

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

**Detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres  
agronômicos em soja**

**Paulo Alencar de Araújo**

**Tese apresentada para obtenção do título de  
Doutor em Agronomia. Área de concentração:  
Genética e Melhoramento de Plantas**

**Piracicaba  
2006**

**Paulo Alencar de Araújo**  
**Engenheiro Agrônomo**

**Deteção da epistasia para produção de grãos e caracteres agronômicos em soja**

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

**Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em  
Agronomia. Área de concentração: Genética e  
Melhoramento de Plantas**

**Piracicaba**  
**2006**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Araújo, Paulo Alencar

Detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres agronômicos em soja / Paulo Alencar Araújo. - - Piracicaba, 2006.  
78 p.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2006.  
Bibliografia.

1. Cruzamento vegetal 2. Expressão gênica 3. Grãos 4. Seleção genética  
5. Variação genética em plantas I. Título

CDD 633.34

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

Aos meus pais, Agostinho Araújo Martins e Lucia Bunhak

Dedico.

À minha esposa Cristina Sayuri Maki

Dedico.

À Escola Pública Brasileira por possibilitar os meus estudos da alfabetização a Pós-Graduação.

Agradeço.

Às famílias Maki, Alfredo Teodoro, Costa Lopes, Teixeira Ribas, Rettore, Lima, Moura, Alves e aos meus familiares.

Ofereço

## AGRADECIMENTOS

A Deus e ao Mestre Jesus, por tudo de bom que já aconteceu em minha vida;

Aos meus pais, esposa e irmãos pelo amor, carinho e compreensão nos momentos de ausência;

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” Universidade de São Paulo pela oportunidade em realizar este treinamento;

Ao Departamento de Genética da ESALQ/USP pela oportunidade oferecida para a realização do curso de doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de estudos concedidos;

Ao Professor Isaias Olívio Geraldi, pela orientação, pela confiança e pela amizade demonstrada;

Aos Funcionários de laboratório, Fernandes de Araújo, Gustavo Alexandre Perina, pela grande força em meus trabalhos, o meu muito obrigado a vocês, serei eternamente grato, e aos amigos de laboratórios Vanderlei dos Santos, Agnaldo Donizete, Marcelo Fernandes, Márcia Nóbrega, Dalton, Normalzinho e Edgar;

Aos pesquisadores da EMBRAPA-CNPAB, Altair Toledo de Machado, Dejair Lopes de Almeida e ao Prof. da UFLA João Candido pelo grande apoio, incentivo e pela amizade durante a minha vida.

A minha filha querida Mariane Blanco Belline, papai te ama;

À minha família, Agostinho A. Martins (pai), Lucia Bunhak (mãe), Márcia, Lucilene, Ronn Dennis e Theylute (irmãos), pelo grande presente que vocês são para mim, com tanto carinho, força e amor. Obrigado!

A minha esposa Cristina Sayuri Maki, pelo amor, carinho, paciência, amizade e que acima de tudo pelo companheirismo do dia a dia;

A família Alfredo Teodoro, pelo amor, incentivos e amizade durante esses anos;

A família Teixeira Ribas, pelo amor, carinho e amizade;

Aos companheiros de toda hora Fernandes de Araújo, Julio César e Fernandes Jr., pelo apoio nas horas mais difíceis, o meu muito obrigado;

A todos meus familiares, pelo carinho e amizade;

Ao professor Sérgio de Campo Mourão, pelo incentivo e amizade, obrigado!

Aos grandes amigos, Leonardo Lopes e família, Rodolfo Gustavo Teixeira Ribas, Osvaldo Rettore e família, Jair Cavenagui, Luciano de Lima e família, Adeniz e família, Priscila Baroni e família, Evaristo, Sidnei Oliveira e família, Edson Gomes e família, Geovani Alves e família, William Abreu, Claudiomir dos Santos, Marcelo Marinheiro, Glauco, Odair Bison, Agnaldo Donizete, Valdir Moura, Débora EAFCO, Rogério e família, Nilzo e família, Sr. José e Dona Fabiana, Dona Antonia e família, Néia e Luiz Henrique, Paulinho e Fátima, Sr Antônio, kátia e família, Alexandre e família, Maurício Godoy, Jair, Walter, Fernando Mosca, Mayra, Pricila. Ficam para mim as melhores lembranças de amizade. Obrigado!

Aos professores da ESALQ/USP pelos valiosos ensinamentos durante o curso. A vocês sempre serei grato;

Aos funcionários das bibliotecas central e genética, o meu muito obrigado pelo apoio.

A todos os funcionários do departamento de Genética da ESALQ/USP, em especial ao pessoal de campo, os quais me auxiliaram com muita determinação e alegria, o meu muito obrigado!

Aos funcionários da Escola Agrotécnica Federal de Colorado do Oeste e da Escola Agrotécnica Federal de Inconfidentes; a todos os amigos da EAFI/MG; aos amigos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro; aos amigos da UFLA/MG; aos amigos de Campo Mourão, Piracicaba, Ji-Paraná e Colorado do Oeste;

E a todos, que direta ou indiretamente, colaboraram e incentivaram para a realização do presente trabalho.

**MUITO OBRIGADO!**

## SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	10
LISTA DE TABELAS.....	12
1 INTRODUÇÃO.....	15
2 DESENVOLVIMENTO.....	17
2.1 Revisão bibliográfica.....	17
2.1.1 A cultura da soja.....	17
2.1.1.1 Origem da cultura.....	17
2.1.1.2 Características da planta.....	17
2.1.1.3 Histórico, expansão e evolução econômica.....	18
2.1.2 Aspectos gerais da genética quantitativa aplicada à cultura da soja.....	20
2.1.2.1 Importância da estimação dos componentes genéticos para o melhoramento de plantas.....	20
2.1.2.2 Aspectos quantitativos e ação gênica .....	21
2.1.3 Epistasia.....	25
2.1.3.1 Definições de epistasia.....	25
2.1.3.1.1 Epistasia mendeliana.....	25
2.1.3.1.2 Epistasia estatística.....	25
2.1.3.1.3 Epistasia na biometria.....	26
2.1.3.1.4 Detecção da epistasia estatística.....	27
2.1.3.1.5 Epistasia fisiológica.....	28
2.1.3.2 Epistasia na variação dos caracteres quantitativos.....	29
2.1.3.2.1 Perspectiva teórica.....	29
2.1.3.2.2 Evidência experimental na epistasia estatística.....	30
2.1.4 Cruzamento trialélico (TTC).....	31
2.1.4.1 Cruzamento trialélico modificado de Jinks; perkins e Breese (1969).....	37
2.2 Material e Métodos.....	43
2.2.1 Material Genético.....	43
2.2.2 Caracterização do Ambiente.....	43
2.2.3 Execução Experimental.....	43

2.2.3.1 obtenção de sementes $F_1$ .....	43
2.2.3.2 Obtenção das sementes $F_2$ .....	44
2.2.3.3 Delineamento e características dos experimentos.....	45
2.2.3.3.1 Experimento com as sementes $F_2$ .....	45
2.2.3.3.2 Experimento com as sementes $F_3$ .....	45
2.2.3.4 Caracteres avaliados.....	46
2.2.4 Modelos Biométricos nas Estimativas dos Componentes Genéticos.....	46
2.2.5 Análises Estatístico-Genéticas.....	47
2.3 Resultados e Discussão.....	51
2.3.1 Adaptação do método do TTC modificado para geração $F_2$ e $F_3$ .....	51
2.3.2 Avaliação dos dados experimentais.....	53
3. CONCLUSÕES.....	66
REFERENCIAS.....	67



## RESUMO

### **Detecção da epistasia para produção de grãos e caracteres agronômicos em soja**

O conhecimento da base genética dos caracteres é muito importante para orientar os melhoristas quanto às estratégias a serem utilizadas visando uma maior eficiência dos programas de seleção. Para os caracteres quantitativos, o estudo da base genética dos mesmos é geralmente feito através de estimativas de componentes de variância. A maioria dos delineamentos genéticos disponíveis permite estimar a variância genética aditiva e a variância genética dominante. Poucos delineamentos permitem detectar a ocorrência de epistasia e, conseqüentemente o componente epistático da variância genética. O objetivo deste trabalho foi detectar a ocorrência da epistasia em soja utilizando o Delineamento Trialélico Modificado ("Modified triple test cross). O material genético utilizado compreendeu uma amostra de 30 linhas puras derivadas do cruzamento entre os genitores PI-123439 e PI-239235. As 30 linhas puras foram cruzadas com dois testadores contrastantes para a produção de grãos, denominados  $L_1$  e  $L_2$ , gerando, portanto, 60 cruzamentos. Os cruzamentos foram autofecundados, a fim de multiplicar as sementes para a realização dos experimentos, obtendo-se, portanto, a geração  $F_2$  dos 60 cruzamentos. No ano agrícola de 2003/2004 os tratamentos foram avaliados em um experimento em blocos ao acaso com 15 repetições, contendo 90 tratamentos, isto é, os 60 cruzamentos, e as 30 linhagens. No ano agrícola de 2004/2005 foi feita uma nova avaliação experimental, de maneira semelhante ao ano anterior, utilizando como tratamentos os "bulks" de cada tratamento da geração anterior (geração  $F_3$ ). Em todos os casos as parcelas experimentais foram constituídas de uma linha de dois metros, com espaçamento entre linhas de 0,50 metros, contendo 35 plantas no estande ideal. Foram avaliados os seguintes caracteres: produção de grãos (PG), altura da planta no florescimento (AF), altura da planta na maturação (AM), dias para o florescimento (DF) e dias para a maturação (DM). Os dados experimentais foram submetidos às análises de variância e em seguida a uma análise genética, segundo o Delineamento Trialélico Modificado, que foi adaptado para as gerações  $F_2$  e  $F_3$ . Os resultados indicaram a ocorrência de epistasia

para PG, DF e DM, mas não para AF. Quanto ao caráter AM, não foi possível tirar conclusões, sendo necessário mais estudos. Estes resultados indicam que as estimativas de variâncias genéticas aditivas e dominantes para caracteres como PG, DF e DM em soja podem ser viesadas, quando não se considera a epistasia no modelo.

Palavras-chave: ação gênica, variância aditiva, variância dominante, cruzamento trialélico modificado, Soybean e *Glycine max*.

## ABSTRACT

### **Detection of epistasis for grain yield and other agronomic traits in soybean**

The understanding of the nature of genetic traits is very important in guiding plant breeders in designing strategies aiming to increase efficiency of selection programmes. The study of the genetic basis of quantitative traits is generally done through estimates of variance. The majority of genetic tests currently available permit the estimate of both additive and dominant genetic variance. Few tests detect the occurrence of epistasis and consequently the epistatic component of genetic variance. The objective of this work was to detect the occurrence of epistasis in soybean by using the "Modified triple test cross". The genetic material utilized consisted of a sample of 30 pure lines derived from a cross between the genitors PI-123439 and PI239235. The 30 pure lines were crossed with two contrasting test individuals to produce seed, which was denominated  $L_1$  and  $L_2$ , generated from a total of 60 crosses. The progeny were self-crossed to multiply the seeds in order to carry out the experiments, producing an  $F_2$  generation of the 60 crosses. In the agricultural year 2003-2004 the measurements were carried out in an experiment of random plots with 15 repetitions, totalling 90 sets. In the agricultural year 2004-2005 further experiments were carried out, and measurements were taken using plants from the bulked  $F_3$  seed. In all cases the experimental plots consisted of a line of two metres, with a space between lines of 0.5 metres, totalling an average of 35 plants. The following traits were evaluated: grain yield, inflorescence height, plant height at maturation, age at flowering and maturation. The experimental data was subjected to analyses of genetic variance, followed by genetic analysis and the "Modified triple test cross" that was adapted for the  $F_2$  and  $F_3$  generations. The results indicate the occurrence of epistasis for grain yield, age at flowering and maturation, but not for plant height at flowering. It was not possible to determine if the trait for plant height at maturation showed epistasis, further experiments need to be carried out. These results suggest that the estimates of genetic additive and dominant variance for the grain yield,

age at flowering and maturation traits in soybean may be incorrect when epistasis is not considered in the model.

Keywords: genetic action, additive variance, dominant variance, modified triple cross, soybean, and *Glycine max*.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Valores genotípicos relativos a dois locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração F <sub>1</sub> de duas linhagens (P <sub>i</sub> ) cruzadas com dois testadores (T <sub>1</sub> e T <sub>2</sub> ).....	47
Tabela 2 -Valores genotípicos da geração F <sub>1</sub> , para as diferentes combinações de médias.....	47
Tabela 3 - Esquema da análise de variância com o respectivo teste F, tanto para F <sub>2</sub> como para F <sub>3</sub> .....	48
Tabela 4 - Esquema da análise de variância utilizando as médias ajustadas com os respectivos testes F.....	49
Tabela 5 - Esquema da análise de variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios.....	49
Tabela 6 - Valores genotípicos relativos aos locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração F <sub>2</sub> .....	51
Tabela 7 -Valores genotípicos da geração F <sub>2</sub> , para as diferentes combinações de médias.....	51
Tabela 8 - Valores genotípicos relativos aos locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração F <sub>3</sub> .....	52
Tabela 9 -Valores genotípicos da geração F <sub>3</sub> , para as diferentes combinações de médias.....	52
Tabela 10 -Análises da variância, médias e coeficientes de variação experimental (CV <sup>is</sup> ) para os caracteres produção de grãos em g/m <sup>2</sup> (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e	

altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004.....	53
Tabela 11 - Análises da variância, médias e coeficientes de variação experimental ( $CV^{s}$ ) para os caracteres produção de grãos em $g/m^2$ (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2004/2005.....	54
Tabela 12 - Graus de liberdade para os caracteres produção de grãos em $g/m^2$ (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, nos experimentos de 2003/2004 e 2004/2005.....	56
Tabela 13 - Médias para os caracteres produção de grãos em $g/m^2$ (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM), para as 30 linhagens ( $P_i$ ) e para os cruzamentos destas com os dois testadores ( $L_1$ e $L_2$ ). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004.....	57
Tabela 14 - Médias para os caracteres produção de grãos em $g/m^2$ (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM), para as 30 linhagens ( $P_i$ ) e para os cruzamentos destas com os dois testadores ( $L_1$ e $L_2$ ). Piracicaba, SP, ano agrícola 2004/2005.....	58
Tabela 15 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado	

(gerações F <sub>2</sub> e F <sub>3</sub> ) para o caráter produção de grãos em g/m <sup>2</sup> . Piracicaba, SP, anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005.....	59
Tabela 16 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações F <sub>2</sub> e F <sub>3</sub> ) para o caráter dias para o florescimento. Piracicaba, SP, anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005.....	60
Tabela 17 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações F <sub>2</sub> e F <sub>3</sub> ) para o caráter altura de planta no florescimento em cm/planta. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005.....	61
Tabela 18 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações F <sub>2</sub> e F <sub>3</sub> ) para o caráter dias para maturação. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005.....	63
Tabela 19 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações F <sub>2</sub> e F <sub>3</sub> ) para o caráter altura de planta na maturação em cm/planta. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005.....	63
Tabela 20 - Estimção dos componentes da variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância, para produção de grãos em g/m <sup>2</sup> (PG), altura de planta no florescimento em cm/planta (AF), altura de planta na maturação em cm/planta (AM), dias para o florescimento (DF) e dias para maturação (DM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004.....	65

## 1 INTRODUÇÃO

O conhecimento do controle genético dos caracteres é importante para orientar os melhoristas para as estratégias a serem utilizadas visando a maior eficiência nos programas de seleção. Porém, os modelos utilizados nos trabalhos que estudam o controle genético, na maior parte, desconsideram a ocorrência de epistasia. Devido a isso, as estimativas das variâncias genética aditiva e de dominância podem ser super ou subestimadas, tornando-as inadequadas para o uso nos programas de melhoramento. Uma das principais dificuldades de incluir epistasia no modelo genético é a necessidade de um grande número de gerações segregantes e/ou tipos de famílias, para se obter estimativas da epistasia, fato este que contribui para que muitos pesquisadores não considerem os efeitos epistáticos em seus trabalhos.

Alternativamente, vários delineamentos como o Carolina do Norte I, II e III (COMSTOCK; ROBINSON, 1952), dialelo de Hayman (HAYMAN, 1954) testes de escala (MATHER; JINKS, 1982; TOLEDO et al., 1990, 1991), e o “Triple test cross” (TTC) também conhecido como cruzamento trialélico (KEARSEY; JINKS, 1968), têm sido utilizados para estimar os componentes de variância genética. De acordo com a literatura, o TTC e suas várias modificações e extensões estão entre os melhores delineamentos disponíveis para o estudo da estrutura genética de populações (JINKS; PERKINS; BREESE, 1969; PERKINS; JINKS, 1970). Este método é eficiente para detectar e particionar os componentes de epistasia da variação de uma população e para estimar os componentes de variância aditivas e dominantes, na ausência de epistasia. As estimativas dos componentes de variância aditiva, de dominância e epistática são fornecidas por esses delineamentos em testes separados.

Uma nova metodologia descrita por Jinks; Perkins e Breese (1969) retêm várias vantagens, mas seu uso é restrito a uma população de linhagens. Embora este método tenha sido proposto há mais de trinta anos, foram poucos os trabalhos realizados utilizando esta metodologia, alguns dos quais com a cultura da ervilha, tomate, arroz, girassol, cenoura, quiabo, melão, milho e trigo. Não foi encontrado nenhum relato do emprego desta metodologia na detecção da epistasia em soja.



Considerando que a comprovação da existência de epistasia pode promover alterações nas estratégias de melhoramento que estão sendo realizadas, é importante detectá-la no controle genético dos caracteres de importância agronômica e econômica na cultura da soja.

O objetivo deste trabalho foi detectar a existência de epistasia no controle genético de caracteres de importância agronômica e econômica na cultura da soja.

## **2 DESENVOLVIMENTO**

### **2.1 Revisão Bibliográfica**

#### **2.1.1 A cultura da soja**

##### **2.1.1.1 Origem da cultura**

A soja é proveniente da região leste da Ásia, provavelmente da região Centro-Sul da China, o qual é considerado seu Centro de Origem. A Manchúria, região chinesa onde a soja foi domesticada, constitui o centro secundário (XU et al., 1989).

##### **2.1.1.2 Características da planta**

A soja é uma planta de ciclo anual, herbácea, ereta, de crescimento morfológico diversificado. Possui hastes e vagens pubescentes. A altura varia de 0,3 a 2,0 metros, de acordo com a região de cultivo, podendo ser muito ou pouco ramificada. O ciclo pode variar de 80 a 200 dias (SEDIYAMA et al., 1985). A espécie cultivada pertence à família Fabaceae, divisão Magnoliophyta, classe Magnoliopsida, sub-classe Rosidae e ordem Fabales, possuindo  $2n=40$  cromossomos (CAPELLARI-Jr. et al., 1999).

