Compl. (m,d,h)	Modelo Reduzido (m,d)
Citoplasma de P_c			
P_c	10,3074	9,5972	11,5477
P_0	13,0829	12,7852	14,7357
F_2	16,8845	15,8724	13,1417
F_3	13,2736	13,5318	13,1417
RC_c	11,4372	12,7348	12,3447
RC_0	13,8687	14,3288	13,9387
r		0,9272	0,4985
Citoplasma de P_0			
P_c	8,2500	8,9800	10,2633
P_0	12,4088	12,3200	13,6033
F_2	13,0926	13,7300	11,9333
F_3	12,1238	12,1900	11,9333
RC_c	12,8485	11,3550	11,0983
RC_0	12,8819	13,0250	12,7683
r		0,9003	0,6422

Em relação ao teor de proteína das sementes as médias das gerações avaliadas foram preditas com a mesma precisão através do modelo reduzido em relação ao modelo completo, também reforçando a maior importância dos efeitos gênicos aditivos. Todavia, estas conclusões só puderam ser obtidas para as gerações que continham citoplasma de P_0 , uma vez que as gerações recíprocas não apresentaram contraste, e portanto os modelos utilizados não se mostraram adequados.

Tabela 16 Médias observadas e preditas através dos parâmetros estimados para os modelos completo e reduzido e coeficientes de correlação, para teor de proteína (percentagem).

Gerações	Médias Observadas	Modelo Compl. (m,d,h)	Modelo Reduzido (m,d)
Citoplasma de P _c			
P _c	38,3570	38,4706	38,2500
P _d	38,8883	38,6706	38,4500
F ₂	38,1583	38,0412	38,3500
F ₃	38,2708	38,3059	38,3500
RC _c	38,4221	38,2559	38,3000
RC _d	37,8597	38,3559	38,4000
r		0,6316	0,2086
Citoplasma de P _d			
P _c	39,7200	39,7588	39,8667
P _d	36,8575	36,9588	37,0667
F ₂	38,4775	38,6176	38,4667
F ₃	38,5418	38,4882	38,4667
RC _c	39,2572	39,1882	39,1667
RC _d	37,9159	37,7882	37,7667
r		0,9946	0,9900

As correlações fenotípicas médias dentro de gerações (F₃ e famílias derivadas de retrocruzamentos) encontradas entre a produção de grãos e teor de proteína foram de -0,22 e -0,19 para os citoplasmas de P_c e P_d, respectivamente. Estes valores indicam uma correlação negativa não muito alta entre estes caracteres, revelando ser possível a obtenção de genótipos com alto teor de proteína e alta produção de grãos. Correlações de magnitude semelhante a ligeiramente superiores foram também encontrados por JOHNSON et al. (1955): -0,80 a -0,33, KWON & TORRIE (1964): -0,42, THORNE & FEHR (1970): -0,29 a 0,38 e SEBERN & LAMBERT (1984): -0,58 a -0,47.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos pelas comparações das diversas gerações utilizadas nesta pesquisa permitem apontar as seguintes conclusões:

a) O teor de proteína das sementes em soja é determinado pelo genótipo materno, não havendo evidências do efeito do genótipo do embrião e do citoplasma. Devido a isso, a seleção dentro de plantas segregantes, para este caráter, é inoperante.

b) O teor de proteína em soja está sob o controle de genes com ação aditiva somente.

c) A produção de grãos em soja esta sob o controle de genes com ação aditiva e dominante. Efeitos epistáticos não podem ser desconsiderados.

d) A heterose em relação à média dos pais para a produção de grãos do cruzamento $P_c \times P_d$, considerando a média dos dois citoplasmas foi de 70.7 %, variando entre 57,8 e 83,7 %.

e) As estimativas correlações fenotípicas médias dentro de gerações (famílias F_3 e famílias derivadas de retrocruzamentos) entre teor de proteína e produção de grãos foram em torno de $-0,20$, concordando com as indicações da literatura, que apontam uma correlação moderada entre os dois caracteres.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANUÁRIO ESTATÍSTICO DO BRASIL - 1991, Rio de Janeiro, 51 :
515, 1991.

BONETTI, L.P. Distribuição da soja no mundo. In:
MIYASAKA, S. & MEDINA, J.C., ed. **A soja no Brasil**.
Campinas, ITAL, 1981. p.1-6.

BRIM, C.A. Quantitative genetics and breeding. In:
CALDWELL, B.E., ed. **Soybeans**; improvement, production,
and uses. Madison, ASA, 1973. p.155-86. (Agronomy. A
Ser. of Monographs, 16).

BRIM, C.A. & BURTON, J.W. Recurrent selection in soybeans
II. selection for increased percent protein in seeds.
Crop Science, Madison, 19 (4): 494-8, 1979.

