

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE SANTA CATARINA (UDESC)
CENTRO DE CIENCIAS AGROVETERINÁRIAS (CAV)
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL (PPGPV)

RITA CAROLINA DE MELO

**IMPLICAÇÕES DA EPISTASIA NO MELHORAMENTO GENÉTICO DE RAÍZES E
PARTE AÉREA DO FEIJÃO (*Phaseolus vulgaris L.*)**

LAGES
2022

RITA CAROLINA DE MELO

**IMPLICAÇÕES DA EPISTASIA NO MELHORAMENTO GENÉTICO DE RAÍZES E
PARTE AÉREA DO FEIJÃO (*Phaseolus vulgaris L.*)**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Produção Vegetal, da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora em Produção Vegetal, sob a linha de pesquisa em Melhoramento e Recursos Genéticos.

Orientador: Prof. Dr. Jefferson Luís Meirelles Coimbra

Coorientador: Prof. Dr. João Gilberto Corrêa da Silva

LAGES

2022

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

Melo, Rita Carolina de

Implicações da epistasia no melhoramento genético de raízes e
parte aérea do feijão (*Phaseolus vulgaris L.*) / Rita Carolina de Melo.

-- 2022.

91 p.

Orientador: Jefferson Luís Meirelles Coimbra

Coorientador: João Gilberto Corrêa da Silva

Tese (doutorado) -- Universidade do Estado de Santa Catarina,
Centro de Ciências Agroveterinárias, Programa de Pós-Graduação
em Produção Vegetal, Lages, 2022.

1. Genética quantitativa. 2. Modelo linear generalizado misto. 3.
Grupos gênicos. 4. Segregação transgressiva. 5. Lançamento de
cultivar. I. Coimbra, Jefferson Luís Meirelles. II. Silva, João
Gilberto Corrêa da. III. Universidade do Estado de Santa Catarina,
Centro de Ciências Agroveterinárias, Programa de Pós-Graduação
em Produção Vegetal. IV. Título.

RITA CAROLINA DE MELO

**IMPLICAÇÕES DA EPISTASIA NO MELHORAMENTO GENÉTICO DE RAÍZES E
PARTE AÉREA DO FEIJÃO (*Phaseolus vulgaris L.*)**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Produção Vegetal, da Universidade do Estado de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do grau de Doutora em Produção Vegetal, sob a linha de pesquisa em Melhoramento e Recursos Genéticos.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Jefferson Luís Meirelles Coimbra

Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Membros:

Dr. Altamir Frederico Guidolin

Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Dr. Newton Clóvis Freitas da Costa

Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Dra. Simone Silmara Werner

Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC)

Dr. Dediel Junior Amaral Rocha

Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI)

Lages, 15 de julho de 2022.

Dedico esta Tese aos meus pais Irene e Edevaldo; mais do que qualquer outro ser humano, NUNCA deixaram de acreditar na minha caminhada...

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que de alguma forma contribuíram com a realização desta Pesquisa...

Ao meu orientador e amigo, **Prof. Jefferson Luís Meirelles Coimbra**, por toda a dedicação e motivação em tornar-me um profissional e um ser humano melhor. Nesta longa e sólida caminhada (2012 a 2022) em que tive a oportunidade de ser estudante orientada, desenvolvi conhecimentos sobre teorias, exemplos, conceitos, e muito sobre a *arte de viver!* O Prof. sempre ofereceu todas as *oportunidades para aprender*, e isso tenho certeza ser o grande diferencial na minha jornada, assim como de outros alunos que também buscaram os mesmos objetivos. Isso é ser Professor! Tenho grande respeito e admiração por vossa pessoa e que um dia eu possa praticar e me espelhar, em seu modo de orientar!

Ao meu coorientador e amigo, **Prof. João Gilberto Corrêa da Silva**, pela dedicação e motivação durante todo o período de Doutorado. Sempre muito ativo e disponível para todas as dúvidas,clareando as ideias, além de um grande conselheiro nos melhores e mais desafiadores momentos dessa jornada... Tenho orgulho de dizer que tive um *coorientador que orienta!*

Ao professor e amigo, **Prof. Altamir Frederico Guidolin**, por toda a orientação, conhecimentos e conselhos, extremamente valiosos para mim... Desde que ingressei no grupo (2012), desenvolvi importantes hábitos e habilidades, que apenas observei em vossa pessoa!