Basicamente quatro tipos distintos de folhas são encontrados durante o desenvolvimento de plantas de soja: (1) dois cotilédones, que constituem o primeiro par; (2) um par de folhas simples, ou primárias, unifolioladas, sucedidas pelos cotilédones; (3) as folhas trifolioladas que seguem as primárias e constituem todas as demais folhas da planta e (4) os prófios, pequenos e pouco diferenciados, que se encontram nas bases dos ramos laterais (MÜLLER, 1981).

### 2.1.1.3 Histórico, expansão e evolução econômica

A partir da China, a soja [*Glycine max* (L.) Merrill] se espalhou para outros países do Oriente, e depois para o Ocidente, sendo cultivada, em ordem cronológica, na Europa, América do Norte, América do Sul, África e Austrália (BONETTI, 1981).

No Brasil, segundo Medina (1981), a primeira referência à soja data de 1882, na Bahia; posteriormente, em 1901 em São Paulo. A verdadeira expansão da cultura no Brasil teve início no final da década de 60, tornando-se, em curto período de tempo, um dos principais produtos agrícolas, de maneira que atualmente, representa o carro-chefe da economia nacional. Atualmente, o Brasil responde por 26% da produção mundial, além da cultura ser responsável por mais de 40% do total das exportações agropecuárias brasileiras. Os Estados Unidos são o maior produtor de soja, participando com 35% da produção mundial (EMBRAPA-TRIGO, 2005).

Segundo Kaster e Bonato (1981), índices expressivos de aumento de cultivo foram observados a partir da segunda metade da década de 1960. Já na década de 70, o crescimento da produção registrou uma taxa anual da ordem de 30%, com o incremento das novas áreas de cultivo / região de expansão (MS, MT, GO, MG, BA e MA). Em meados de 1980, a cultura já ocupava 20% da área utilizada para a agricultura (equivalente a 8,7 milhões de hectares), sendo que a região em expansão respondia por apenas 14% da área cultivada. Observou-se na safra 1990/91 o aumento da área cultivada para 9,7 milhões de hectares (MAPA, 2005), com produtividade média de 1.580 kg ha<sup>-1</sup> e produção de 15,9 milhões de toneladas, onde as regiões Centro-Oeste, Nordeste e Norte respondiam por 33,2%. Mas o Centro-Oeste já atingia a produtividade de 2.263 kg ha<sup>-1</sup> (43,2% acima da média nacional).

Porém, o salto significativo de expansão da área cultivada, ocorreu após este período (MAPA, 2005), de maneira que na safra 2004/05, o Brasil produziu soja em 23,3 milhões de hectares, com produtividade média de 2.193 kg ha<sup>-1</sup> e produção de 51,09 milhões de toneladas, sendo que os estados da nova área de cultivo foram responsáveis por 52,2% da área nacional cultivada. O destaque ficou mais uma vez para a região Centro-Oeste, com produtividade média de 2.614 kg ha<sup>-1</sup> (19,2% acima da média nacional).

Na safra 2002/2003, o Brasil colheu aproximadamente 52 milhões de toneladas, com produtividade média de 2.818 kg ha<sup>-1</sup> (ARIAS, 2004; TOLEDO, et al., 2004; CONAB, 2005a). Na safra 2003/2004 foram colhidas aproximadamente 50 milhões de toneladas (CONAB, 2004), com produtividade média de 2.339 kg ha<sup>-1</sup>. A CONAB (2005b), através de seu levantamento de encerramento da safra 2004/2005, divulgado em agosto de 2005, relata que esta atingiu 50,09 milhões de toneladas, com produtividade média em torno de 2.193 kg ha<sup>-1</sup>. Relacionando-se este ano agrícola ao anterior, houve um pequeno aumento da produção da ordem de 2,6%, aliado a um incremento na área plantada de 9,0%, enquanto houve uma pequena queda na produtividade (5,8%), em virtude das condições climáticas desfavoráveis no Centro-Sul do Brasil, e à ocorrência de *Phakopsora pachyrhizi*, agente causal da ferrugem asiática em 517 municípios produtores de soja (EMBRAPA-SOJA, 2005).

O Brasil produziu 53,4 milhões de toneladas na safra 2005/2006, superando em 3,8% (2 milhões de toneladas) a safra anterior, devido ao aumento de 8,8% na produtividade, em razão das condições climáticas favoráveis de algumas regiões (CONAB, 2006).

Estes números rendem ao Brasil o segundo lugar no ranking dos maiores produtores mundiais e primeiro lugar em produtividade (FRANÇA NETO, 2004; TOLEDO, et al., 2004), com previsão de alcançar a posição de maior produtor mundial na safra 2007/2008 (RIBEIRO, 2004).

Para se ter uma idéia do potencial produtivo da soja brasileira e do potencial de crescimento da produção, Arias (2004), menciona alguns resultados, onde genótipos em fase de ensaios finais, na safra 2002/2003, atingiram produtividades acima de 6 e 7 mil kg ha<sup>-1</sup>. O mesmo autor menciona ainda que, se considerados os dez últimos anos, os rendimentos médios mais baixos foram maiores que os rendimentos mais elevados obtidos até a década de 80, demonstrando que tanto o potencial produtivo quanto a estabilidade de produção aumentaram. O fator considerado mais importante para este aumento na produtividade foi a adoção generalizada de tecnologia pelos produtores, principalmente o uso de cultivares melhorados geneticamente.

Este fato proporcionou maior competitividade da soja brasileira no mercado internacional, em virtude do aumento da produtividade, ocorridos por causa do

melhoramento genético da cultura, que é cultivada de norte a sul do país, devido à introdução dos genes de período juvenil longo nos materiais, e à seleção e obtenção das melhores cultivares (FRANÇA-NETO, 2004). Se não fosse por esta tecnologia, a cultura da soja ainda estaria confinada à região Sul do Brasil, como no início do seu cultivo em escala verdadeiramente comercial, há aproximadamente a 30 anos. Por conseqüência, a expansão e desenvolvimento da cultura no Brasil frente ao cenário mundial estariam limitados.

Analisando o histórico apresentado, o Brasil vem demonstrando participação constante e crescente no complexo mundial da soja. Para atender à demanda, há necessidade do desenvolvimento de programas de pesquisa eficientes. A pesquisa com soja se desenvolveu bastante nos últimos anos, sendo conseqüência da alta competência técnica que garantiu avanços contínuos. Os programas de melhoramento vêm cumprindo as metas de produtividade propostas, com ganhos genéticos anuais que têm beneficiado a todos os setores ligados ao complexo soja.

## **2.1.2 Aspectos gerais da genética quantitativa aplicada à cultura da soja**

### **2.1.2.1 Importância da estimação dos componentes genéticos para o melhoramento de plantas**

Os objetivos da estimação dos componentes genéticos são três: 1) obter informação sobre o tipo de ação gênica que está controlando os caracteres em estudo; 2) fornecer base para a avaliação dos programas de melhoramento e para a melhoria da população, e 3) obter informação para o desenvolvimento de novos métodos visando o melhoramento (MEJIA-CONTRERAS, 1990).

Os parâmetros genéticos úteis ao melhorista de plantas podem ser listados como segue: 1) variância genética aditiva, que resulta predominantemente dos efeitos aditivos dos alelos; 2) variância genética dominante, que resulta da interação intra-alélica de

genes nos locos segregantes; 3) variância genética epistática, que resulta da interação inter-alélica de dois ou mais locos segregantes e que é divisível em aditiva x aditiva, aditiva x dominante e dominante x dominante, para dois locos e em aditiva x aditiva x aditiva, etc, para três ou mais locos; 4) interação genótipo x ambiente que deve ser dividida em efeitos aditivos e não aditivos por ambiente e 5) correlações genotípicas entre caracteres quantitativos de importância para a cultura em particular (GARDNER, 1963).

Para estimar as variâncias genéticas, assume-se um modelo genético limitado. O modelo é restrito, de tal forma que o número de componentes de variância genéticas é, no mínimo, tão pequeno quanto o número de estimativas das covariâncias distintas dos parentais (COCKERHAN, 1963). Outro método é a utilização de funções estimativas que contenham a maioria da variância aditiva ou a maioria dominante ou toda a variância epistática, sendo o objetivo primário, a obtenção da quantidade relativa destas variâncias. A quebra da variância genética em componentes aditivos, dominantes e epistáticos é, geralmente, suficiente para a maior parte dos objetivos almejados pelo melhorista de plantas (COCKERHAN, 1963).

A obtenção de estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos (herdabilidade, correlações genéticas e fenotípicas e ganhos esperados com a seleção), têm importância muito grande em programas de melhoramento genético, pois possibilitam a tomada de decisões relacionadas: (1) à escolha do método mais apropriado; (2) aos caracteres que devem ser selecionados em etapas iniciais e avançadas de um programa de melhoramento e (3) ao peso atribuído a cada caráter, separadamente ou em conjunto (CRUZ, 2005).

### **2.1.2.2 Aspectos quantitativos e ação gênica**

O estudo e o conhecimento dos caracteres quantitativos representam o interesse primário para o melhorista de plantas. Os caracteres quantitativos têm sido estudados desde o início dos estudos genéticos com soja, visando delinear métodos mais eficientes de melhoramento.

Para a implantação de um programa de melhoramento, o melhorista deve conhecer a genética da espécie a ser trabalhada, bem como as potencialidades genéticas do material a partir do qual efetuará o melhoramento. Em soja, vários estudos genéticos dos caracteres agronômicos têm sido realizados, com vistas à obtenção de subsídios para a aplicação de estratégias eficientes de seleção.

Em estudos genéticos com soja, particularmente para a ação gênica, têm sido usados diferentes metodologias e materiais com diferentes níveis de homozigose. Para a maior parte dos caracteres tem sido verificado que um modelo aditivo-dominante é suficiente para explicar a variação, e uma predominância da variância genética aditiva. Esse é um dado muito importante para o melhoramento: primeiro, porque a média dos caracteres pouco se altera de uma geração para a outra; segundo, porque a variância genética aditiva é a responsável pela resposta à seleção; e terceiro, porque permite a realização de testes precoces, possibilitando a seleção em vários níveis de endogamia (BRIM e COCKERHAM, 1961).

Brim e Cockerham (1961) através da covariância entre gerações, estudaram a genética de nove caracteres de soja, entre os quais a produtividade. Com base em progênies  $F_3$ ,  $F_4$  e  $F_5$  dos cruzamentos N 48-4860 x Lee e Roanoke x Lee, os autores avaliaram o ajustamento de seis modelos genotípicos: (1) aditivo; (2) dominante; (3) epistático aditivo x aditivo; (4) aditivo e dominante; (5) aditivo e epistático aditivo x aditivo e (6) aditivo, dominante e epistático aditivo x aditivo. Com exceção do modelo (2), todos apresentaram altos coeficientes de determinação. Os resultados mostraram que os efeitos aditivos foram notoriamente mais importantes para todos os nove caracteres. Os autores mencionaram ainda, que esses resultados fortalecem a hipótese de que a dominância tem sido de pouca significância evolutiva e é de pequena importância para espécies autógamas. Relataram também que a completa ausência de efeitos gênicos de dominância é improvável, mas que os mesmos são de pequena magnitude comparados aos efeitos aditivos, e que essa mesma conclusão pode ser tirada em relação aos efeitos epistáticos aditivos x aditivos.

Hanson e Weber (1961, 1962), a partir de linhas homozigóticas obtidas de plantas  $F_2$  do cruzamento Adams x Howkeye, usaram a covariância entre gerações para fazer a partição da variabilidade genética nos componentes aditivos e epistáticos

aditivo x aditivo. Neste caso, como se admite que todos os locos estão em homozigose, não são inclusas a variância devido à dominância e a variância devido aos efeitos epistáticos que envolvem dominância. Conseqüentemente, a variância genética compreende apenas as variâncias genética aditiva e epistática aditiva x aditiva. Para os caracteres estudados, com exceção da produtividade de grãos e da porcentagem de óleo, a variância aditiva foi superior à variância epistática. Existe uma evidência real de epistasia obtida para porcentagem de óleo, havendo também indicação que a epistasia pode ser uma fonte de variabilidade genética para produtividade. A razão entre a variância epistática aditiva x aditiva e a variância genética aditiva para produtividade, dias para maturação e porcentagem de óleo foram respectivamente de 0,70; 0,19 e 0,52.

Hanson et al. (1967), a partir da covariância e usando linhagens homozigóticas obtidas de um dialelo 8 x 8 após dois ciclos sucessivos de intercruzamentos, fizeram a partição da variância genética em aditiva e epistática aditiva x aditiva. Para a maior parte dos caracteres estudados, houve predominância da variância aditiva. A variabilidade epistática aditiva x aditiva foi responsável por mais de 50% da variância genética total para os caracteres produtividade de grãos, dias para maturação e porcentagem de óleo; para os caracteres acamamento e altura de plantas, ela representou cerca de 20% da variância genética total.

Camacho (1971) obteve predominância da variância genética dominante para os caracteres altura de planta no florescimento e na maturação, com as gerações  $F_3$  e  $F_4$ .

St-Martin (1981) discutiu a importância da epistasia no melhoramento de soja considerando: a) seleção de linhagens; b) cruzamento multiparental seguido de intercruzamento e c) seleção recorrente. É importante frisar que essa discussão é válida também para outras plantas autógamas. Segundo o mesmo autor, para seleção entre linhagens selecionadas ao acaso de uma população em equilíbrio de ligação, o valor genético das linhagens pode ser ajustado para o modelo  $G = u + A + AA$ , onde  $u$  é a média da população,  $A$  e  $AA$  representam os desvios associados aos efeitos gênicos aditivos e epistáticos aditivo x aditivo, respectivamente. Desse modo, a variância genética ( $\sigma_G^2$ ) entre linhagens pode ser decomposta em  $\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_{AA}^2$ , onde ( $\sigma_A^2$ ) é a variância genética aditiva e ( $\sigma_{AA}^2$ ) a variância genética epistática aditiva x aditiva.



Portanto, partindo do pressuposto de que o coeficiente de regressão ( $b$ ) entre as progênes e o valor genético médio dos parentais neste caso é  $b = 1 - 1/2K$  e que  $K = \sigma_{AA}^2 / \sigma_G^2$  corresponde à parte da variância genética atribuída à epistasia, verifica-se que quanto maior o valor de  $K$ , menor será o de  $b$ , e por conseguinte, as progênes apresentarão um valor menor do que o esperado com base no diferencial de seleção empregado nos parentais. Por exemplo, considerando  $K = 0,70$  e duas linhagens produzindo 10% acima da média da população, o valor real esperado será de apenas 6,5% e não 10% acima da média da população. Em termos qualitativos, a seleção entre linhagens homozigóticas atua sobre ambos os componentes aditivo e epistático; entretanto, enquanto o componente aditivo está associado aos efeitos dos alelos, o componente epistático é decorrente de combinações inter-alélicas. Estas combinações estão sujeitas a quebras e redistribuição ao acaso, não sendo necessariamente transmitidas de maneira intacta.

St-Martin (1981) estendeu esse mesmo raciocínio para cruzamentos multiparentais seguido de intercruzamento, afirmando que o número de gerações de intercruzamentos não tem efeito na depressão do rendimento, exceto quando os locos epistáticos estão ligados. No caso da seleção recorrente, o ganho genético esperado ( $\Delta G$ ) por ciclo é  $\Delta G = 1/2[i(1+I)\sigma_A^2 / \sigma_p]$  onde  $i$  é o diferencial de seleção estandardizado,  $I$  é o coeficiente de endogamia dos parentais e  $\sigma_p$  é o desvio padrão fenotípico com base na média das famílias. O autor chamou a atenção para o fato de que a epistasia contribui para o denominador, mas não para o numerador. Desse modo, se a epistasia for um componente importante, a estimativa de ganho genético baseada na suposição de que toda a variância genética é aditiva, poderá ser imprecisa.

O fato é que a existência da variância genética epistática do tipo aditivo x aditivo em níveis significativos, altera as estratégias de seleção, a qual deve ser feita de modo a preservar essas interações. Hanson e Weber (1962) afirmaram que a variância epistática envolvendo efeitos aditivos em autógamias deve ser usada na predição do ganho genético dentro de uma população de linhagens homozigotas. Esses autores afirmaram ainda, que a razão da superioridade de um genótipo não é importante, desde que esse genótipo possa ser mantido.

## **2.1.3 Epistasia**

### **2.1.3.1 Definições de epistasia**

#### **2.1.3.1.1 Epistasia mendeliana**

Bateson et al. (1902) observaram segregação fenotípica não mendeliana para a forma da crista em galinha. Em estudos iniciais, pesquisadores (LINDSEY, 1932; SINNOTT; DUNN, 1932), aplicaram o termo epistasia a casos nos quais um loco completamente mascara ou reduz a expressão de outro (BATESON, 1909). Desde 1930, mendelianos têm descrito e classificado uma série de segregações, como os casos clássicos de interação digênica de genes. Eles incluem epistasia dominante (com uma segregação de 12:3:1), epistasia recessiva (9:3:4), genes dominantes duplicados (15:1) e genes recessivos duplicados (9:7).

#### **2.1.3.1.2 Epistasia estatística**

Na aplicação da análise de variância ao seu modelo aditivo-dominante de genética quantitativa, Fisher (1918) notou que as interações não alélicas podem causar diferenças entre os valores fenotípicos observados e aqueles preditos, como a soma dos efeitos aditivos e dominantes no loco envolvido. Ele chamou essas diferenças de desvios epistáticos e esse tipo de interação não alélica de “epistasi”. O termo “epistasi” foi mais tarde substituído por epistasia. Conseqüentemente, o termo epistasia tem sido usado tanto no sentido mendeliano quanto no sentido fisheriano (PHILLIPS, 1998).

Fisher e colaboradores consideraram a interação não-alélica um fenômeno raro e freqüentemente desconsideraram essa interação em seus modelos genético-quantitativos. No entanto, Cockerham (1954) seguiu o método de Fisher e desmembrou a variância genética em componentes aditivos, dominantes e epistáticos e depois,

desmembrou a variância epistática em componentes representando interações entre locos homozigóticos, entre locos homozigóticos e heterozigóticos e entre locos heterozigóticos.

### 2.1.3.1.3 Epistasia na biometria

Até o final da década de 40, os estudos biométricos consideravam a epistasia ausente ou desprezível nos parâmetros de genética quantitativa. O interesse foi despertado quando a teoria biométrica indicou que a falha na consideração da epistasia poderia resultar em estimativas falsas dos componentes de variância genética aditiva e dominante (COMSTOCK; ROBINSON, 1948).