BRIM, C.A. & COCKERHAM, C.C. Inheritance of quantitative
characters in soybeans. **Crop Science**, Madison, 1 (3):
187-90, 1961.

BRIM, C.A.; SCHUTZ, W.M.; COLLINS, F.I. Maternal effect on
fatty acid composition and oil content of soybeans. **Crop
Science**, Madison, 8 (5): 517-8, 1968.

BURTON, J.W. Quantitative genetics: results relevant to
soybean breeding. In: WILCOX, J.R., ed. **Soybeans**;
improvement, production, and uses. 2.ed. Madison, ASA,
1987. p.211-47. (Agronomy. A Ser. of Monographs, 16).

CAMPOS, L.A.C. Estudo da heterose, da heterobeltiose e de
correlações de algumas carcterístiscas agronômicas em
cruzamentos de soja [*Glycine max* (L.) Merril]. Viçosa,
1979. 76p. (Mestrado - Universidade Federal de Viçosa).

- CARNIELLI, A. Representatividade de parcelas com tamanho reduzido para avaliação de caracteres agronômicos de soja (*Glycine max* (L.) Merrill). Piracicaba, 1989. 135p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" / USP).
- CHAUHAN, V.S. & SINGH, B.B. Heterosis and genetics variability in relation to genetic divergence in soybean. **Indian Journal of Genetics & Plant Breeding**, New Delhi, **34** : 69-74, 1982.
- CIANZIO, S.R. & FEHR, W.R. Genetic variability for soybean seed composition in crosses between high and low protein parents. **Journal of Agriculture of University of Puerto Rico**, Puerto Rico, **66** (2) : 123-9, 1982.
- DAYDÉ, J.; ECOCHARD, R.; MARMEY, P. The possible influence of cytoplasm on the performance of reciprocal soybean hybrids. **Euphytica**, Dordrecht, **44** (1): 49-53, 1989.
- DUDLEY, J.W. & MOLL, R.H. Interpretation and use of estimates of heritability and genetics variances in plant breeding. **Crop Science**, Madison, **9** (3): 257-62, 1969.
- ERICKSON, L.R.; VOLDENG, H.D.; BEVERSDORF, W.D. Early generations selection for protein in *Glycine max* x *Glycine soja* crosses. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, **61** (4): 901-8, 1981.
- FALCONER, D.S. **Introduction to quantitative genetics**. 2.ed. New York, Ronald Press, 1964. 365p.

- HADLEY, H.H. & HYMOWITZ, T. Speciation and cytogenetics. In: CALDWELL, B.E., ed. **Soybeans**; improvement, production, and uses. Madison, ASA, 1973. p.97-116. (Agronomy. A Ser. of monographs, 16).
- HANSON, W.D. Heritability. In: SYMPOSIUM ON STATISTICAL GENETICS AND PLANT BREEDING, Raleigh, 1961. **Statistical genetics and plant breeding**, edited by W.D. HANSON e H.F. ROBINSON. Washington, NAS/NRC, 1963. p.125-40.
- HANSON, W.D.; PROBST, A.H.; CALDWELL, B.E. Evaluation of a population of soybean genotypes with implications for improving self-pollinated crops. **Crop Science**, Madison, 7 (1): 99-103, 1967.
- HYMOWITZ, T. On the domestication of soybean. **Economic Botany**, Lawrence, 24 (4): 408-21, 1970.
- HYMOWITZ, T. & SINGH, R.J. Taxonomy and speciation. In: WILCOX, J.R., ed. **Soybeans**; improvement, production, and uses. 2.ed. Madison, ASA, 1987. p.23-48. (Agronomy. A Ser. of Monographs, 16).
- ISHIGE, T. Biometrical analysis and estimation of the number of genes for seed protein content of soybean, *Glycine max* (L.) Merrill. **Japan Agricultural Research Quartely**, Tokyo, 17 (4): 230-5, 1984.
- JOHNSON, H.W.; ROBINSON, H.F.; CONSTOCK, R.E. Genotypic and phenotypic correlations in soybeans and their implications in selection. **Agronomy Journal**, Madison, 47 (10): 477-83, 1955.