Ao **CAV/UDESC** e ao **PPGPV**, que considero minha casa e um centro de referência no Ensino e Pesquisa. Minhas maiores conquistas foram vivenciadas neste lugar...

A todos os órgãos de fomento à Pesquisa, em especial ao **CAPES/CNPq**, do qual recebi em todo este período a demanda social, permitindo a continuidade e finalização de meus estudos.

A minha **família**, especialmente aos meus pais **Irene** e **Edevaldo** e ao meu namorado **Oiéler**, cujo apoio e amor foram incondicionais... Foram e sempre serão, a minha maior torcida!

A todos os membros do **grupo IMEGEM** (atuais e egressos) que contribuíram diretamente ou indiretamente com a execução desta pesquisa.

A todos... muito obrigada!

“If you know you are on the right track, if you have this inner knowledge, then nobody can turn you off... no matter they say”
(Barbara McClintock)

RESUMO

A epistasia pode ser considerada um importante componente da variação genética em caracteres agronômicos do feijão, afetando a seleção de genótipos segregantes. O objetivo deste estudo foi verificar a presença de epistasia em populações oriundas de cruzamentos entre e dentro dos grupos gênicos mesoamericano e andino, como fundamento genético para a compreensão do fenômeno da heterose no caráter distribuição radicular. Foram conduzidos dois experimentos em campo, ambos em delineamento de blocos incompletos, nas safras 2018/19 e 2019/20. Os tratamentos foram compostos por progênies de retrocruzamento, produzidas com base no esquema de cruzamentos Triple Test Cross. No primeiro experimento, foi tomado como referência o cruzamento P₁-BAF50 x P₂-IPR 88 Uirapuru (mesoamericano x mesoamericano), enquanto no segundo foi considerado o cruzamento P₁-BAF53 x P₂-IPR 88 Uirapuru (andino x mesoamericano) além da inclusão dos genitores e das populações segregantes nas gerações F₂ e F₃. Foi avaliada a distribuição radicular (%) segundo método de escavação do solo *in situ* e determinado o percentual das raízes em gabarito. Além disso, foram avaliados outros caracteres de parte aérea (número de legumes, número de grãos, comprimento do primeiro legume, estatura de plantas, ciclo reprodutivo, número de ramos basais). Foi revelado que em cruzamentos dentro do mesmo grupo gênico (mesoamericano x mesoamericano), o efeito aditivo predominou no controle genético da raiz e dos componentes do rendimento de grãos. Enquanto os desvios de dominância e de epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante compreenderam a minoria dos efeitos observados, com menor expressão no caráter raiz, no qual os desvios revelam direções opostas entre as progênies avaliadas. A epistasia aditiva x aditiva não representou um desvio significativo no valor genotípico dos indivíduos, tanto para raiz quanto para os componentes do rendimento de grãos. Por outro lado, em cruzamentos envolvendo genitores de grupos gênicos distintos (andino x mesoamericano), a epistasia aditiva x aditiva foi significativa em 50% dos caracteres avaliados. Este componente genético atuou inibindo o desempenho médio das progênies em relação aos genitores quanto a distribuição radicular, mesmo que identificados desvios de dominância e epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante. Contrariamente, o caráter estatura de plantas o componente de interação aditiva x aditiva não foi identificado, predominando os desvios genéticos de dominância e a identificação de eventos de segregação transgressiva. A presença de epistasia aditiva x aditiva pode dificultar as atividades desenvolvidas em um programa de melhoramento genético. Este fato pode ser contornado com o aumento do número de cruzamentos que são efetuados e / ou o distanciamento genético entre os genitores utilizados no programa. Além

disso, o desenvolvimento deste trabalho permitiu o lançamento do cultivar de feijão preto Caviano, desenvolvido por mutação induzida em sementes do cultivar IPR 88 Uirapuru, com ampla adaptabilidade e um sistema radicular desenvolvido.

Palavras-chave: Genética quantitativa; Modelo linear generalizado misto; Grupos gênicos; Segregação transgressiva; Lançamento de cultivar.