Para obter modelos genéticos considerando a presença de efeitos epistáticos, alguns parâmetros genéticos foram introduzidos nos modelos existentes para descrever diferenças nos fenótipos associados com genótipos de dois locos (MATHER; JINKS, 1982). Essa parametrização foi feita mais de uma vez (e foi acompanhada pelo desenvolvimento de vários métodos para detectar e medir epistasia), resultando em vários conjuntos de notações ou sistemas métricos. Por exemplo, Hayman e Mather (1955) descreveram o fenótipo do genótipo AABB como " $d_a + d_b + i_{ab} - \frac{1}{2} j_{a/b} - j_{b/a} + \frac{1}{2} l_{ab}$ ", enquanto Smith e Robson (1959) descreveram como " $d_a + d_b + i_{ab}$ ". Mesmo quando símbolos iguais ou semelhantes são usados nas medidas, os parâmetros que eles representam são, geralmente, definidos de forma diferente.

Em uma comparação, Vand der Veen (1959) agrupou os sistemas métricos em dois tipos principais: o sistema métrico das linhagens puras e o sistema métrico da  $F_2$ , cada um dos quais tem sido produzido independentemente em várias publicações. O autor demonstrou como traduzir os sistemas métricos: cada parâmetro do sistema métrico pode ser representado como uma função de parâmetros originais à medida que será traduzida. Este autor enfatizou ainda, que as definições dos parâmetros dependem apenas do sistema métrico e não das relativas freqüências dos genótipos e que nenhum sistema métrico fornece mais informação sobre a ação gênica ou interação que outro.

O uso de sistema métrico para quantificar a epistasia é estendido tanto à epistasia mendeliana quanto à estatística. A ligação do sistema métrico com epistasia mendeliana é possível porque os parâmetros genéticos de um sistema métrico podem ser restritos em sinal e magnitude para permitir a descrição dos valores fenotípicos correspondendo ao loco epistático. Por ora, isso permite a descrição quantitativa dos fenótipos e também, o estudo teórico dos efeitos da epistasia mendeliana clássica no fenômeno da genética de populações. Por exemplo, Mather (1967) estudou os efeitos de epistasia clássica duplicada ou complementar na variância da população sob aumento de gerações e diferentes sistemas de acasalamento.

A ligação do sistema métrico com a epistasia estatística é possível porque os parâmetros genéticos de um sistema métrico podem ser usados para expressar os parâmetros do modelo estatístico que corresponde ao efeito da interação. Por ora, faz-se com que o fenótipo de um indivíduo seja uma função dos efeitos genéticos escritos no modelo estatístico  $Y_{ijm} = u + a_i + a_j + \Psi_{ij} + \gamma_{ijm}$ , em que  $Y_{ijm}$  é o valor dos  $m$  indivíduos com genótipo digênico no loco marcador  $i$  e  $j$ ,  $a_i$  e  $a_j$  correspondem aos principais efeitos associados com os locos  $i$  e  $j$ , respectivamente,  $\Psi_{ij}$  é o efeito originado das interações entre alelos no loco  $i$  e  $j$ , e  $\gamma_{ijm}$  é o efeito residual, incluindo o efeito genético não explicado pelos dois locos no modelo, mais o erro experimental. Reescrevendo nos parâmetros de Mather e Jinks (1982), os efeitos de interação associados com os genótipos, presentes na população de linhagens duplo-haplóides ou recombinantes com alelos contrastantes (chamados 1 ou 2) no loco  $i$  e  $j$  são:  $(i, j = \frac{1}{2})$ ,  $E(\Psi_{11}) = E(\Psi_{22}) = i_{ab}$ ;  $E(\Psi_{12}) = E(\Psi_{21}) = i_{ab}$ .

#### 2.1.3.1.4 Detecção da epistasia estatística

Métodos para testar a presença de epistasia têm sido desenvolvidos e aplicados. Esses métodos podem ser agrupados em duas categorias (YERMANOS; ALLARD, 1961). Na primeira categoria, os métodos fornecem uma indicação da importância da epistasia para caracteres de interesse na população particular em estudo. Os métodos nesta categoria são conceitualmente simples, não requerem experimentos grandes e seus resultados podem servir como base para planejar experimentos maiores.

Exemplos incluem o método desenvolvido por Horner et al. (1955) e o método desenvolvido por Bauman (1959).

Na segunda categoria, encontram-se os métodos que detectam epistasia e estimam parâmetros epistáticos. Esses métodos requerem experimentos grandes e usam observações, médias ou covariâncias observadas na população dos parentes obtidos através de cruzamentos controlados. Exemplos incluem o delineamento TTC (KEARSEY; JINKS 1968; JINKS, PERKINS; BREESE, 1969) e a análise dialélica que se baseia na análise de médias, fornecendo informações limitadas porque os componentes epistáticos positivos e negativos podem cancelar um ao outro. Análises de funções de segunda ordem (variâncias e/ou covariâncias) devem ser superiores às análises de médias, mas podem requerer experimentos não remanejáveis para minimizar os grandes erros experimentais das funções de segunda ordem (YERMANOS; ALLARD, 1961).

#### **2.1.3.1.5 Epistasia fisiológica**

Epistasia estatística é um “fenômeno populacional” (com variâncias dependendo dos parâmetros da população, tais como as frequências alélicas e o nível de endogamia). Em contraste, o recente conceito proposto de epistasia fisiológica (CHEVERUD; ROUTMAN, 1995) permite a detecção e mensuração da epistasia, independentemente dos parâmetros populacionais e de sua contribuição ao componente de variância genética epistática. A epistasia fisiológica envolve uma parametrização da interação não alélica, quando a medição dos dados genotípicos de dois locos está disponível. Cheverud e Routman desenvolveram esse conceito em teoria (CHEVERUD; ROUTMAN, 1995) e demonstraram na prática (CHEVERUD; ROUTMAN, 1997), usando-o para examinar teoricamente, os efeitos da epistasia em níveis de variância genética aditiva durante o fenômeno de gargalo da população (1996).

Para a implementação da epistasia fisiológica, valores genotípicos multiloco são observados e usados para computar valores genotípicos não epistáticos. Os desvios dos valores genotípicos dos seus respectivos valores não epistáticos são então

chamados “valores epistáticos”. Usando a variância do erro de valores epistáticos individuais e testes t, uma hipótese é afirmada, na qual a existência de epistasia envolve um desvio dos valores epistáticos a partir do zero. Como esse teste para epistasia fisiológica não depende da contribuição da epistasia aos componentes particulares da variância genética, a epistasia fisiológica pode detectar tipos de epistasia que contribuem para os componentes das variâncias aditiva e/ou dominante, mas não para os componentes de variância epistática. Esses tipos de epistasia não são detectáveis usando a epistasia estatística.

### **2.1.3.2 Epistasia na variação dos caracteres quantitativos**

Essa seção apresenta idéias sobre a ocorrência, papel e importância das interações não-alélicas como um componente da variação genética dos caracteres quantitativos. Argumentos a favor e contra a epistasia têm sido produzidos para uma perspectiva teórica baseada em evidências experimentais.

#### **2.1.3.2.1 Perspectiva teórica**

O ponto de partida clássico na discussão das bases genéticas da variação continua sendo o modelo poligênico. Nesse modelo, é assumido que um caráter quantitativo é controlado por numerosos genes com efeitos aditivos pequenos (FALCONER; MACKAY, 1996). Então, o modelo poligênico ignora a epistasia e não fornece qualquer evidência a favor ou contra a sua ocorrência. Na prática, o modelo aditivo (ou poligênico) mostra performance satisfatória em estudos de melhoramento animal e vegetal (OMHOLT et al., 2000). Assim, com o uso corrente do modelo poligênico, os pesquisadores tiveram a falsa impressão que a epistasia é ausente e/ou desprezível (THOMPSON, 1975).

Em contraste, a epistasia tem sido o componente central de vários modelos de biologia evolutiva, por exemplo, a teoria de Wright (WRIGHT, 1978), a teoria da seleção estabilizadora (SCHMALHAUSEN, 1949). Wagner et al. (1998) afirmaram que a epistasia é de particular importância na modelagem da especiação genética, nas

conseqüências genéticas do efeito gargalo na população e na evolução da arquitetura genética do desenvolvimento. Recentemente, várias linhas de evidência têm fornecido suporte para a importância da epistasia. Cheverud e Routman (1996) usaram seu conceito de epistasia fisiológica para mostrar que certos tipos de epistasia mantêm e mesmo aumentam a variância genética aditiva quando uma população passa por um *efeito de gargalo*. Então, a epistasia possibilita uma resposta evolucionária depois de um evento de gargalo, aumentando as taxas de sobrevivência das espécies. Isso fornece, no mínimo, uma resposta parcial à questão: Como a variação genética pode ser mantida na natureza, mesmo com a ocorrência do efeito fundador (fator de aumento da heterozigosidade) e da variância genética aditiva. Merila e Sheldon (1999) sugeriram que a epistasia é mais importante para alguns caracteres do que para outros (sugestão parcialmente baseada na noção da performance dos caracteres, os quais são afetados por um grande número de locos, permitindo interações entre locos). Finalmente, Omholt et al. (2000) usaram análises analítica e numérica de uma rede regulatória de um diplóide com três locos para demonstrar que a interação interlocos pode resultar em padrões fenotípicos consistentes, enquanto a heterose pode ser devida a padrões de dominância ou sobredominância. A interação interloco, de acordo com sistemas regulatórios conhecidos, pode resultar em dominância genética e padrões de sobredominância, enquanto que a heterose pode ser devida aos efeitos de dominância ou sobredominância, mediada por interações dentro da mesma rede regulatória.

#### **2.1.3.2.2 Evidência experimental na epistasia estatística**

Seguindo a descoberta da epistasia mendeliana no início do século 20, duas observações foram contrastantes ao vasto conhecimento aditivo ou a teoria poligênica e essa divergência foi atribuída à epistasia. Ambas as observações envolviam progênies endogâmicas de cruzamentos de linhagens homozigotas: (1) cruzamentos de pais elite facilmente produziam linhagens homozigotas inferiores, mas raramente linhagens superiores como em um estudo de performance de linhagens em aveia (RASMUSSEN, 1933); (2) em *Brassica oleracea*, a depressão por endogamia desviou das expectativas baseadas na teoria de dominância da heterose (RASMUSSEN, 1932).

Além disso, na década de 50, o conceito da epistasia estatística começou a ser usada para detectar, estimar e decompor a variância epistática. Estudos preliminares primariamente focaram na prevalência da epistasia em materiais para melhoramento e em caracteres de interesse econômico. Quando estudos mais extensivos foram feitos para estimar os componentes de variância epistática em milho, a epistasia foi repetidamente considerada um elemento importante (MORENO-GONZALEZ; DUDLEY, 1981). Experimentos usando linhagens quase isogênicas para oito caracteres em cevada (FASOULAS; ALLARD, 1962) e nove caracteres em milho (RUSSELL; EBERHART, 1970) indicaram um papel mais importante da epistasia do que aqueles baseados em estudos preliminares dos mesmos caracteres, sem o uso de linhagens quase isogênicas. A diferença foi atribuída ao fato de que o uso de linhagens quase isogênicas permitiu a investigação dos efeitos somados sobre um limitado conjunto de regiões cromossômicas. Conseqüentemente, foi concluído que a epistasia pode ser muito mais comum do que até então imaginado. Hoje, grandes experimentos como os TTC original e suas modificações (KEARSEY; JINKS, 1968; JINKS; PERKINS e BREESE, 1969, JINKS; PERKINS, 1970; JINKS; VIRK, 1977), delineamentos dialélicos (HAYMAN, 1954; MARCHETTI et al., 2000) ou componentes de médias (MATHER; JINKS, 1982; TOLEDO et al., 1991; OLIVEIRA, 1994) permanecem em uso para detectar e estimar componentes estatísticos epistáticos. A epistasia é geralmente assumida e os experimentos são delineados para investigar a relativa quantidade de certos tipos de componentes de epistasia estatística para permitir a avaliação dos resultados sobre a escolha dos delineamentos nas estratégias de melhoramento de plantas.

#### **2.1.4 Cruzamento trialélico (TTC)**

A análise do cruzamento trialélico (TTC) originalmente foi desenvolvida por Kearsey e Jinks (1968) e corresponde a uma extensão do Delineamento Carolina do Norte (NC) III de Comstock e Robinson (1952). Eles afirmaram que a análise do TTC



fornece estimativas mais precisas de dominância, como também, um teste não ambíguo para epistasia.

As progênes para o TTC são desenvolvidas pelos cruzamentos de  $n$  plantas  $F_2$  ao acaso como machos e três testadores como fêmeas, formando três tipos de progênes TTC; as quais foram chamadas por Kearsey e Jinks (1968) como  $L_{1i}$ ,  $L_{2i}$  e  $L_{3i}$ ,  $i = 1$  a  $n$ . Testadores  $L_1$  e  $L_2$  são as linhagens parentais da população  $F_2$  e o testador  $L_3$  é a sua  $F_1$ . Entretanto, o experimento incluirá  $3n$  famílias, cada família sendo repetida por  $r$  blocos ou indivíduos em um delineamento completamente casualizado, como sugerido por Kearsey e Jinks (1968). O contraste  $C = (L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i})$  é usado para testar a presença de epistasia. O desvio 'C' poderá igualar à zero na ausência de epistasia e irá diferir de zero se a epistasia estiver presente.

Kearsey e Jinks (1968) também concluíram que, se a epistasia encontrada não é significativa, então é útil estimar os componentes de variância aditiva e de dominância. Neste caso, a variância das funções  $(L_{1i} + L_{2i})$  e  $(L_{1i} - L_{2i})$  é usada para estimar as variâncias genéticas aditiva e de dominância, respectivamente, como no Delineamento III original de Comstock e Robinson (1952). Jinks e Perkins (1970) comentaram que os componentes aditivos e de dominância estimados pelos procedimentos de Comstock e Robinson (1952) será viesado na presença de epistasia não detectada.

Uma análise alternativa desse delineamento foi proposta por Jinks e Perkins (1970). Esses autores usaram as três comparações ortogonais  $C_j$  ( $j = 1$  a  $3$ ) entre as três médias das famílias (chamados  $\bar{L}_{1i}$ ,  $\bar{L}_{2i}$  e  $\bar{L}_{3i}$   $i = 1$  a  $n$ ):  $C_1 = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} + \bar{L}_{3i}$  testando para componentes aditivos;  $C_2 = \bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i}$  testando para componente de dominância; e  $C_3 = \bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{L}_{3i}$  testando para o componente epistático.

Algumas similaridades desses testes com a análise original de Comstock e Robinson (1952) e a análise modificada de Kearsey e Jinks (1968), podem ser observadas. A variância de  $C_2$  sobre todos os  $n$  conjuntos de famílias derivadas são usadas para detectar e estimar o componente de variância de dominância, e o desvio quadrado do  $C_3$  resume sobre todos os  $n$  conjuntos que são usados para detectar um componente de variação epistática. A única diferença é que, para a análise proposta por Jinks e Perkins (1970), a variância de  $C_1$  sobre os  $n$  conjuntos é usada para

detectar e estimar o componente de variação aditiva, diferindo da estatística comparável baseada em  $(L_{1i} + L_{2i})$  para a análise do Delineamento III original.

Jinks e Perkins (1970) relatam duas vantagens da análise proposta: (1) todos os itens na análise são ortogonais e (2) na ausência de epistasia, as famílias  $L_{3i}$  são usadas para estimar os demais componentes de variação ao invés de serem descartadas.

Pooni e Jinks (1979), em um estudo teórico para prever a variância genética de linhagens ao acaso derivadas de uma população  $F_2$ , indicaram indícios de que as estimativas da variância genética usando  $F_1$  poderão ter um grande erro devido à grande variação causada pela segregação genética em  $F_1$  (oposto aos parentais). Eles afirmaram que uma estimativa de  $\sigma_A^2$  baseada apenas nos parentais do Delineamento NC III será mais confiável que as estimativas de Jinks e Perkins (1970), as quais sugeriram  $(L_{1i} + L_{2i} + L_{3i})$  para estimar a variância aditiva. Na ausência de epistasia,  $\sigma_A^2 = \frac{1}{8} \sum d_j^2$  (onde  $d_j$  é ao efeito aditivo no loco  $j$ ) é o mesmo de Comstock e Robinson (1952) quando a ausência de epistasia é assumida. Em um estudo simulatório, esses autores concluíram que as interferências aparecem para cada estimador na presença de interações não alélicas ou efeitos epistáticos.

Na maioria dos métodos utilizados para estimar os componentes da variância fenotípica, assume-se que as interações não-alélicas estejam ausentes, não se prevendo um teste válido para esta pressuposição. Além disso, as estimativas dos efeitos de dominância invariavelmente estão associadas a um erro padrão maior do que os componentes aditivos (KEARSEY; JINKS, 1968).

Para espécies de plantas autógamas, onde um único cruzamento produz uma ou poucas sementes e a autofecundação é fácil, o TTC pode ser substituído por famílias de progênies produzidas por autofecundação (KEARSEY; JINKS, 1968; POONI; JINKS; POONI, 1980). Comparando as análises do TTC normal com as suas famílias de progênies produzidas por autofecundação provenientes dos cruzamentos das cultivares 1 e 5 de *Nicotiana rustiana*, Pooni; Jinks e Pooni (1980) mostram que, na ausência de epistasia, o componente genético aditivo ( $\sigma_A^2$ ) será detectado e estimado com a mesma eficiência nos dois delineamentos e o componente genético dominante ( $\sigma_D^2$ )

será detectado e estimado com menor eficiência se comparado ao TTC normal (KEARSEY; JINKS, 1968).

O tamanho do experimento a ser conduzido para detectar epistasia em um TTC envolvendo indivíduos  $F_2$ , é influenciado pela herdabilidade, pelo coeficiente de grau de associação e pelo grau de dominância (POONI; JINKS, 1976). Quando estes mesmos autores compararam o TTC aplicado a dois delineamentos associados para a eficiência prática e teórica em detectar a variação epistática a um nível de significância de ( $P < 0,05$ ) e com base num tamanho experimental ótimo, estes concluem que: (1) a epistasia complementar requer um experimento TTC maior para sua detecção do que a epistasia duplicada e (2) as diferenças são mais evidentes para caracteres de baixa herdabilidade do que para caracteres de média ou alta herdabilidade.

Perkins e Jinks (1970) mostraram que, quando se usa o TTC é possível detectar interação não-alélica, sem confusão, mesmo quando a ligação e a interação genótipos x ambientes estão presentes.