- KAW, R.N. & MENON, P.M. Combining ability for development traits in soybean. **Indian Journal of Genetics & Plant Breeding**, New Delhi, 41 : 303-8, 1981.
- KENWORTHY, W.J. Potential genetic contributions of wild relatives to soybean improvement. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 4., Buenos Aires, 1989. **Proceedings**. Buenos Aires, Orientación Gráfica, 1989. p.883-8.
- KUNTA, T.; EDWARDS, L.H.; McNEW, R.W.; DINKINS, R. Heterosis performance and combining ability in soybeans. **Soybean Genetics Newsletter**, Iowa, 12 : 97-9, 1985.
- KWON, S.H. & TORRIE, J.H. Heritability of and interrelationships among traits of two soybean populations. **Crop Science**, Madison, 4 (2): 196-8, 1964.
- LEE, W.B. & WANG, J.L. Comparison of inheritance of several agronomic characters between *Glycine max* x *G. soja*, *G. max* x *G. gracilis*, and *G. max* x *G. max*. **Soybean Genetic Newsletter**, Iowa, 13 : 59-61, 1986.
- LOISELLE, F.; VOLDENG, H.D.; TURCOTTE, P.; ST-PIERRE, C.A. Analysis of agronomic characters for an eleven-parent diallel of early-maturing soybean genotypes in eastern Canada. **Canadian Journal of Plant Science**, Ottawa, 70 (1): 107-15, 1990.
- McKENDRY, A.L.; McVETTY, P.B.E.; VOLDENG, H.D. Inheritance of seed protein and seed oil content in early maturing soybean. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, Ottawa, 27 (5): 603-7, 1985.

- MATHER, K. & JINKS, J.L. **Introdução a genética biométrica.** Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.
- MILLER, J.E. & FEHR, W.R. Direct and indirect recurrent selection for protein in soybeans. **Crop Science**, Madison, **19** (1): 101-6, 1979.
- MIYASAKA, S. Generalidades. In: FUNDAÇÃO CARGILL. **A soja no Brasil central.** 2.ed. Campinas, Fundação Cargill, 1982. p.3-19.
- NASS, L.L. Potencialidade de genótipos de soja (*Glycine max* (L) Merrill) para cultivo de inverno avaliada por cruzamentos dialélicos. Piracicaba, 1989. 112p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" / USP).
- OPENSHAW, S.J. & HADLEY, H.H. Selection to modify sugar content of soybean seeds. **Crop Science**, Madison, **21** (6): 805-8, 1981.
- OPENSHAW, S.J. & HADLEY, H.H. Selection indexes to modify protein concentration of soybean seeds. **Crop Science**, Madison, **24** (1): 1-4, 1984.
- PIMENTEL, A.M. Cruzamentos dialélicos em soja com ênfase em teor de proteína e produção de grãos. Piracicaba, 1991. 150p. (Mestrado - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" / USP).
- PROBST, A.H. & JUDD, R.W. Origin, U.S. history and development, and world distribution. In: CALDWELL, B.E., ed. **Soybeans; improvment, production, and uses.** Madison, ASA, 1973. p.1-12. (Agronomy. A Ser. of Monographs, 16).

- SEBERN, N.A. & LAMBERT, J.W. Effect of stratification for percent protein in two soybean populations. **Crop Science**, Madison, **24** (2): 225-8, 1984.
- SHANNON, J.G.; WILCOX, J.R.; PROBST, A.H. Estimated gains from selection for protein and yield in the F_4 generation of six soybean populations. **Crop Science**, Madison, **12** (6): 824-30, 1972.
- SIMPSON, A.M. & WILCOX, J.R. Genetic and phenotypic associations of agronomic characteristics in four high protein soybean populations. **Crop Science**, Madison, **23** (6): 1077-81, 1983.
- SINGH, B.B. & HADLEY, H.H. Maternal control of oil synthesis in soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Crop Science**, Madison, **8** (5): 622-5, 1968.
- SINGH, L. & HADLEY, H.H. Maternal and cytoplasmic effects on seed protein content in soybeans, *Glycine max* (L.) Merrill. **Crop Science**, Madison, **12** (5): 583-5, 1972.
- SMITH, K.J. & HUYSER, W. World distribution and significance of soybean. In: WILCOX, J.R., ed. **Soybeans; improvement, production, and uses**. 2.ed. Madison, ASA, 1987. p.1-22. (Agronomy. A Ser. of Monographs, 16).
- THORNE, J.C. & FEHR, W.R. Incorporation of high-protein, exotic germplasm into soybean populations by 2- and 3-way crosses. **Crop Science**, Madison, **10** (5): 652-5, 1970.
- VENCOVSKY, R. & BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 496p.

VERNETTI, F.J. Origem da espécie, introdução e disseminação no Brasil. In: VERNETTI, F.J., coord. **Soja**. Campinas, Fundação Cargill, 1983. v.1, p.3-11.

WEBER, C.R.; EMPIG, L.T.; THORNE, J.C. Heterotic performance and combining ability of two-way F₁ soybean hybrids. **Crop Science**, Madison, **10** : 159-60, 1970.

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, **27** (5): 927-31, 1987.

WILCOX, J.R. & SIMPSON Jr., A.M. Performance of reciprocal soybean hybrids. **Crop Science**, Madison, **17** (3): 351-2, 1977.