ABSTRACT

Epistasis can be considered an important component of genetic variation in common bean agronomic traits, affecting the selection of segregating genotypes. The aim of this study was to verify the presence of epistasis in populations from crosses between and within the Mesoamerican and Andean gene pools, as a genetic basis for understanding the phenomenon of heterosis in the root distribution trait. Two field experiments were carried out, both in an incomplete block design, in the 2018/19 and 2019/20 crop seasons. The treatments were composed of backcross progenies, produced based on the Triple Test Cross breeding scheme. In the first experiment, the cross P₁-BAF50 x P₂-IPR 88 Uirapuru (Mesoamerican x Mesoamerican) was taken as reference, while in the second experiment, the cross P₁-BAF53 x P₂-IPR 88 Uirapuru (Andean x Mesoamerican) was considered, in addition to the inclusion of parents and segregating populations in the F₂ and F₃ generations. The root distribution (%) was evaluated according to the *in situ* soil excavation method and the percentage of roots in template was determined. In addition, other shoot traits (number of legumes, number of grains, length of the first pod, plant height, reproductive cycle, number of basal branches) were evaluated. It was revealed that in crosses within the same gene pool (Mesoamerican x Mesoamerican), the additive effect predominated in the genetic control of root and grain yield components. While the deviations of dominance and additive x dominant and dominant x dominant epistasis comprised the minority of the observed effects, with less expression in the root trait, in which the deviations reveal opposite directions among the evaluated progenies. The additive x additive epistasis did not represent a significant deviation in the genotypic value of the individuals, both for root and for the components of grain yield. On the other hand, in crosses involving parents of different gene pools (Andean x Mesoamerican), additive x additive epistasis was significant in 50% of the traits. This genetic component inhibited the average performance of the progenies in relation to the parents in terms of root distribution, even if dominance deviations and additive x dominant and dominant x dominant epistasis were identified. On the contrary, for plant height trait, the additive x additive interaction component was not identified, predominating the genetic deviations of dominance and the identification of transgressive segregation events. The presence of additive x additive epistasis can hinder the activities developed in a genetic improvement program. This fact can be overcome by increasing the number of crosses that are carried out and/or the genetic distance between the parents used in the program. In addition, the development of this study allowed the launch of the black bean cultivar Caviano, developed by

induced mutation in seeds of the IPR 88 Uirapuru cultivar, with wide adaptability and a developed root system.

Keywords: Quantitative genetics; Generalized linear mixed model; Gene pools; Transgressive segregation; Cultivar release.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Vista frontal do esquema de avaliação do caráter distribuição radicular em condições de campo. Na ilustração, espaçamento entre plantas dentro da linha de 0,50 m, para permitir a avaliação isolada de uma única planta.32
- Figura 2 - Com a fotografia em laboratório, são atribuídas a cada uma das 60 quadrículas a presença de raiz (1) e ausência de raiz (0). De posse do número total de eventos de presença são quantificados o percentual de raízes no espaço total avaliado (60)....33
- Figura 3 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP) para o caráter raiz em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva (ad + dd) obtido em cada progênie. No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progêñies consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Poisson). * Desvios com 5% de significância pelo teste t.38
- Figura 4 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP) para o caráter número de legumes em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva (ad + dd) obtido em cada progênie. No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progêñies consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Lognormal). * Desvios com 5% de significância pelo teste t.40
- Figura 5 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP para o caráter número de grãos em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva (ad + dd) obtido em cada progênie. No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progêñies consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Lognormal). * Desvios com 5% de significância pelo teste t.41
- Figura 6 - Etapas para avaliação da distribuição de raízes segundo método de escavação do solo: a) Um perfil é aberto no solo ao lado das plantas perpendicularmente à linha de