Jinks (1978) mostra que o melhor método para avaliar os componentes de variação, a magnitude da direção de interação genótipos x ambientes e a ligação é o TTC de Kearsley e Jinks (1968) e a extensão de Jinks e Perkins (1970) e Perkins e Jinks (1970, 1971). Um teste para ligação independente da presença de epistasia e interação genótipos x ambientes foi descrito por Perkins e Jinks (1970). Este é baseado nas comparações entre as variâncias de famílias  $RC_1$ ,  $RC_2$  e  $F_2$ , derivadas de um cruzamento entre duas linhas puras  $L_1$  ( $F_2 \times P_1$ ),  $L_2$  ( $F_2 \times P_2$ ) e  $L_3$  ( $F_2 \times F_1$ ), de um  $F_2$  TTC. Na ausência de ligação, a média e a variância esperada para uma família  $RC_1$  e  $L_1$ ,  $RC_2$  e  $F_2$  e  $F_2$  e  $L_3$ , de um mesmo cruzamento inicial, são idênticas (JINKS; PERKINS, 1969; PERKINS; JINKS, 1970; MATHER; JINKS, 1982). Na presença de ligação, a esperança da variância não é a mesma. Entretanto, a esperança da média ainda é a mesma, a menos que a ligação ocorra entre pares de genes que também estão exibindo interação não-alélica (JINKS; PERKINS, 1969; JINKS, 1978).

Pooni; Jinks e Jayasekara (1978), trabalhando com dados de linhas puras e dois grupos de TTC dos genótipos  $V_1 \times V_2$  e  $V_2 \times V_{12}$  de *Nicotiana rustica*, detectaram que, em ambos os cruzamentos, a interação microambientes envolve principalmente o componente genético aditivo. Para algumas características, existem evidências de

segregação independente de genes controlando a sensibilidade ambiental.

Numa comparação feita entre o NC III e o TTC, Jinks e Perkins (1970) mostraram que esses delineamentos fornecem oportunidade única para fazer comparações em diferentes ambientes, porque, ao contrário das estimativas obtidas por outros delineamentos, estes não estão correlacionados e apresentam erro de amostragem similar ou idêntico. Os autores também mostram que o componente de variação aditivo e a interação genótipos x ambientes são grandes fontes de variação.

Sunil e Singh (2003; 2004) trabalharam com *Brassica juncea*, utilizando o TTC de Kearsey e Jinks (1968), e detectaram efeitos significativos para as estimativas da variância aditiva, dominante e epistática para os seguintes caracteres: diferentes estágios de crescimento, altura da planta e rendimento de sementes. Eles também observaram que a epistasia do tipo (j + l) foi mais importante que a epistasia do tipo i, e observaram também que a epistasia do tipo (j + l) foi relativamente mais sensível na mudança de ambiente do que a epistasia do tipo i.

Ketata et al. (1976) usou o método proposto por Perkins e Jinks (1970) para avaliar um conjunto de cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L. em Thell). A epistasia afetou a expressão dos grãos por espiguetas e o rendimento de grãos. Singh e Singh (1976) estudaram dois cruzamentos em trigo e observaram efeitos significativos na epistasia do tipo [i] para grãos/espiguetas, o rendimento de grãos em ambos os cruzamentos, a altura de planta e o comprimento da espiga em um cruzamento. Ambos os cruzamentos também foram significativos para os tipos de epistasia [j] e [l].

Ainda com trigo, Singh e Singh (1976) verificaram que o componente devido à epistasia foi importante para altura de planta, comprimento de espiga, número de espiguetas por espiga, número de grãos por espiga e produção por planta. Porém, Nanda et al. (1982), utilizando diferentes parentais e avaliando as mesmas características, não verificaram a presença de epistasia. Ainda com trigo, Nanda et al. (1989) observaram a existência de epistasia aditiva x aditiva para produção, número de grãos por espiga e índice de colheita.

Avaliando 20 famílias  $F_7$  com a geração  $F_2$  do mesmo cruzamento, em ervilha, Virk et al. (1986), verificaram que o componente devido à epistasia não foi importante para explicar os resultados e que, para isso, o componente devido à dominância foi

fundamental. Singh et al. (1987), trabalhando com arroz, observaram que o componente aditivo foi mais importante que o componente dominante, e também que existem efeitos significativos do componente epistático para a maioria dos caracteres estudados.

Em arroz, Subbaraman e Rangasamy (1989), verificaram a presença da epistasia para a maioria dos caracteres estudados, exceto peso de 100 grãos, para o qual, também, não ocorreu presença de epistasia dos tipos i, j e l. Porém, esses efeitos podem estar confundidos com efeitos ambientais, pois a análise foi realizada apenas em um local e uma safra.

Em milho, os melhoristas vêm obtendo sucesso explorando a heterose do híbrido em cruzamentos de linhas puras, nos quais os efeitos epistáticos podem contribuir para a expressão da heterose. Para testar esta hipótese, Wolf e Hallauer (1997) realizaram o cruzamento das linhagens B73 x Mo17, obtendo  $F_1$  e  $F_2$ , e utilizaram o TTC entre a  $F_2$ , os genitores e o  $F_1$ . Verificaram que os efeitos epistáticos foram significativos para comprimento de espiga, número de fileiras de grãos na espiga, altura de espiga e florescimento, e que a presença da epistasia pode ter contribuído para a manifestação da heterose. Utilizando esta mesma metodologia, Eta-Ndu e Openshaw (1999) obtiveram resultados semelhantes para produção.

A epistasia afetou o comportamento de 8 em 11 características estudadas em amendoim por Upadhyaya e Nigam (1998, 1999), e houve maior interação entre epistasia e ambientes do que destes com efeitos aditivos e de dominância. Entre estas características estão o conteúdo e qualidade de óleo, sempre utilizados em programas de melhoramento desta cultura. Assim, os autores sugerem que a presença de epistasia seja considerada na escolha do método de melhoramento.

Khattak et al. (2001 e 2002) utilizaram uma modificação do método proposto por Kearsey e Jinks (1968). Eles cruzaram as gerações parentais e a  $F_1$  com 9 variedades de *Vigna radiata* e verificaram que, com a partição da epistasia total, a interação aditiva x aditiva (tipo i) foi importante para número de sementes por vagem, número de vagens por planta, altura de planta em vários estádios do desenvolvimento da cultura, enquanto

que para as características ligadas à maturação dos frutos e precocidade, os efeitos das interações aditiva x dominante e dominante x dominante foram mais importantes.

Comparando as predições que podem ser feitas usando um  $F_2$  TTC com as famílias  $F_3$  de um cruzamento entre as variedades 2 e 12 de *Nicotiana rustica*, com amostras aleatórias das respectivas progênies  $F_7$ , Jinks e Pooni (1980) concluíram que não existe diferença entre as predições baseadas no TTC e famílias  $F_3$  para altura de planta. Para o tempo de florescimento houve diferença. Porém, esta foi devida ao uso de apenas duas épocas de semeadura. Concluíram também que o uso de mais ambientes para prever resultados serviria apenas para reforçar o uso de progênies  $F_3$  sobre o TTC.

Conclusão similar foi apresentada por Wener et al. (1986), mostrando que as estimativas dos componentes de variância aditiva foram idênticos quando detectadas tanto de gerações  $F_3$  quando do TTC e que não existe nenhuma indicação de que as estimativas de  $F_3$  sejam inflacionadas por confundimento de variância dominante.

#### **2.1.4.1 Cruzamento trialélico modificado de Jinks; Perkins e Breese (1969)**

No cruzamento trialélico modificado, um grupo de linhagens de uma população é cruzado com dois testadores ( $L_1$  e  $L_2$ ) que são linhagens homozigóticas e divergentes. As progênies do  $i$ -ésimo genótipo são denominadas  $L_{1i}$  e  $L_{2i}$ , respectivamente.

São poucos os trabalhos na literatura que mostram a utilização do método de análise de cruzamento trialélico modificado de Jinks; Perkins e Breese (1969). Singh; Ganesh e Saivastava (1997) trabalharam com ervilha e avaliaram sete caracteres de interesse agrônômico, detectando epistasia significativa em todos os caracteres. As estimativas dos componentes aditivos e dominantes foram altamente significativas para todos os caracteres avaliados, exceto para comprimento da vagem, o qual só foi significativo para a dominância. Em geral, as magnitudes da variância aditiva foram maiores que a variância de dominância para maioria dos caracteres. A presença dos alelos comuns nos testadores aumentou a magnitude do componente aditivo. O elemento direcional "F" foi estimado a partir da covariância da soma ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ ) e diferença ( $\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i}$ ) e sua significância foi testada indiretamente como a correlação "r"

da soma e diferença. O elemento direcional “F” foi importante e significativo para dias no florescimento, altura de plantas, número de vagens por planta, peso das sementes e produção de grãos por planta. Estes resultados revelaram a natureza da dominância, sugerindo que os genes que aumentam os efeitos foram predominantes para a maioria destes caracteres estudados. Foi observada dominância parcial para a maioria dos caracteres.

Panda e Singh (2000) utilizaram dois testadores e 20 linhagens de quiabo (*Abelmoschus esculentus* L), visando avaliar dez caracteres quantitativos. Os autores detectaram efeitos epistáticos em todos os caracteres avaliados e nas épocas do verão e chuvosa, exceto para o comprimento da vagem na época do verão. A variância da soma ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ ) foi importante para todos os caracteres estudados durante a estação de verão e chuvosa, exceto para circunferência da vagem. Semelhantemente, a variância da diferença ( $\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i}$ ) foi importante para todos os caracteres em ambas as estações, exceto para dias para aparecimento das primeiras flores, altura da planta, comprimento da vagem na estação verão e peso de 1 mil sementes na estação chuvosa. As estimativas dos componentes aditivos da variância genética foram altamente significativas para dias para aparecimento das primeiras flores durante ambas as estações, enquanto a variância de dominância foi significativa em ambas as estações. As estimativas do elemento direcional F foram positivas e não foram significativas para os caracteres avaliados em ambas as estações.

Chandel et al. (1996) avaliaram cinco caracteres qualitativos de cenoura: total de sólidos solúveis, dias para maturação, conteúdo de ácido ascórbico, quantidade de beta caroteno e açúcar total. Para este estudo, os autores utilizaram 10 linhagens e dois testadores da Ásia e da Europa. A epistasia foi detectada para todas as características avaliadas, sendo os efeitos aditivos mais pronunciados para o total de sólidos solúveis. Ambas as variações genética aditiva e não-aditiva foram significativas para dias para maturação, beta caroteno e açúcar total. As interações do tipo aditivo x dominante e dominante x dominante foram comuns no conteúdo de ácido ascórbico.

Ram; Kalloo e Major-Singh (2000) trabalharam com *Momordica charantia* e detectaram a presença de epistasia para os caracteres altura de planta, comprimento do fruto, diâmetro do fruto, peso do fruto e rendimento por planta. As análises de

variância para soma e diferença foram significativas para todos os caracteres avaliados, indicando a importância dos componentes de variação aditiva e dominante para todos os caracteres avaliados. Em geral, observaram que os componentes aditivos foram mais importantes que os componentes dominantes para a maioria dos caracteres. O componente direcional F foi positivo e significativo para a maioria dos caracteres em estudo.

Rao et al. (2004) trabalhando com girassol, observaram que os componentes aditivo e dominante foram significativos para todos os caracteres avaliados, exceto para dias para maturação e altura da planta, enquanto o componente epistático foi significativo para todos os caracteres. Também, Wandhare et al. (2003), trabalhando com cinco características agrônomicas do girassol, observaram que a epistasia desempenha um importante papel na expressão desses caracteres agrônomicos.

Ahmad et al. (1985) trabalhando com arroz nas Filipinas, realizaram dois experimentos onde avaliaram 11 caracteres. Observou-se que a epistasia não afetou nenhuma característica nos dois experimentos, enquanto a ação gênica aditiva foi predominante em ambos, para todas as características. A ação gênica dominante foi observada para dias para maturação, altura da planta, comprimento das panículas, número de perfilho e peso da palha no experimento 1. No experimento 2, a ação gênica dominante não foi observada para peso da palha e número de perfilho, mostrando uma interação com ambientes. Contradizendo o trabalho acima, Verma; Katoch e Kaushik (1994), observaram que a epistasia foi importante e significativa para vários caracteres avaliados na cultura do arroz.

Singh; Singh e Singh (1998), com objetivo de avaliar a contribuição dos diferentes parâmetros genéticos controlando a herança dos caracteres em tomate (*Lycopersicon esculentum* Miller), utilizaram quinze linhagens e dois testadores ( $L_{1i}$  e  $L_{2i}$ ). O delineamento foi o de blocos ao acaso com três repetições e foram avaliados dez caracteres quantitativos (altura das plantas, números de galhos por planta, dias para o florescimento, número de flores por grupo, número de frutos por grupo, porcentagem do conjunto de frutos, número de frutos por planta, tamanho dos frutos, peso dos frutos e produtividade por planta). A epistasia foi importante para todos os caracteres exceto para altura das plantas, números de galhos por planta, porcentagem do conjunto de



frutos e número de frutos por planta. Na análise de variância para a soma ( $\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i}$ ), os resultados mostraram-se significativos para todos os caracteres avaliados exceto para número de galhos por planta, porcentagem do conjunto de frutos e número de frutos por planta. Já para análise de variância da diferença ( $\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i}$ ), os resultados só não foram significativos para os caracteres altura das plantas, números de galhos por planta, porcentagem do conjunto de frutos e número de frutos por planta. As estimativas dos componentes da variância aditiva e dominante foram significativas para todos os caracteres, exceto para números de galhos por planta, porcentagem do conjunto de frutos e número de frutos por planta. A variância aditiva só não foi significativa para a altura da planta. Resultados semelhantes também foram relatados para a maioria dos caracteres em um cruzamento trialélico em ervilha (SINGH et al., 1986; 1987). O grau de dominância indicou que a maioria dos caracteres estudados é controlada predominantemente pelos efeitos aditivos.

Singh; Khairwal e Singh (1990), com o objetivo de detectar a epistasia e estimar os componentes da variação aditiva e dominante em milheto (*Pennisetum typhoides*), utilizaram dois métodos de cruzamento trialélico (TTC), um simplificado de Jinks e Perkins (1970) e outro modificado de Jinks; Perkins e Breese (1969). Dezoito linhagens foram utilizadas para desenvolver as 48 famílias do cruzamento trialélico, os dois testadores ( $L_{1i}$  e  $L_{2i}$ ) e um  $F_1$  entre eles ( $L_{3i}$ ). A epistasia foi altamente significativa para todos os caracteres avaliados nos dois métodos e, portanto, constitui um importante componente da variância genética para todos os caracteres em milheto. Resultados semelhantes também foram encontrados por Girgla; Plul; Virk (1988). As variâncias devido à soma e diferença, as quais estimam a variância genética aditiva e dominante respectivamente, foram altamente significativas para todos os caracteres. Embora as estimativas dos componentes das variâncias aditiva e dominante estejam presentes, seus dados são viesados devido à presença da epistasia. Os valores altamente significativos para todos os caracteres indicam que esses três tipos de efeitos gênicos (aditivo, dominante e epistático) foram importantes no controle dos diferentes caracteres. O grau médio de dominância indicou que o componente dominante foi relativamente mais importante que o componente aditivo para número de perfilho, produção de grãos e rendimento de matéria seca por planta. Já para outros caracteres,

o componente aditivo foi mais importante que o dominante para dias para o embonecamento, altura da planta e comprimento das espigas.

Verma, Katoch e Kaushik (1994) trabalharam com nove linhagens de arroz (*Oryza sativa* L.) e três testadores:  $L_1$ ,  $L_2$  e o  $F_1$  entre eles. Foram avaliados seis caracteres: produtividade de grãos por planta, comprimento da panícula, número de espiguetas por panícula, grãos por panícula, porcentagem da esterilidade das espiguetas e número de panículas efetivas por planta. Esses autores utilizaram dois métodos para avaliação dos dados: método I de Kearsey e Jinks (1968) e método II de Jinks; Perkins e Breese (1969). A epistasia foi significativa pelo método I para todos os caracteres, exceto para o número de grãos por panícula. Por outro lado, o teste para epistasia pelo método II foi significativo para todos os caracteres, exceto para o número de panículas efetivas por planta, indicando que estes dois métodos diferem sensivelmente na detecção da epistasia. Os resultados indicaram a importância de ambas as variâncias (aditiva e dominante) no controle de todos os caracteres estudados. Apenas para o número de grãos por panícula é possível obter estimativas não viesadas a partir dos efeitos dos locos comuns nos testadores. Estes resultados mostraram que o grau médio de dominância é viesado com os efeitos da interação não-alélica, os quais foram detectados para a maioria dos caracteres em ambos os métodos I e II.

Dhiman e Dawa (1999) elaboraram um experimento, com o objetivo de detectar a epistasia e estimar os componentes da variância genética aditiva e dominante na cultura do trigo (*Triticum aestivum* L. Thell). O experimento consistiu em 10 linhagens divergentes de trigo e três testadores: L 616, HD 2380 e seu  $F_1$ . Foram avaliados sete caracteres agrônômicos (produtividade de grãos, rendimento biológico por planta, peso de 100 sementes, grãos por espiguetas, comprimento da espiguetas, espiguetas por planta e espiguetas caídas por planta), utilizando-se dois métodos: o método I foi o de Kearsey e Jinks (1968) e o método II o de Jinks, Perkins e Breese (1969). Esses autores observaram que a epistasia para ambos os métodos foram significativos para os caracteres (rendimento biológico por planta, peso de 100 sementes, grãos por espiguetas e espiguetas caídas por planta), e isso pode causar um viés na estimativa da variância aditiva e dominante. Estes resultados estão de acordo com os autores Ketata

et al. (1976); Singh; Singh (1976) e Singh; Dahiya (1984). Os componentes aditivos e dominantes foram avaliados independentemente da significância da epistasia. Os autores observaram efeitos significativos para a soma ( $L_{1i} + L_{2i} + L_{3i}$ ) e para a diferença ( $L_{1i} - L_{2i}$ ) nos caracteres rendimento biológico por planta e grãos por espiguetas. Com isso, é observado que os valores destes caracteres não são viesados apenas para estes caracteres. Estes resultados estão de acordo com Singh; Singh (1978); Panwar; Chaudhary, (1995). A covariância das somas e diferenças (F) foi avaliada em todos os caracteres onde a variância de dominância estava presente e não foi observada nenhuma significância. Isto indica a presença de dominância bi-direcional para produtividade de grãos, rendimento biológico por planta, grãos por espiguetas e espiguetas por planta. Os autores concluíram que a epistasia tornou-se parte integrante da variância genética total para estes materiais em estudo, e seus resultados foram considerados importantes para a formulação de um programa de melhoramento de trigo.

Jinks; Perkins e Breese (1969) compararam sua modificação do TTC e o delineamento NC II, quanto à habilidade de fornecer estimativas genéticas não viesadas na presença de interação não-alélica e de diferentes frequências gênicas. Concluíram que as estimativas dos diferentes delineamentos eram diferencialmente viesadas. O viés mínimo foi observado para as estimativas obtidas do TTC modificado, onde os dois componentes aditivos e dominantes são igualmente viesados em todas as situações. No NC II os componentes aditivos e dominantes serão diferencialmente influenciados pelos diferentes modelos postulados. Estes resultados favorecem o uso de TTC modificado em lugar do NC II em trigo (VIRK; VERMA e AULAKH, 1984).

## **2.2 Material e Métodos**

### **2.2.1 Material Genético**

Os materiais utilizados neste trabalho compreendem dois testadores ( $L_1$  e  $L_2$ ) divergentes quanto à produção de grãos e 30 linhagens ( $P_i$ ). Oriundos do cruzamento entre os genitores PI 123439 e PI 239235.

### **2.2.2 Caracterização do Ambiente**

Os trabalhos experimentais foram realizados no município de Piracicaba-SP, que situa-se a 22° 42'30" de latitude sul, 47° 38'00" de longitude oeste e a uma altitude de 537 metros acima do nível do mar. Os experimentos foram conduzidos em solo tipo Latossolo Vermelho Escuro eutrófico de textura argilosa e relevo ondulado, situado na área do Departamento de Genética da ESALQ/USP

### **2.2.3 Execução Experimental**

#### **2.2.3.1 Obtenção de sementes $F_1$**

O programa de cruzamentos teve início na segunda quinzena de dezembro de 2002 com o plantio da primeira repetição dos parentais (testadores como fêmeas e linhagens como machos) em casa de vegetação, visando à obtenção dos híbridos  $F_1$ . Foram plantadas seis repetições dos parentais em vasos, contendo terra de boa qualidade e adubo orgânico. Cada repetição foi distanciada em uma semana, com a finalidade de sincronizar a época de florescimento dos diferentes genótipos a serem cruzados e de escalonar o trabalho a ser realizado.

Os cruzamentos foram realizados pela manhã e à tarde. Para realização do cruzamento, no parental feminino ( $L_1$  e  $L_2$ ), foram usados botões florais que deveriam abrir no dia seguinte, extraindo-se as pétalas com uma pinça de modo a expor o estigma, não se fazendo emasculação. No parental masculino ( $P_i$ ) colheram-se flores já abertas das quais se extraiu o estigma impregnado de pólen, o qual em seguida foi levemente friccionado sobre o estigma da flor do parental feminino, resultando na polinização controlada. Após essa etapa, foram feitas as anotações de identificação do cruzamento, localização relativa da flor na planta, número de flores polinizadas na inflorescência, data do cruzamento e nome da pessoa que efetuou o cruzamento, Foram obtidos 60 cruzamentos, isto é,  $L_1 \times P_i$  e  $L_2 \times P_i$ , onde  $i = 1, 2, \dots, 30$ . As vagens oriundas dos cruzamentos foram colhidas individualmente à medida que atingiam a maturidade.

A determinação do parental macho e do parental fêmea foi baseada no gene marcador, que permite a distinção entre cruzamentos efetivos e as autofecundações, no exame das plantas supostamente híbridas. O gene marcador utilizado para fazer a distinção entre híbridos e sementes oriundas de autofecundação foi o de cor de flor, a qual, na maioria dos cultivares, é roxa ou branca. Essa diferença é devida a um único par de genes, com roxa ( $W_1$ ) sendo dominante e branca ( $w_1$ ) recessiva (TAKAHASHI; FUKUYAMA, 1919, apud PIMENTEL, 1991).

### **2.2.3.2 Obtenção das sementes $F_2$**

No inverno de 2003 foi realizado o avanço da geração  $F_1$  em casa-de-vegetação, com controle das condições de luminosidade, temperatura e umidade, assegurando-se boa quantidade de sementes  $F_2$  por cruzamento. A decisão de adiantar uma geração em condições controladas foi tomada devido às baixas temperaturas apresentadas no inverno e pelo reduzido número de sementes  $F_1$  por cruzamento. Foi feito o controle do marcador fenotípico através da cor da flor, sendo confirmado os cruzamentos em  $F_2$ . As plantas  $F_1$ , nas quais o gene marcador do cruzamento não se expressou, foram descartadas.

As plantas  $F_1$  foram colhidas individualmente e com as sementes  $F_2$  obtidas, foi preparado o experimento para a coleta dos dados experimentais.

### **2.2.3.3 Delineamento e características dos experimentos**

#### **2.2.3.3.1 Experimento com as sementes $F_2$**

O preparo do solo constou de uma aração e duas gradagens. A abertura dos sulcos de plantio e a adubação adequada foram realizadas simultaneamente, com um implemento adaptado para tal finalidade.

O experimento com as sementes  $F_2$  foi instalado no campo na primeira quinzena de novembro de 2003. O delineamento experimental utilizado foi o de blocos ao acaso com 15 repetições e 96 tratamentos:  $L_1 \times 30P_i$ ;  $L_2 \times 30P_i$ ;  $30P_i$ ;  $L_1 \times L_2$ ;  $L_2 \times L_1$  (recíproco); linhagens  $L_1$  e  $L_2$  e duas testemunhas. A parcela experimental foi constituída por uma linha de dois metros, com espaçamento entre linhas de 0,50 m. Aos 25 dias pós-semeadura, foi realizado um desbaste para manter 35 plantas por parcela.

Durante os primeiros dias após a semeadura, houve necessidade da realização de irrigação através de aspersores suspensos, no sentido de evitar falhas na germinação. Sempre que necessário, foi realizada a irrigação do campo experimental.

Foram realizadas pulverizações, quando necessárias, para o controle de insetos mastigadores e sugadores, principalmente o percevejo verde (*Nezara viridula*) e a lagarta da soja (*Anticarsia gemmatalis*). Neste ano agrícola houve uma grande infestação da ferrugem asiática (*Phakopsora pachyhizi*), sendo necessário o uso de agrotóxicos para o seu controle.

#### **2.2.3.3.2 Experimento com as sementes $F_3$**

O experimento com as sementes  $F_3$  (sendo essas obtidas de um bulk da geração  $F_2$  do ano anterior), foi instalado no campo na segunda quinzena de novembro de 2004, utilizando-se o mesmo delineamento e práticas culturais do ano anterior.

#### 2.2.3.4 Caracteres avaliados

Foram avaliados os seguintes caracteres:

**DF** (número de dias para o florescimento): compreende o número de dias entre a data da sementeira e o início do florescimento (Estádio  $R_1$  da escala de FEHR; CAVINESS (1977));

**AF** (altura de planta no florescimento): medido em cm da base da planta, até o ápice da haste principal;

**DM** (número de dias para maturação): considerado desde a sementeira até o estágio onde aproximadamente 95% das vagens da planta atingem a maturação (Estádio  $R_8$  da escala de FEHR; CAVINESS (1977));

**AM** (altura da planta na maturação): medido em cm da base da planta até o ápice da haste principal;

**PG** (produção de grãos): produção em gramas de cada parcela, após a debulha em trilhadeira.

#### 2.2.4 Modelos Biométricos nas Estimativas dos Componentes Genéticos

Considerando-se dois locos com dois alelos, é possível obter quatro genótipos homocigóticos: BBCC, BBcc, bbCC e bbcc. Do cruzamento destes genótipos com duas linhagens contrastantes (BBCC e bbcc), tem-se os seguintes genótipos e valores genotípicos da (Tabela 1), conforme Jinks; Perkins e Breese (1969):

Seguindo ainda a metodologia de Jinks; Perkins e Breese (1969), na Tabela 2 estão apresentados os valores genotípicos para as seguintes combinações:  $(L_{1i} + L_{2i} - P_i)$ ,  $(L_{1i} + L_{2i})$  e  $(L_{1i} - L_{2i})$ .

Tabela 1 - Valores genotípicos relativos a dois locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração  $F_1$  de duas linhagens ( $P_i$ ) cruzadas com dois testadores ( $T_1$  e  $T_2$ )

Genótipos = $P_i$	Valores genotípicos	
	$P_i \times T_1$ (BBCC) = $L_{1i}$	$P_i \times T_2$ (bbcc) = $L_{2i}$
BBCC: m + $a_B$ + $a_C$	BBCC: m + $a_B$ + $a_C$	BbCc: m + $d_B$ + $d_C$
BBcc: m + $a_B$ - $a_C$	BbCc: m + $a_B$ + $d_C$	Bbcc: m + $d_B$ - $a_C$
bbCC: m - $a_B$ + $a_C$	BbCc: m + $d_B$ + $a_C$	bbCc: m - $a_B$ + $d_C$
bbcc: m - $a_B$ - $a_C$	BbCc: m + $d_B$ + $d_C$	bbcc: m - $a_B$ - $a_C$

Tabela 2 - Valores genotípicos da geração  $F_1$ , para as diferentes combinações de médias

Genótipos	$(L_{1i} + L_{2i} - P_i)$	$(L_{1i} + L_{2i})$	$(L_{1i} - L_{2i})$
BBCC	m + $d_B$ + $d_C$	$(2m + d_B + d_C) + (a_B + a_C)$	$(a_B + a_C) - (d_B + d_C)$
BBcc	m + $d_B$ + $d_C$	$(2m + d_B + d_C) + (a_B - a_C)$	$(a_B + a_C) - (d_B - d_C)$
BbCC	m + $d_B$ + $d_C$	$(2m + d_B + d_C) - (a_B - a_C)$	$(a_B + a_C) + (d_B - d_C)$
Bbcc	m + $d_B$ + $d_C$	$(2m + d_B + d_C) - (a_B + a_C)$	$(a_B + a_C) + (d_B + d_C)$

Através dos valores genotípicos da Tabela 2, é possível constatar que a esperança da variância genética para  $(L_{1i} + L_{2i} - P_i)$  é zero. Portanto, a ocorrência de variância entre os genótipos indica a ocorrência de epistasia. Adicionalmente, a variância para soma  $(L_{1i} + L_{2i})$  corresponde à variância genética aditiva, enquanto que a variância para diferença  $(L_{1i} - L_{2i})$  corresponde à variância genética dominante, na ausência de epistasia.

## 2.2.5 Análises Estatístico-Genéticas



As análises de variância segundo o delineamento em blocos ao acaso foram realizadas utilizando o programa SAS. Inicialmente, os dados foram explorados em uma análise gráfica dos resíduos, conforme metodologia adotada por Carbonell (1995) e Rocha (1998). Essa análise detecta a existência de valores discrepantes (*outliers*), que podem interferir na normalidade dos resíduos, afetando pressuposições importantes da análise de variância. Neste caso, os valores atípicos foram eliminados e considerados como dados perdidos.

Para a análise dos cruzamentos trialélicos modificados, foi utilizada a metodologia proposta por Jinks; Perkins e Breese (1969), com médias ajustadas. As análises têm duas partes: o teste para epistasia e a estimativa da variância genética aditiva e da variância genética dominante na ausência de epistasia. Entretanto, ao contrário do proposto por Jinks; Perkins e Breese (1969) foram utilizados dados da geração  $F_2$  e  $F_3$  devido ao maior número de sementes.

Inicialmente, os dados experimentais foram submetidos às análises de variância de acordo com o delineamento em blocos casualizados (Tabela 3), tanto para  $F_2$  como para  $F_3$ . De acordo com este delineamento, tem-se o seguinte esquema de análise de variância (VENCOVSKY; BARRIGA, 1992), utilizando-se o programa SAS:

Tabela 3 - Esquema da análise de variância com o respectivo teste F, tanto para  $F_2$  como para  $F_3$

FV	GL	QM	F
Repetições	(R-1)	$QM_R$	
Tratamentos	(T-1)	$QM_T$	$QM_T / QM_R$
Resíduo	(R-1) (T-1)	$QM_R$	

Em seguida, utilizando as médias ajustadas, foram feitas as seguintes combinações de médias:  $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - P_i)$ ,  $(\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i})$  e  $(\bar{L}_{1i} - \bar{L}_{2i})$ , onde  $i = 1, 2, \dots, 30$ , resultando, em 30 combinações de médias (Tabela 4). Com base nestas médias e utilizando a metodologia de Jinks; Perkins e Breese (1969) foram calculadas as

variâncias entre os tratamentos das três combinações de médias para a composição do quadro de análise de variância apresentado a seguir:

Tabela 4 - Esquema da análise de variância utilizando as médias ajustadas com os respectivos testes F

FV	GL	QM	F
Entre ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ )	29	QM <sub>1</sub>	F <sub>1</sub> : QM <sub>1</sub> /QM <sub>R</sub>
Entre ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	QM <sub>2</sub>	F <sub>2</sub> : QM <sub>2</sub> /QM <sub>R</sub>
Entre ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	QM <sub>3</sub>	F <sub>3</sub> : QM <sub>3</sub> /QM <sub>R</sub>
Resíduo	(R-1)(T-1)	QM <sub>R</sub>	

O primeiro teste ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ ) testa a ocorrência de epistasia e, portanto, sendo significativo, indica que o modelo aditivo-dominante somente não explica a variação genética do caráter. O segundo teste ( $L_{1i}+L_{2i}$ ) testa o efeito aditivo, enquanto que o terceiro ( $L_{1i}-L_{2i}$ ) testa o efeito de dominância. Conseqüentemente, na ausência de epistasia, podem-se estimar as variâncias genética aditiva e dominante, utilizando-se duas outras fontes de variação (Tabela 5). Neste caso, tem-se as seguintes esperanças matemáticas dos quadrados médios [E(QM)]:

Tabela 5 - Esquema da análise de variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios

FV	GL	QM	E(QM)
Entre ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	QM <sub>2</sub>	$\sigma^2 + 2R\sigma_s^2$
Entre ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	QM <sub>3</sub>	$\sigma^2 + 2R\sigma_d^2$
Resíduo	(R-1)(T-1)	QM <sub>R</sub>	$\sigma^2$

A partir do esquema anterior podem-se estimar os componentes da variância genética aditiva e dominante e o grau médio de dominância, isto é:

Variância da soma:

$$\hat{\sigma}_s^2 = \frac{QM_2 - QM_R}{2R}$$

Variância da diferença:

$$\hat{\sigma}_d^2 = \frac{QM_3 - QM_R}{2R}$$

Quando as avaliações são feitas na geração  $F_1$ , as estimativas das variâncias genéticas aditivas e dominantes são obtidas da seguinte maneira (JINKS; PERKINS; BREESE, 1969).

Variância genética aditiva:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 2\hat{\sigma}_s^2$$

Variância genética dominante:

$$\hat{\sigma}_D^2 = \hat{\sigma}_d^2$$

A partir das estimativas dos componentes da variância genética ( $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ ), pode-se então estimar o grau médio de dominância ( $g\hat{m}d$ ):

$$g\hat{m}d = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_A^2}}$$

## 2.3 Resultados e Discussão

### 2.3.1 Adaptação do método do TCC modificado para geração F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub>

Seguindo a metodologia de Jinks; Perkins e Breese (1969) (item 2.2.4), na Tabela 6 tem-se os quatro genótipos homozigóticos (BBCC, BBcc, bbCC e bbcc), bem como os genótipos resultantes de uma autofecundação (geração F<sub>2</sub>) do cruzamento das linhagens com os dois testadores (BBCC e bbcc), com os respectivos valores genotípicos, de acordo com um modelo aditivo-dominante. Na Tabela 7 são apresentados os valores das três fontes de variação: (L<sub>1i</sub>+L<sub>2i</sub>-P<sub>i</sub>), (L<sub>1i</sub>+L<sub>2i</sub>) e (L<sub>1i</sub>+L<sub>2i</sub>).

Tabela 6 - Valores genotípicos relativos aos locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração F<sub>2</sub>

Genótipos = P <sub>i</sub>	L <sub>1i</sub> ⊗	L <sub>2i</sub> ⊗
BBCC: m +a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BBCC: m +a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BbCc: m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )
BBcc: m +a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>	BbCc: m +a <sub>B</sub> + (1/2)d <sub>C</sub>	Bbcc: m +(1/2)d <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>
BbCC: m -a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BbCC: m +(1/2)d <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	bbCc: m -a <sub>B</sub> + (1/2)d <sub>C</sub>
Bbcc: m -a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>	BbCc: m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	bbcc : m -a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>

Tabela 7 - Valores genotípicos da geração F<sub>2</sub>, para as diferentes combinações de médias

Genótipos	L <sub>1i</sub> ⊗ +L <sub>2i</sub> ⊗ -P <sub>i</sub>	L <sub>1i</sub> ⊗ +L <sub>2i</sub> ⊗	L <sub>1i</sub> ⊗ -L <sub>2i</sub> ⊗
BBCC	m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]+(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )-(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )
BBcc	m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]+(a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )-(1/2)(d <sub>B</sub> -d <sub>C</sub> )
BbCC	m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]-(a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )+(1/2)(d <sub>B</sub> -d <sub>C</sub> )
Bbcc	m +(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]-(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )+(1/2)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )

Seguindo o mesmo raciocínio, com duas autofecundações dos cruzamentos (geração F<sub>3</sub>) tem-se os seguintes resultados, onde cada genótipo corresponde a um “bulk” de cada planta F<sub>2</sub>:

Tabela 8 - Valores genotípicos relativos aos locos com dois alelos (B/b e C/c), na geração F<sub>3</sub>

Genótipos = P <sub>i</sub>	L <sub>1i</sub> (2⊗)	L <sub>2i</sub> (2⊗)
BBCC: m +a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BBCC: m +a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BbCc: m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )
BBcc: m +a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>	BBcc: m +a <sub>B</sub> + (1/4)d <sub>C</sub>	Bbcc: m +(1/4)d <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>
BbCC: m -a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	BbCC: m +(1/4)d <sub>B</sub> +a <sub>C</sub>	bbCc: m -a <sub>B</sub> + (1/4)d <sub>C</sub>
Bbcc: m -a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>	Bbcc: m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	bbcc: m -a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub>

Tabela 9 - Valores genotípicos da geração F<sub>3</sub>, para as diferentes combinações de médias

Genótipos	L <sub>1i</sub> (2⊗)+L <sub>2i</sub> (2⊗)-P <sub>i</sub>	L <sub>1i</sub> (2⊗)+L <sub>2i</sub> (2⊗)	L <sub>1i</sub> (2⊗)-L <sub>2i</sub> (2⊗)
BBCC	m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]+(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )-(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )
BBcc	m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]+(a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )-(1/4)(d <sub>B</sub> -d <sub>C</sub> )
BbCC	m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]-(a <sub>B</sub> -a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )+(1/4)(d <sub>B</sub> -d <sub>C</sub> )
Bbcc	m +(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )	[2m+(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )]-(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )	(a <sub>B</sub> +a <sub>C</sub> )+(1/4)(d <sub>B</sub> +d <sub>C</sub> )

Pode-se constatar nas Tabelas 7 e 9, os mesmo fatos já constatados anteriormente (item 2.2.4), ou seja, as três combinações de médias permitem detectar a ocorrência de epistasia, variância genética aditiva e variância genética dominante. Esta última, porém, fica prejudicada, devido ao menor coeficiente dos efeitos de dominância na variância da diferença: (L<sub>1i</sub> - L<sub>2i</sub>), isto é, este componente cai pela metade (1/2) em F<sub>2</sub> e para (1/4) em F<sub>3</sub>. Devido a isso, as estimativas das variâncias genéticas aditiva e dominante são estimadas da seguinte maneira, a partir da variância da soma ( $\sigma_s^2$ ) e da diferença ( $\sigma_d^2$ ):

Variância genética aditiva da geração F<sub>2</sub> ou F<sub>3</sub>:

$$\hat{\sigma}_A^2 = 2\hat{\sigma}_s^2$$

Variância genética dominante da geração F<sub>2</sub>:

$$\hat{\sigma}_D^2 = 4\hat{\sigma}_d^2$$

Variância genética dominante da geração F<sub>3</sub>:

$$\hat{\sigma}_D^2 = 16\hat{\sigma}_d^2$$

Observa-se, portanto, que embora ambas as variâncias genéticas ( $\sigma_A^2$  e  $\sigma_D^2$ ) possam ser estimadas, a obtenção da estimativa da variância genética dominante ( $\sigma_D^2$ ) em  $F_3$  fica muito prejudicada, devido ao baixo coeficiente desta.

### 2.3.2 Avaliação dos dados experimentais

Os valores e respectivas significâncias dos quadrados médios das análises de variância em blocos ao acaso para os caracteres produção de grãos em  $g/m^2$  (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM) e em dois anos agrícolas (2003/2004 e 2004/2005), estão apresentados nas Tabelas 11 e 12. Para todos os caracteres e anos agrícolas são apresentados também as médias e os respectivos coeficientes de variação experimental. A significância ( $P < 0,01$ ) dos quadrados médios dos tratamentos para todos os caracteres, mostra que há uma grande variabilidade entre as linhagens e seus respectivos cruzamentos.

Tabela 10 - Análises da variância, médias e coeficientes de variação experimental ( $CV^{(s)}$ ) para os caracteres produção de grãos em  $g/m^2$  (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004

FV	QM				
	PG	DF	AF	DM	AM
Repetições	25.812,10	211,77	70.132,30	3,31	111,30
Tratamentos	9.700,70**	108,26**	346,60**	54,15**	293,80**
Resíduo	706,40	4,81	99,90	5,29	107,20
Média	110,59	54,89	59,90	131,52	78,35
CV (%)	24,03	3,99	16,67	1,75	13,21

\*\* significativo pelo teste F a 1% de probabilidade.

Tabela 11 - Análises da variância, médias e coeficientes de variação experimental ( $CV^s$ ) para os caracteres produção de grãos em  $g/m^2$  (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2004/2005

FV	QM				
	PG	DF	AF	DM	AM
Repetições	53.998,33	167,75	36,60	74,24	356,22
Tratamentos	9.094,29**	24,98**	203,54**	11,98**	419,08**
Resíduo	1.490,57	3,35	65,24	4,74	80,59
Média	154,44	64,62	65,06	150,20	89,50
CV (%)	24,99	2,83	12,42	1,45	10,03

\*\* significativo pelo teste F a 1% de probabilidade.

No melhoramento de plantas, como em qualquer outra área, é fundamental que os experimentos realizados sejam conduzidos com a melhor precisão possível. O indicador da precisão experimental normalmente utilizado é o coeficiente de variação ( $CV\%$ ). Segundo Gomes (1990), o coeficiente de variação experimental fornece uma idéia da precisão experimental e ele é dependente do caráter avaliado, da média desse caráter no experimento e do delineamento experimental utilizado. Os coeficientes de variação experimental ( $CV^s$ ) nos dois anos agrícolas foram inferiores a 4% para DF e DM, entre 10 e 17% para AF e AM e de aproximadamente 25% para o caráter PG.

Foi observado que o valor do CV para o caráter PG é mais elevado; entretanto, esse valor situa-se na faixa observada em experimentos nos quais se adotaram parcelas do tamanho das empregadas neste trabalho (ROSSMANN, 2001; SANTOS, 2005). Pode-se, portanto, considerar a precisão experimental satisfatória.

A média para o caráter produção de grãos (PG) foi de  $110,59 g/m^2$  no ano agrícola 2003/2004 e de  $154,44 g/m^2$  em 2004/2005. No ano agrícola 2003/2004 ocorreram sérios problemas com a ferrugem da soja (*Phakopsora pachyhazi*), a qual acarretou uma redução na média. Em 2004/2005 este problema foi controlado com pulverizações preventivas. Para o caráter dias para o florescimento, as médias oscilaram de 54,59 dias em 2003/2004 para 64,62 dias em 2004/2005. Para o caráter altura da planta no florescimento, as médias apresentaram uma variação entre 59,90

cm/planta em 2003/2004 a 65,06 cm/planta em 2004/2005. Para o caráter dias para maturação, as médias oscilaram de 131,52 dias em 2003/2004 para 150,20 dias em 2004/2005 e para o caráter altura da planta na maturação, as médias apresentaram uma variação de 78,35 cm/planta em 2003/2004 a 89,50 cm/planta em 2004/2005.

Na Tabela 12 estão apresentados os graus de liberdade dos respectivos caracteres avaliados neste trabalho. Observa-se que os graus de liberdade para os tratamentos são iguais para todos os caracteres; o mesmo não acontece com o número de repetições, o qual é variável entre os caracteres e anos agrícolas. O grau de liberdade do resíduo diferencia para todos os caracteres e nos dois anos agrícolas, devido às parcelas perdidas e valores discrepantes (*outliers*), que poderiam interferir na normalidade dos resíduos, afetando pressuposições importantes da análise de variância. Neste caso os valores atípicos foram eliminados e considerados também como parcelas perdidas.

Nas Tabelas 13 e 14, são apresentadas as médias para os caracteres produção de grãos (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação (AM), nos anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005, para as 30 linhagens ( $P_i$ ) e para os cruzamentos destas com os dois testadores ( $L_1$  e  $L_2$ ). No ano agrícola de 2003/2004, as médias para o caráter produção de grãos foram muito prejudicadas pela ferrugem asiática, enquanto que, no ano agrícola de 2004/2005, devido às pulverizações preventivas, este problema esteve sob controle, conforme já mencionado. Observa-se em 2004/2005, maiores médias nos cruzamentos entre o testador 1 ( $L_1$ ) com as linhagens ( $P_i$ ), evidenciando que este testador apresenta maior média em relação ao testador 2 ( $L_2$ ). Este fato não foi tão evidente no ano anterior, devido, provavelmente, aos fatos mencionados.

Comparando-se as médias dos cruzamentos e das linhagens  $P_i$ , observa-se que a produção de grãos dos cruzamentos na maioria dos casos foram superiores às médias das linhagens  $P_i$  nos dois anos agrícolas.



Tabela 12 - Graus de liberdade para os caracteres produção de grãos em g/m<sup>2</sup> (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM). Piracicaba, SP, nos experimentos de 2003/2004 e 2004/2005

Caracteres	GL			GL		
	2003/2004			2004/2005		
	Repetição	Tratamento	Resíduo	Repetição	Tratamento	Resíduo
PG	14	95	1265	14	95	1333
DF	8	95	745	4	95	373
AF	8	95	752	4	95	370
DM	4	95	377	4	95	376
AM	4	95	357	4	95	367

Observa-se que, para o caráter dias para o florescimento (DF) nas duas gerações, as linhagens ( $P_i$ ) têm na maioria dos casos maiores valores que seus cruzamentos ( $L_{1i}$  e  $L_{2i}$ ). Estas mesmas observações foram feitas para os caracteres AF e DM em 2003/2004. Enquanto que para os outros caracteres (AM em 2003/2004, AF, DM e AM em 2004/2005), existe uma variação de valores dos cruzamentos em relação às linhagens  $P_i$ .

Tabela 13 - Médias para os caracteres produção de grãos em g/m<sup>2</sup> (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM), para as 30 linhagens (P<sub>i</sub>) e para os cruzamentos destas com os dois testadores (L<sub>1</sub> e L<sub>2</sub>). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004

Linhagens	PG			DF			AF			DM			AM		
	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>
2	102,1	118,3	79,9	56,3	57,6	65,0	58,4	60,1	63,1	136,6	133,8	137,4	77,8	75,8	79,4
4	112,0	108,6	94,8	57,2	55,4	61,3	66,6	63,2	70,1	132,0	129,4	131,4	82,4	74,7	85,6
7	121,2	154,4	144,8	52,0	53,7	54,3	59,1	58,9	54,4	128,2	128,2	126,6	83,7	73,0	62,8
8	108,5	119,7	74,0	52,7	54,3	60,1	58,7	59,2	66,2	130,1	126,6	126,6	70,6	76,4	78,1
9	105,3	104,3	67,1	55,0	55,7	63,0	58,1	54,4	66,7	136,6	130,2	136,0	86,0	70,2	76,6
10	110,4	109,9	79,3	50,7	54,0	53,7	62,6	62,9	55,7	132,6	128,0	133,2	91,8	78,4	77,7
13	88,7	118,1	76,6	55,4	54,7	56,4	62,1	61,1	65,0	131,4	130,0	131,4	82,3	77,0	82,2
19	116,2	119,3	97,3	49,7	50,3	49,0	55,3	50,4	51,2	128,2	125,0	126,6	73,8	52,4	75,4
22	102,0	127,5	72,9	53,7	53,3	56,6	63,8	55,7	68,2	137,6	131,4	132,0	93,0	82,0	92,7
23	119,5	120,6	107,1	54,7	56,4	63,3	58,0	59,2	63,9	133,2	130,6	135,2	80,7	59,4	83,0
29	109,5	128,6	95,9	54,7	53,7	59,0	64,0	52,0	59,7	134,4	139,4	136,0	81,2	69,8	83,0
31	112,6	114,5	82,3	54,3	57,0	62,3	64,7	66,1	73,0	131,4	130,8	131,4	81,2	82,4	82,4
32	90,2	112,1	80,8	54,7	55,0	59,7	67,0	55,4	69,8	130,2	130,2	130,8	83,3	74,2	78,8
34	93,7	128,4	97,4	53,7	54,3	55,0	61,6	57,7	63,3	130,8	130,8	131,4	80,6	77,4	84,4
35	92,4	120,9	67,0	54,3	55,0	57,7	62,6	58,7	67,7	128,6	129,4	127,4	78,2	85,4	74,8
36	86,8	102,6	83,3	56,4	55,8	64,0	57,9	60,3	69,7	137,4	133,2	138,2	76,6	71,2	87,2
37	121,1	134,4	67,3	53,1	50,3	55,7	63,8	55,4	63,8	130,2	128,2	127,2	88,3	79,1	80,8
42	107,5	131,6	92,4	52,3	52,7	55,0	60,1	58,0	51,7	130,8	130,8	131,4	76,8	71,6	77,4
43	121,4	96,6	112,6	50,0	50,3	50,7	56,6	50,3	50,1	129,4	126,6	126,6	78,4	61,2	61,8
44	96,5	117,0	82,3	51,3	51,0	50,7	52,0	49,7	55,4	132,0	129,6	128,0	76,4	77,6	77,8
45	130,2	111,7	100,2	54,3	54,7	57,7	61,1	57,3	58,7	136,2	129,6	136,6	78,2	79,2	71,0
46	116,6	117,7	81,8	53,3	54,0	54,7	60,3	59,4	53,9	136,0	130,2	129,4	85,2	78,4	77,4
47	125,7	143,2	134,0	53,7	53,3	56,8	58,4	57,0	64,0	133,2	128,8	133,2	84,6	75,6	74,0
49	89,5	112,1	63,5	53,0	53,3	56,3	61,3	59,8	63,4	131,4	127,4	126,6	85,4	86,7	76,9
51	117,8	114,7	78,2	52,0	54,3	58,1	62,4	49,7	56,3	132,6	131,8	136,6	84,2	67,0	83,6
52	155,7	162,0	131,8	51,0	52,7	61,6	63,7	63,9	83,9	132,6	129,4	134,6	80,9	90,6	100,0
53	127,5	137,3	105,3	55,0	57,2	68,3	69,6	56,9	77,4	134,4	130,2	136,6	87,2	80,4	89,7
54	131,5	128,5	122,6	54,7	61,4	58,4	54,9	65,6	58,1	135,4	131,4	135,4	76,2	85,2	83,4
56	120,2	116,4	92,7	52,7	54,0	57,1	58,1	59,4	63,2	134,8	128,8	136,0	85,4	78,0	75,6
57	100,0	93,8	79,3	53,7	53,7	54,8	60,7	54,1	56,7	135,2	128,8	132,6	90,0	68,2	75,4

Tabela 14 - Médias para os caracteres produção de grãos em g/m<sup>2</sup> (PG), dias para o florescimento (DF), altura da planta no florescimento em cm/planta (AF), dias para a maturação (DM) e altura de planta na maturação em cm/planta (AM), para as 30 linhagens (P<sub>i</sub>) e para os cruzamentos destas com os dois testadores (L<sub>1</sub> e L<sub>2</sub>). Piracicaba, SP, ano agrícola 2004/2005

Linhagens	PG			DF			AF			DM			AM		
	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>	L <sub>1</sub> xP <sub>i</sub>	L <sub>2</sub> xP <sub>i</sub>	P <sub>i</sub>
2	174,0	145,9	154,2	63,4	64,6	71,0	64,2	59,4	61,3	149,6	149,6	148,0	94,6	81,4	92,99
4	161,4	150,8	138,0	64,0	66,0	71,0	65,8	64,2	58,9	148,0	149,6	148,0	90,2	85,6	87,8
7	179,5	138,6	170,7	63,4	63,4	64,0	73,2	56,8	64,4	150,4	148,0	148,8	85,0	65,0	68,4
8	178,3	130,7	132,6	63,3	63,4	66,0	73,4	59,4	63,2	149,6	148,8	150,4	101,6	80,2	88,0
9	193,0	150,8	141,6	63,4	66,8	68,8	70,2	62,4	65,4	152,0	149,6	152,0	101,6	86,0	90,0
10	148,8	136,2	131,0	63,4	64,0	63,4	68,4	64,2	63,0	152,0	148,8	152,0	98,8	91,8	92,4
13	146,8	135,1	144,4	64,0	66,0	67,4	68,8	63,6	61,8	152,0	148,8	149,6	97,6	87,4	94,0
19	171,8	111,1	112,6	62,8	61,0	64,6	67,2	48,6	58,6	148,8	148,8	153,6	88,8	67,4	80,2
22	190,2	137,1	116,6	64,6	64,6	64,6	76,2	66,8	76,0	152,8	151,2	149,6	107,4	92,2	108,8
23	172,0	143,8	175,6	65,4	66,8	70,6	67,8	65,6	62,2	152,8	148,8	148,0	94,4	82,8	87,2
29	186,3	148,7	139,1	62,6	64,0	68,8	59,6	60,4	62,2	151,2	150,4	148,0	84,6	81,4	79,2
31	185,0	134,8	169,4	65,4	66,0	71,0	69,8	75,6	91,9	151,2	150,4	149,6	101,0	89,0	101,6
32	158,7	148,3	134,7	63,4	64,6	65,8	63,0	65,6	64,6	150,4	149,6	152,8	96,0	95,4	87,6
34	171,8	143,3	172,2	62,8	65,2	64,0	67,4	72,0	65,6	148,0	151,2	148,8	98,4	98,9	96,4
35	148,7	165,8	155,2	63,4	64,0	66,0	67,6	73,8	79,8	150,4	152,0	151,2	95,8	99,0	101,0
36	171,5	144,0	145,1	63,4	63,4	68,2	63,6	64,6	61,4	150,4	149,6	150,4	96,0	94,8	93,2
37	183,9	161,5	165,8	63,4	63,4	65,4	70,0	72,8	70,8	149,6	148,0	149,6	94,2	87,6	92,2
42	177,0	150,4	121,1	63,4	64,0	62,8	66,0	62,8	57,0	150,4	148,8	149,6	94,2	79,8	77,0
43	140,4	125,8	100,4	61,6	62,2	61,6	55,8	58,4	49,8	150,4	148,8	149,6	81,6	74,6	58,2
44	144,2	145,0	106,2	65,4	62,8	61,6	57,0	64,2	52,4	150,4	149,6	151,2	82,8	88,6	91,6
45	187,6	150,2	125,9	63,4	63,4	68,0	64,6	57,0	55,0	150,4	149,6	149,0	83,3	78,0	71,8
46	153,1	123,9	121,9	65,4	62,5	62,2	69,2	61,4	55,6	150,4	151,2	150,4	101,0	89,4	84,6
47	176,7	130,7	169,1	62,8	62,8	65,8	62,4	63,8	66,8	148,8	149,6	148,0	102,3	77,6	97,6
49	176,2	142,3	126,0	64,6	63,9	66,4	64,2	74,2	66,4	151,2	149,6	151,2	91,2	98,8	99,5
51	168,4	138,2	152,0	62,8	64,6	65,6	64,4	61,6	62,2	152,8	152,0	152,8	96,8	83,4	95,4
52	209,2	158,7	171,7	62,8	63,4	66,6	69,9	60,4	76,6	150,1	149,6	151,2	93,2	79,6	91,2
53	180,9	144,2	173,9	63,9	68,2	71,0	61,8	71,6	74,8	148,8	149,6	148,0	97,4	90,0	101,4
54	208,1	146,6	167,9	62,2	66,0	71,0	59,4	66,6	77,8	148,8	148,8	151,2	92,2	87,6	89,6
56	182,6	128,0	144,0	64,0	63,4	64,6	66,8	64,4	68,6	149,6	150,4	151,2	90,4	86,2	92,2
57	214,2	142,6	112,6	62,8	64,0	63,3	69,2	63,6	58,0	152,8	148,8	151,2	103,8	89,2	86,2

A Tabela 15 apresenta a análise de variância, seguindo o modelo do cruzamento trialélico modificado de Jinks; Perkins e Breese (1969), adaptado para as gerações  $F_2$  e  $F_3$  do caráter produção de grãos nos anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005. A análise de variância revela a ocorrência de significância para as três fontes de variação, indicando a ocorrência de epistasia e também de variação significativa para variâncias da soma e da diferença nas duas gerações.

Tabela 15 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações  $F_2$  e  $F_3$ ) para o caráter produção de grãos em  $g/m^2$ . Piracicaba, SP, anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005

FV	2003/2004		2004/2005	
	GL	QM	GL	QM
Epistasia ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ )	29	1.707,09**	29	3.309,44**
Soma ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	5.413,31**	29	4.391,23**
Diferença ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	1.668,27**	29	2.913,64**
Resíduo	1.265	706,50	1.333	1.490,57

\*\* significativo pelo teste F a 1% probabilidade.

Sendo a epistasia altamente significativa neste caráter, é evidente que este componente é muito importante neste material. Este resultado está de acordo com os trabalhos de Singh; Khairwal e Singh (1990) e Virk (1988) que obtiveram resultados semelhantes para produção de grãos em milheto; Singh; Ganesh e Srivastava (1997) que, trabalhando com ervilha, obtiveram resultados significativos para o componente epistático na produção de grãos; Verma; Katoch e Kaushik (1994) que trabalharam com a mesma metodologia na cultura do arroz, obtendo resultados significativos para a variância epistática do caráter produção de grãos; Ram; Gkallo e Singh (2000) que trabalhando com a cultura da abóbora, obtiveram significância para o componente epistático na produção de frutos e Panda e Singh (2000) que trabalhando com a cultura do quiabo, obtiveram efeitos significativos para epistasia na produção frutos.

Por outro lado, alguns trabalhos estão em desacordo com estes resultados. Dhiman e Dawa (1999) obtiveram resultados não significativos para o componente

epistático na produção de grãos em trigo e Singh; Singh e Singh (1998) também obtiveram resultados não significativos para o componente epistático para produção de tomates/planta utilizando a mesma metodologia do cruzamento trialélico modificado.

Observa-se que o componente da soma foi maior que o componente da diferença para este caráter nas duas gerações, sendo que o primeiro é o mais importante. Estes resultados corroboram com alguns trabalhos que utilizaram tanto o TTC original (KHATTAK et al. (2002) com feijão (*Vigna radiata* L. Wilczek); SINGH et al. (2001) com opium poppy (*Papaver somniferum* L.); UPADHYAYA; NIGAM (1998) com amendoim), como o TTC modificado (PANDA; SINGH (2000) com quiabo; SINGH; SINGH; SINGH (1998) com tomate e SINGH; GANESH; SRIVASTAVA (1997) com ervilha). Porém, nenhum trabalho relatado na literatura é com a cultura da soja.

A Tabela 16 apresenta a análise de variância do TTC modificado, para o caráter dias para o florescimento nos anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005. Todas as fontes de variação nos dois anos agrícolas para este caráter foram significativas a 1% de probabilidade. Observa-se que o valor do quadrado médio da soma é bem maior que o quadrado médio da diferença, evidenciando que a variância aditiva é mais importante para este caráter.

Tabela 16 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub>) para o caráter dias para o florescimento. Piracicaba, SP, anos agrícolas 2003/2004 e 2004/2005

FV	2003/2004		2004/2005	
	GL	QM	GL	QM
Epistasia (L <sub>1i</sub> +L <sub>2i</sub> -P <sub>i</sub> )	29	29,44**	29	9,99**
Soma (L <sub>1i</sub> +L <sub>2i</sub> )	29	62,17**	29	10,04**
Diferença (L <sub>1i</sub> -L <sub>2i</sub> )	29	9,72**	29	6,53**
Resíduo	745	4,81	373	3,35

\*\* significativo pelo teste F a 1% de probabilidade.

A variância epistática foi significativa nas duas gerações para o caráter dias para o florescimento (Tabela 16). Este resultado está de acordo com outros trabalhos

que utilizaram o mesmo método do cruzamento trialélico modificado: Panda e Singh (2000) que trabalharam com quiabo; Singh; Singh e Singh (1998) que trabalharam com tomate, e Singh; Ganesh e Srivastava (1997) que trabalharam com a cultura da ervilha.

A Tabela 17 apresenta a análise de variância do TTC modificado para o caráter altura da planta no florescimento, nos anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005. Observa-se que as fontes de variação referentes à epistasia e à diferença não foram significativas no ano agrícola de 2003/2004 (geração  $F_2$ ), enquanto que a fonte de variação referente à soma foi significativa a 1% de probabilidade. Neste caso, portanto, a estimativa da variância aditiva não será viesada. Observa-se que a fonte de variação para epistasia no ano de 2004/2005 (geração  $F_3$ ) também não foi significativa, enquanto que a variação da soma e da diferença foram significativas a 1% de probabilidade.

Tabela 17 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações  $F_2$  e  $F_3$ ) para o caráter altura de planta no florescimento em cm/planta. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005

FV	2003/2004		2004/2005	
	GL	QM	GL	QM
Epistasia ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ )	29	145,48 <sup>ns</sup>	29	77,33 <sup>ns</sup>
Soma ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	205,91 <sup>**</sup>	29	147,15 <sup>**</sup>
Diferença ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	112,06 <sup>ns</sup>	29	137,26 <sup>**</sup>
Resíduo	752	99,94	370	65,24

\*\* e <sup>ns</sup> significativo pelo teste F a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente.

Sendo a epistasia não significativa nos dois anos agrícolas, poderá ser utilizado um modelo aditivo-dominante para este caráter. Estes resultados estão de acordo com os trabalhos encontrados na literatura utilizando o método de TTC modificado: (SINGH; KHAIRWAL; SINGH (1990) que trabalharam com milho; SINGH; SINGH; SINGH (1998) que trabalharam com tomate, e DHIMAN; DAWA (1999) que trabalharam com trigo). Alguns trabalhos na literatura estão em desacordo com os resultados expostos nesse trabalho: Panda e Singh (2000)

trabalhando com quiabo, obtiveram resultados significativos para epistasia, evidenciando que, para esta cultura e para esta população, a epistasia é muito importante. Singh; Ganesh e Shivastava (1997) trabalharam com a cultura da ervilha, obtendo resultados expressivos para epistasia.

A Tabela 18 apresenta a análise de variância do TTC modificado, para o caráter dias para maturação nos anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005. Observa-se que todas as fontes de variação na geração  $F_2$  para este caráter foram consideradas significativas. Na geração  $F_3$ , o componente epistático foi significativo apenas a 5% de probabilidade, o componente da soma foi significativo a 1% de probabilidade e o componente da diferença não foi significativo. Em desacordo com estes resultados; Khattak et al. (2001) utilizando o método do cruzamento trialélico original com feijão, não encontraram significância para epistasia no caráter dias para maturação.

Observa-se que o componente da variância da soma é maior que o componente da diferença nas duas gerações. Sendo assim, este componente da soma, o qual será utilizado para estimar a variância aditiva é maior que a variância de dominância para este caráter, mesmo estas variâncias estando viesadas. Estes resultados estão de acordo com Khattak et al. (2001).

A Tabela 19 apresenta a análise de variância do TTC modificado, para o caráter altura de planta na maturação nos anos agrícola de 2003/2004 e de 2004/2005. O componente epistático na geração  $F_2$  foi significativo a 5% de probabilidade e na geração  $F_3$  não foi significativo. Os componentes da variação da soma e da diferença para este caráter foram significativos a 1% de probabilidade. Rao et al. (2004) não detectaram significância para os componentes da soma e da diferença para altura da planta na maturação na cultura do girassol e Malhotra e Singh (1989), trabalhando com grãos de bico e utilizando o TTC original não detectaram significância para os componentes da soma e da diferença para altura da planta na maturação.

Tabela 18 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações  $F_2$  e  $F_3$ ) para o caráter dias para maturação. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005

FV	2003/2004		2004/2005	
	GL	QM	GL	QM
Epistasia ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ )	29	11,46**	29	7,46*
Soma ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	45,64**	29	8,39**
Diferença ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	13,79**	29	6,90 <sup>ns</sup>
Resíduo	377	5,29	376	4,74

\* , \*\* e <sup>ns</sup> significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente.

Tabela 19 - Análise de variância segundo o delineamento TTC modificado (gerações  $F_2$  e  $F_3$ ) para o caráter altura de planta na maturação em cm/planta. Piracicaba, SP, anos agrícolas de 2003/2004 e de 2004/2005

FV	2003/2004		2004/2005	
	GL	QM	GL	QM
Epistasia ( $L_{1i}+L_{2i}-P_i$ )	29	186,74*	29	102,51 <sup>ns</sup>
Soma ( $L_{1i}+L_{2i}$ )	29	280,54**	29	402,97**
Diferença ( $L_{1i}-L_{2i}$ )	29	192,69**	29	162,94**
Resíduo	357	107,18	367	80,59

\* , \*\* e <sup>ns</sup> significativo pelo teste F a 5% e 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente.

Estes resultados evidenciam que os componentes da variação da soma e da diferença, os quais estimam tanto a variância aditiva como a variância de dominância, serão viesados apenas na geração  $F_2$ .

Observa-se que o componente da soma é maior que o componente da diferença para este caráter nas duas gerações, indicando que, para este caráter, a variância aditiva será maior que a variância da dominância. Conforme os resultados apresentados com estes materiais, o modelo a ser utilizado na geração  $F_2$  não poderá ser simplesmente o modelo aditivo-dominante, porque as variâncias aditivas e de dominância estarão viesados. Na geração  $F_3$ , sendo a epistasia não significativa, as variâncias da soma e diferença poderão ser utilizadas para estimar as variâncias aditivas e de dominância sem viés.



A Tabela 20 apresenta os valores das variâncias aditiva, dominante e do grau médio de dominância, para os cinco caracteres, no ano agrícola de 2003/2004. Não foram obtidas tais estimativas para o ano 2004/2005, pois devido ao baixo coeficiente da variância genética dominante (1/16) na geração  $F_3$ , tais estimativas provavelmente teriam baixa precisão.

Observa-se na Tabela 20, que as estimativas da variância aditiva foram bem maiores que os da variância de dominância, para todos os caracteres avaliados na geração  $F_2$ , exceto para o caráter AM, onde os valores são semelhantes. Corroborando com estes resultados estão os trabalhos de Singh; Singh e Singh (1987), que obtiveram estimativas maiores para a variância aditiva para todos os caracteres avaliados em ervilha; de Panda e Singh (2000) que trabalhando com quiabo, obtiveram também valores maiores para a variância aditiva e para todos os caracteres, e de Verma; Katoch e Kaushik (1994) que trabalhando com arroz, obtiveram valores bem maiores para a variância aditiva em relação a variância dominante e em todos os caracteres avaliados. Em desacordo com estes resultados estão os trabalhos de Dhiman e Dawa (1999), que trabalharam com a cultura do trigo, obtendo estimativas da variância de dominância maiores que os da variância aditiva para todos os caracteres. Para alguns trabalhos, os resultados da variância aditiva e dominante foram adversos, isto é, em alguns caracteres a variância aditiva foi maior e para outros caracteres a variância da dominante foi maior, o trabalho: de Singh; Singh e Singh (1998) que trabalharam com a cultura do tomate, obtiveram variância aditiva maior para os caracteres altura de planta no florescimento, peso e tamanho dos frutos e rendimento por planta; enquanto que os valores maiores para variância de dominância foram para os caracteres dias para o florescimento, porcentagem de frutos e número de brácteas/planta; de Singh; Khairwal e Singh (1990) trabalhando com milho obtiveram variância aditiva maior para os caracteres dias para o florescimento, altura da planta no florescimento e comprimento da espiga; enquanto que os valores maiores para variância de dominância foram para os caracteres perfilho/planta e produção de grãos..

O grau médio de dominância (Tabela 20) foi de 0,90 para produção de grãos (PG), 0,68 para altura da planta no florescimento (AF), 1,40 para altura da planta na maturação, 0,58 para dias para florescimento (DF), e 0,91 para dias para maturação

(DM). Estes resultados evidenciam a ocorrência de dominância parcial a completa para a maioria dos caracteres, exceto para AM, cujos resultados indicam a ocorrência de dominância. Bonato e Vello (1999) observaram dominância parcial ( $\langle \text{g\^m d} \rangle > 0,54$ ) para caráter dias para o florescimento.

Entretanto, conforme já ressaltado anteriormente, devido à ocorrência de epistasia, todas estas estimativas, exceto as de altura das plantas no florescimento (AF) devem estar viesadas. Portanto, no estudo da base genética de caracteres em soja é importante utilizar delineamentos genéticos que permitam estimar as variâncias genéticas epistáticas e a natureza destas (aditiva x aditiva, aditiva x dominante, dominante x dominante, etc.), para que possam ser obtidas estimativas das variâncias genéticas aditiva e dominante mais precisas e, conseqüentemente, outras estimativas derivadas destas, tais como coeficientes de herdabilidade e resposta à seleção com maior grau de precisão.

Tabela 20 - Estimação dos componentes da variância aditiva e de dominância, grau médio de dominância, para produção de grãos em  $\text{g/m}^2$  (PG), altura de planta no florescimento em cm/planta (AF), altura de planta na maturação em cm/planta (AM), dias para o florescimento (DF) e dias para maturação (DM). Piracicaba, SP, ano agrícola 2003/2004

Caracteres	$\sigma_A^2$	$\sigma_D^2$	(g <sup>m</sup> d)
PG	313,78	128,24	0,90
AF	11,78	2,69	0,68
AM	34,66	34,20	1,40
DF	6,38	1,08	0,58
DM	8,08	3,40	0,91

\*\* e <sup>ns</sup> significativo pelo teste t a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente.

### **3 CONCLUSÕES**

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem apontar as seguintes conclusões:

- Existe epistasia para os caracteres produção de grãos (PG), dias para florescimento (DF) e dias para maturação (DM);
- Não existe epistasia para o caráter altura das plantas no florescimento (AF);
- São necessários mais estudos para confirmar a existência ou não de epistasia para altura das plantas na maturação (AM).

## REFERÊNCIAS

AHMAD, L.; ZAKRI, A. H.; JALANI, B. S.; OMAR, D. Detection of additive and non-additive variation in rice. **Rice Genetics I, Proceedings of the International Rice Genetics Symp.** Philippines, Manila, 1985. p. 27-31.

ARIAS, C. A. A. Potencial Genético da Soja: progressos e limitações para alta produtividade. In. **Proceedings World Soybean Research Conference.** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. xxii. p. 1263–1268.

BATESON, W. Mendel's principles of heredity. **Cambridge University Press,** Cambridge, 1909.

BATESON, W.; SAUNDERS, E. R.; PUNNET, R. C.; HURST, C. S. Report II. **Harrison and Sons,** London, 1902.

BAUMAN, L. F. Evidence of non-allelic interactions in determining yield, ear height and kernel row number in corn. **Agronomy Journal,** Madison, v. 51, p. 531-534, 1959.

BONATO, E. R.; VELLO, N. A. Aspectos genéticos do tempo para florescimento em variantes naturais da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira,** Brasília, v. 34, n. 6, p. 989-993, 1999.

BONETTI, L. P. Distribuição da soja no mundo: Origem, História e Distribuição. In. MIYASAKA, J. C.; MEDINA, J. C. **A Soja no Brasil.** (Ed.). Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, 1981. cap. 1, p. 1-5.

BRIM; C. A.; COCKERHAM, H. W. Inheritance of quantitative characters in soybean, **Crop Science,** Madison, v. 1, p. 187-190, 1961.

BURDON, J. J.; MARSHALL, D.R. Evaluation of Australian native species of *Glycine* for resistance to soybean rust. **Plant Disease,** St. Paul, v. 65, p. 44-45, 1981.

CAMACHO, L. H. M. Varianzas genéticas y heredabilidad de características vegetativas y reproductivas de la soja *Glycines max* (L.) Merrill. **Acta Agronomica,** Hungarica, v. 21, n. 4, p. 145-152, 1971.

CAPELLARI JR., L.; RODRIGUES, R. R.; SOUZA, V. C. **Apostila de Botânica Sistemática.** Piracicaba: Departamento de Botânica, ESALQ/USP, 1999. p. 95.

CARBONELL, S. A. M. **Análise genética da reação da semente de soja ao dano mecânico avaliada em um dialelo do ciclo precoce**. 1995. p.144. (Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1995.

CAVALLI, J. L. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: REEVE, E. C. R.; WADDINGTON, C. H. (Ed.). **Quantitative inheritance**, London: HMSO, 1952, p. 135-144.

CHANDEL, K. S.; SINGH, A. K.; RATTAN, R. S. Detection of additive, dominance and epistatic variation in quality traits of carrot (*Daucus carota* L.). **Haryana Journal of Horticultural Science**, Hisar, v.25, n.1, p.64-69, 1996.

CHEVERUDO, J. M.; ROUTMAN, E. J. Epistasis and its contribution to genetic variance components. **Genetics**, Austin, v. 139, p. 1455-1461, 1995.

CHEVERUDO, J. M.; ROUTMAN, E. J. Epistasis as a source of increased additive genetic variance at population bottlenecks. **Evolution**, Lawrence, V. 50, p. 1042-1051, 1996.

CHEVERUDO, J. M.; ROUTMAN, E. J. Gene effects on a quantitative trait two locus epistatic effects measured at microsatellite markers and at estimates QTL. **Evolution**, Lawrence, .v.51, p. 1654-1662, 1997.

COCKERHAM, C. C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. **Genetics**, Austin v. 39, p. 859-882, 1954.

COCKERHAM, C. C. Estimation of genetic variance. In: HANSON, W. D.; ROBISON, H. F. (Ed.), **Genetic Statistics and Plant Breeding National Academic Science**. Nalt. Res. Council. Rub., 1963. cap. 3, p. 53-94.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. Estimation of average dominance of genes. **Heterosis**, Iowa, 1952. p. 494-512.

COMSTOCK, R. E.; ROBINSON, H. F. The components of genetic variance in populations of biparental progenies and their use in estimating the average degree of dominance. **Biometrics**, Washington, v.4, n.1, p. 254-266, Mar. 1948.

CONAB. 2006. Companhia Nacional de Abastecimento. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/conabweb/download/boletim10.pdf> acesso em: 11 Out. 2006.

CONAB. 2005a. Companhia Nacional de Abastecimento. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/download/safra/SojaSerieHist.xls>> acesso em: 12 Fev. 2005.

CONAB. 2005b. Companhia Nacional de Abastecimento. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/download/safra/3levantamentoPlantio.pdf>> acesso em: 08 de Mar. 2005.

CONAB. 2004. Companhia Nacional de Abastecimento. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/download/safra/safra20032004Lev06.pdf>> acesso em: 09 Out. 2004.

CRUZ, C. D. **Princípios de Genética Quantitativa**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, Imprensa Universitária, 2005. p. 394.

DHIMAN, K. C.; DAWA, T. Genetic architecture of yield traits in bread wheat. **Crop Improvement**, Ludhiana, v. 26, n. 2, p. 193-197, 1999.

EMBRAPA SOJA. 2005. Empresa Brasileira de Pesquisa de Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de Soja. Disponível em: <[http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/mostra\\_alerta.php?pagina=30](http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/mostra_alerta.php?pagina=30)> acesso em: 24 Jan. 2005.

EMBRAPA TRIGO. 2005. Empresa Brasileira de Pesquisa de Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa do Trigo. Disponível em: <<http://www.cnpt.embrapa.br/sist-prod/soja04/tab1.htm>> acesso em: 15 Mar. 2005.

ETA-NDU, J. T.; OPENSHAW, S. J. Epistasis for grain yield in two F<sub>2</sub> populations of maize. **Crop Science**, Madison, v. 6, p. 275-280, 1999.

FALCONER, D. S. MACKAY, T. F. C. Introduction to quantitative genetics. (4Ed.) **Longman, Harlow**, England., 1996. p. 464.

FASOULAS, A. C.; ALLARD, D. R. W. Non-allelic gene interactions in the inheritance of quantitative characters in barley. **Genetic**, Austin, v. 47, p. 899-907, 1962.

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E. **Stages of soybean development**. Iowa State: University of science and technology, 1977. p. 12.

FISHER, R. A. The correlation between relatives on the supposition of mendeliano inherence. **Transactions Royal Society**, London, v. 52, p.399-433, 1918.

FRANÇA NETO, J. de B. Perspectivas futuras da cultura da soja no Brasil: produção, produtividade, expansão de área. In: **Proceedings World Soybean Research Conference**. Londrina: Embrapa soybean, 2004. xxii. p. 1203–1209.

GARDNER, C. O. Estimates of genetic parameters in cross fertilizing plants breeding. In: HANSON, W. D.; ROBISON, H. F. (eds), **Genetic Statistics and Plant Breeding National Academy Science**. Nalt. Res. Council. Rub. 1963. p. 225-252.

GIRGLA, K. S.; PHUL, P. S.; NANDA, G. S. Detection of epistasis and estimation of certain genetic parameters for some quantitative characters in pearl millet. **Sabrao Journal**, Malaysia, v. 7, p. 7-12, 1985.

GOMES, P. **Curso de estatística experimental**. 13 ed. Piracicaba: Nobel, 1990. 467p.

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, v. 7, p. 99-103, 1967.

HANSON, W. D.; WEBER, C. R. Analysis of genetic variability from generations of plant progeny line in soybeans. **Crop Science**, Madison, v. 2, p. 63-67, 1962.

HANSON, W. D.; WEBER, C. R. Resolution of genetic variability in self-pollinated species with an application to the soybean. **Genetics**, Austin, v. 46, p. 1425-1434, 1961.

HAYMAN, B. I. The analysis of diallel tables. **Biometrics**, Austin, v.10, p. 235-244, 1954.

HAYMAN, B. I.; MATHER, K. The description of genetic interaction in continuous variation. **Biometrics**, Austin, v. 11, p. 69-82, 1955.

HORNER, T. W.; COMSTOCK, R. E.; ROBISON, H. F. Non-allelic gene interactions and the interpretation of quantitative genetic data North Carolina. **Agricultural Experiment State Technical Bull**, Oregon, v. 118, p. 88-97, 1955.

JINKS, J. L. Unambiguous test for linkage of genes displaying non-allelic interactions for a metrical trait. **Heredity**, London, v. 40, p. 171-173, 1978.

JINKS, J. L.; PERKINS, J. M. A general method for the detection of additive, dominance and epistatic components of variation: III. F<sub>2</sub> and backcross populations. **Heredity**, London, v. 25, p. 419-429, 1970.

JINKS, J. L.; PERKINS, J. M.; BREESE, E. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits: II. Application to inbred lines. **Heredity**, London, v. 24, p. 45-57, 1969.

JINKS, J. L.; PERKINS, The detection of linked epistatic genes for a metrical trait. **Heredity**, London, v. 24, p. 465-475, 1969.

JINKS, J. L.; POONI, H. S. Comparing predictions of means performance and environmental sensitivity of recombinant inbred lines based upon F<sub>3</sub> and triple test cross families. **Heredity**, London, v. 45, p. 305-312, 1980.

JINKS, J. L.; VIRK, D. S. A modified triple test cross analysis too test and allow for inadequate testers. **Heredity**, London, v. 39, p. 16-170, 1977.

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

KETATA, H.; SMITH, E. L.; EDWARDS, L.H. Mc NEW, R.W. Detection of epistasis, additive, and dominance variation in winter wheat. **Crop Science**, Madison, v. 16, p. 1-4, 1976.

KHATTAK, G. S. S.; HAQ, M. A.; ASHARAF, M.; HASSAN, S. Detection of epistasis, and estimation of additive and dominance components of genetic variation for determinate growth habit in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). **Journal of Genetics & Breeding**, Roma, v. 56, p. 1-7, 2002.

KHATTAK, G. S. S.; HAQ, M. A.; ASHRAF, M.; TAHIR, G. R.; MARWAT, E. U. K. Detection of epistasis, and estimation of additive and dominance components of genetic variation for synchrony in pod maturity in mungbean (*Vigna radiate* (L.) Wilczek). **Field Crops Research**, Ames, v. 72, p. 211-219, 2001.

MAPA, 2005. **Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**. Disponível em: <[http://www.agricultura.gov.br/pls/portal/docs/PAGE/MAPA/BALANCA\\_COMERCIAL/BALANCA\\_COMERCIAL\\_NOVA/NOTA%20FEVEREIRO%20-%202005.PDF](http://www.agricultura.gov.br/pls/portal/docs/PAGE/MAPA/BALANCA_COMERCIAL/BALANCA_COMERCIAL_NOVA/NOTA%20FEVEREIRO%20-%202005.PDF)> acesso em: 15 Mar. 2005.



MARCHETTI, S.; CHIABA, C.; URECH, E.; ZAINA, G.; PITOTTI, Z. Genetic regulation of trypsin inhibitor in soybean flour. **Journal Science Food Agriculture**, California, v. 80, p. 171-177, 2000.

MATHER, K. Complementary and duplicate gene interactions in biometrical genetics. **Heredity**, London, v. 22, p.97-103, 1967.

MATHER, K. The study of continuous variation, **Biometrical Genetics**, London: Dour Publications, 1949.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical Genetics**, London: Chapman and Hall, 1982. 369p.

MEDINA, J. C. Introdução e Evolução da Soja no Brasil: Primeiras Notícias da Soja no Brasil. In. MIYASAKA, J. C.; MEDINA; J. C. **A Soja no Brasil**. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, 1981. cap. 2, p. 17-24.

MEJIA-CONTRERAS, J. A. **Estimation of genetic from generation means analysis in eight parent and related populations of corn**. 1990. VER. Dissertation (Doctor of Philosophy) – University of Nebraska, Lincoln, Nebraska-UEA, 1990.

MERILA, J.; SHELDON, B. C. Genetic architecture of fitness and non fitness traits, empirical patterns and development of ideas. **Heredity**, London, v. 83, p. 103-109, 1999.

MORENO-GONZALES, J.; DUDLEY, J. W. Epistasis in related in unrelated maize hybrids determined by three methods. **Crop Science**, Madison, v. 21, p. 644-651, 1981.

MÜLLER, L. Morfologia, Anatomia e Desenvolvimento. In. MIYASAKA, J. C.; MEDINA; J. C. **A Soja no Brasil**. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, 1981. cap. 5, p. 73-104.

NANDA, G. S.; SINGH, S. P.; GILL, K. S. Epistatic, additive and dominance variation in triple test cross of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 62, p. 49-52, 1982.

NANDA, G. S.; SINGH, G.; CHAND, K. Detection of components of genetic variation and prediction of the frequencies of transgressive in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). **Journal of Genetics & Breeding**, Roma, v. 44, p. 63-66, 1989.

OLIVEIRA, M. F. de. **Análise e previsão do potencial de um cruzamento de soja usando vários delineamentos em três épocas de semeadura**. Londrina: Universidade Estadual de Londrina, (Dissertação de Mestrado em genética e melhoramento de plantas), p. 114, 1994.

OMHOLT, S. W.; PLANTE, E.; OYERAUG, L.; XIANG, K. Gene regulatory net works genetating the phenomena of additivity, dominace, and epistasis. **Genetics**, Austin, v.155, p. 969-980, 2000.

PANDA, P. K.; SINGH, K. P. Modified triple test cross analysis for yield and yield components in okra (*Abelmoschus esculentus* (L) MOENCH). **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 60, n. 4, p. 569-571, 2000.

PANWAR, K. S.; CHAUDHARY, H. K. Detection and estimation of components of genetic variation and their interactions with environment in spring wheat. **Journal Hill Research**, v. 8, p. 83-87, 1995.

PERKINS, J. M.; JINKS, J. L. Analysis of genotype x environment interaction in triple test cross data. **Heredity**, London, v. 26, p. 203-209, 1971.

PERKINS, J. M.; JINKS, J. L. Detection and estimation of genotype-environmental, linkage and epistatic components of variation for a metrical trait. **Heredity**, London, v. 25, p. 157-177, 1970.

PHILLIPS, P. C. The language of gene interaction. **Genetics**, Austin, v.149, p. 1167-1171, 1998.

PIMENTEL, A. M. **Cruzamentos dialélicos em soja com ênfase em teor de proteína e produção de grãos**. 1991. 150p. Dissertação (Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1991.

POONI, H. S.; JINKS, J. L. Sources and biases of the predictors of the properties of recombinant inbreds produced by single seed descent. **Heredity**, London, v. 42, p. 41-48, 1979

POONI, H. S.; JINKS, J. L. The efficiency and optimal size of triple test cross designs for detecting epistatic variation. **Heredity**, London, v. 36, p. 215-277, 1976.

POONI, H. S.; JINKS, J. L.; JAYASEKARA, N. E. M. An investigation of gene action and genotype x environment interaction in two crosses of *Nicotiana rustica* by triple test cross and inbred line analysis. **Heredity**, London, v. 41, p. 83-92, 1978.

POONI, H. S.; JINKS, J. L.; POONI, G. S. A general method for detection and estimation of additive, dominance and epistatic variation for metrical traits IV. Triple test cross analysis for normal families and their selfs. **Heredity**, London, v. 44, p. 177-192, 1980.

RAM, D.; KALLOO, G.; SINGH, M. Combining ability of quantitative characters in bittergourd (*Momordica charantia*). **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 69, n. 2, p. 122-125, 2000.

RAMUSSON, J. M. A contribution to the theory of quantitative character inherence. **Hereditas**, Lund, v. 18, p. 254-261, 1933.

RAMUSSON, J. M. Results from a cross cabbage x savoy cabbage. **Hereditas**, Lund, v. 16, p. 241-248, 1932.

RAO, P. V. R.; REDDY, A. V.; REDDY, D. L.; GANESH, M. Modified triple test cross in sunflower (*Helianthus annuus* L.) **Journal of Oilseeds Research**, New Delhi, v. 21, n. 1, p. 34-35, 2004.

RIBEIRO, H. C. **Palavra do Presidente**. Rondonópolis: Fundação MT – 2004, p. 6, (Boletim de Pesquisa de Soja n. 08).

ROCHA, M. M. **Interação genótipos x locais em linhagens experimentais de soja com diferentes ciclos de maturação**. Piracicaba, p.98, 1998. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

ROSSMANN, H. **Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos de uma população de soja avaliada em quatro anos**. 2001. 80p. Dissertação (Mestre em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2001.

RUSSEL, W. A.; EBERHARDT, S. A. Effects of three gene loci in the inheritance of quantitative characters in maize. **Crop Science**, Madison, v. 10, p.165- 169, 1970.

SANTOS, S. V. **Seleção de pré-cultivares de soja baseadas em índices**. 2005. 104p. Tese (Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

SEDIYAMA, T.; PEREIRA, M. G.; SEDIYAMA, C. S.; GOMES, J. L. **Cultura da Soja**, Minas Gerais: UFV, parte 1, 1985. p. 96.

SINGH, H. P.; SINGH, S. P.; SINGH, A. K.; PATRA, N. K. Detection of epistasis in opium poppy. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 61, n.2, p. 185-186, 2001.

SINGH, B. B.; SINGH, U. P.; SINGH, R. M.; RAI, B. Genetic analysis of yield and yield components in field peas. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v.109, p. 67-71, 1987.

SINGH, B. B.; SINGH, U. P.; RAI, B.; SINGH, R. M. Triple test cross analysis in  $F_2$  population of four promising crosses of field pea. **Plant Breed**, St. Paul, v. 97, p. 357-369, 1986.

SINGH, J. P.; SINGH, K. P.; SINGH, A. K. Detection of epistasis and estimation components of genetic variation applying modified triple test cross analysis in tomato (*Lycopersicon Esculentum miller*). **Vegetable Science**, Stuttgart, v. 25, n. 1, p. 48-50, 1998.

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

SINGH, S. SINGH, R. B. Triple test cross analysis in first back cross population for four wheat crosses. **Journal Agriculture Science**, Cambridge, v. 91, p. 505-508, 1978.

SINGH, S.; DHIYA, M. S. Detection and estimation of components of genetic variation and genotype x environment in three wheat crosses. **Journal Agriculture Science**, Cambridge, v.103, p. 543-547, 1984.

SINGH, U.P.; GANESH, M.; SRIVASTVA, C.P. Detection of epistasis and estimation of genetic variation applying modified tripe test cross analysis using two testers in pea (*Pisum sativum* L.). **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 57, p. 138-142, 1997.

SINGH, Y. P.; KHAIRWAL, I. S.; SINGH, S. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components in Peari Milhet. **Crop Improvement**. Ludhiana, v. 17, n. 1, p. 78-80, 1990.

SMITH, H. H.; ROBISON, D. S. Inheritance of dimensions of flowers parts in tobacco. In: Proc Intern. Symp. **Biometrical Genetics**, London. Pergamon Press. 1959.

ST. MARTIN, S. K. A new recurrent selection scheme incorporating genetic male sterility. **Soybean genetics Newsletter**, Ames, v. 8, p. 107-109, 1981.

SUBBARAMAN, N.; RANGASAMY, S. R. S. Triple test cross analysis in rice. **Euphytica**, Dordrecht, v. 42, p. 35-40, 1989.

SUNIL, K.; SINGH, D. Detection and estimation of component of genetic variation for root characteristics, plant height, and seed yield at various growth stages and environments in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern Coss.). **Brassica**, Wisconsin, v. 6, p.41-45, 2004.

SUNIL, K.; SINGH, D. Gene effects and genotype x environment interaction at various growth stages of different biomass characters in Indian mustard (*Brassica juncea* L. Czern Coss.). **National Journal of Plant Improvement**, Cambridge, v. 5, p.112-115, 2003.

THOMPSON, J. M. Jr. Quantitative variation and gene number. **Nature**, New Yourk, v. 258, p. 665-668, 1975.

TOLEDO, J. F. F.; ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A.; MENOSSO, O. G. Ganho genético em soja no Estado do Paraná, via melhoramento. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 1, p. 89-94, 1990.

TOLEDO, J. F. F.; ROSSINI, M. C.; SOUZA, R. F.; LEÃO, F. F. Genetical analysis of soybean biparental cross and comparative model fitting to means and variances of two sets of generations. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 14, p. 1041-1064, 1991.

TOLEDO, J. F. F. de, et al. Soybean genetic breeding in Brazil. In. PROCEEDINGS WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 2004, **Resumos**, Londrina: Embrapa soybean, 2004. xxii. p. 209 – 215.

UPADHYAYA, H. D.; NIGAM, S. N. Detection of epistasis for protein and oil quality parameters in peanut. **Crop Science**, Madison, v. 39, p. 115-118, 1999.

UPADHYAYA, H. D.; NIGAM, S. N. Epistasis for vegetative and reproductive traits in peanut. **Crop Science**, Madison, v. 38, p. 44-49, 1998.

VAN DER VEEN, J. H. Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure lines. **Genetics**, Austin, v. 30, p. 201-232, 1959.

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

VERMA, P. K., KATOCH, P. C.; KAUSHIK, R. P. Detection of additive, dominance and epistatic variation using simplified and modified triple test cross analyses in rice. **Crop Improvement**, Ludhiana, v. 21, n. 1, p. 44-48, 1994.

VIRK, D. S. Biometrical analysis in Pearl Millet. **Crop Improvement**, Ludhiana, v. 15, n. 1, p. 1-30, 1988.

VIRK, D. S.; MULTANI, D. S.; S.; VIRK, P. S.; VERMA, M. M.; SINGH, N. B. Triple testcross analysis of  $F_2$  and irradiated  $F_2$ -derived lines of *Pisum sativum* L. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, Ottawa, v. 28, p. 732-734, 1986.

VIRK, D. S.; VERMA, M. M.; AULAKH, H. S. Na assesment of some factorial designs for estimation of genetic parameters. **Indian Journal of Genetics**, New Delhi, v. 44, p. 140-146, 1984

WANDHARE, M. R.; GHORPADE, P. B.; PATIL, B. R.; SAKHARE, B. A. Simplified triple test cross analysis in safflower (*Carthamus tinctorius* L.). **Journal of Soils and Crops**, Oxford, v. 13, n. 2, p. 297-299, 2003.

WANGNER, G. P.; LAUBICHER, M. D.; BAGHERI-CHAICHIAN, H. Genetics measurement of epistasis effects. **Genetics**, Austin, v. 102/103, p. 569-580, 1998.

WENER, P.; SMITH, B.; KEARSEY, M. J. Tests of inbred predictions in Brussels sprouts. **Proceedings of the sixth meeting of the biometrics sectuib of Eucarpia**, Oxford, p. 125-139, 1986.

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

WRIGHT, S. Evolution and the genetics of populations, variability within and among natural populations. **University Of Chicago Press**, Chicago, v. 4, 1978.

XU, B.; ZHEN, H.; LU, Q.; ZHAO, S. Three new evidences of the original area of soybean. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 1989, Buenos Aieres. **4. Proceedings**, Buenos Aires, 1989. p.124-128.

YERMANOS, D. M.; ALLARD, R. W. The detection of epistasis gene action in flax.  
**Crop Science**, Madison, v.1, p. 307- 310, 1961.