semeadura, deixando as plantas no solo; b) Após a abertura do perfil, o interior é limpo removendo o excesso de solo entre as raízes e um gabarito é inserido, nas dimensões do perfil (0.5m profundidade x 0.3m largura), subdividido em 60 quadrículas; c) Uma fotografia do conjunto perfil + gabarito é realizada e a presença ou ausência de raízes no espaço é determinada (1 ou 0, respectivamente), indicando o percentual de raízes por planta..... 71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Esperança das médias dos retrocruzamentos e do contraste para epistasia $E = L_1 + L_2 - 2L_3$ em termos de valores genéticos no Triple Test Cross.....	25
Tabela 2 - Análise de variância para os efeitos fixos e componente de variância para efeito aleatório, considerando o caráter raiz em feijão. Indicadas as estimativas de ajuste do modelo para as distribuições Normal e Poisson.....	35
Tabela 3 - Desdobramento parcial do efeito de tratamento para o caráter raiz em feijão. Melhor Predictor Linear Não Viesado (BLUP) para as funções que correspondem aos efeitos genéticos aditivo e epistasia aditiva x aditiva (aa).....	36
Tabela 4 - Análise de variância para os efeitos fixos considerando os caracteres número de legumes (NL) e número de grãos (NG) em feijão.	39
Tabela 5 - Desdobramento parcial do efeito de tratamento para os caracteres número de legumes (NL) e número de grãos (NG) em feijão. Melhor Predictor Linear Não Viesado (BLUP) para as funções que correspondem aos efeitos genéticos aditivo e epistasia aditiva x aditiva (aa).....	42
Tabela 6 - Análise de variância para o efeito fixo de tratamento considerando os caracteres: distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB).....	54
Tabela 7 - Funções preditas (BLUP) com representação parcial dos coeficientes para determinação do efeito aditivo ($L_1+L_2+L_3$) e aditivo x aditivo ($L_1+L_2-2L_3$) considerando modelo com os efeitos fixos: média (μ), repetição (R_i , com dois níveis), tratamento (T_j , com 45 níveis) e o efeito aleatório: bloco(repetição) ($R_k B_l$, com 14 níveis), para os caracteres distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB).	56
Tabela 8 - Efeitos genéticos de dominância (desvios de dominância) e epistasia aditiva x dominante + dominante x dominante (desvios ad + dd) para os caracteres distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB). Indicadas as comparações entre populações segregantes nas gerações F_2 e F_3 versus a média dos pais ($P_1\text{-BAF}53 + P_2\text{-IPR}~88$ Uirapuru).....	58

Tabela 9 - Análise da variação (método dos quadrados mínimos) dos caracteres distribuição radicular (DR) e estatura de plantas (EST) para testes de significância dos genótipos fixos (P_1 e P_2) e segregantes (F_2 , F_3 , L_1 , L_2 e L_3) do cruzamento P_1 -BAF53 x P_2 -IPR 88 Uirapuru.....	60
Tabela 10 - Médias observadas (XO) e médias transformadas (XT) ($\rho = \ln(x / 1 - x)$) do caráter distribuição radicular para o cultivar IPR 88 Uirapuru e as populações derivadas por mutação induzida.....	71
Tabela 11 - Rendimento de grãos (kg ha^{-1}) do cultivar Caviano e cultivares testemunhas (BRS Campeiro e IPR Tuiuiú) para cada local avaliado, época e safra agrícola no estado de Santa Catarina.....	72
Tabela 12 - Estimativas dos parâmetros de adaptabilidade (β) e estabilidade (σ^2_d) genotípicas obtidos por meio de regressão linear (Eberhart e Russel, 1966).....	73

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	17
2	HIPÓTESES	18
3	OBJETIVOS.....	19
3.1	GERAL	19
3.2	ESPECÍFICOS	19
4	JUSTIFICATIVA.....	20
5	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	22
6	ESTRUTURA GENÉTICA DO CARÁTER RAIZ EM CRUZAMENTO ENTRE GENÓTIPOS MESOAMERICANOS DE FEIJÃO	29
6.1	INTRODUÇÃO	29
6.2	MATERIAL E MÉTODOS	30
6.2.1	Delineamento experimental e delineamento genético	30
6.2.2	Variáveis resposta	31
6.2.3	Análise estatística	33
6.3	RESULTADOS.....	35
6.4	DISCUSSÃO	42
7	IMPLICAÇÕES DA EPISTASIA ADITIVA X ADITIVA NO MELHORAMENTO GENÉTICO DO FEIJÃO	48
7.1	INTRODUÇÃO	48
7.2	MATERIAL E MÉTODOS	49
7.2.1	Genótipos e local de avaliação.....	50
7.2.2	Caracteres avaliados	51
7.2.3	Análise estatística	52
7.3	RESULTADOS.....	54
7.4	DISCUSSÃO	60
7.4.1	Por que a epistasia aditiva x aditiva ocorre em certos caracteres e em outros não?	63
7.4.2	Existe relação entre a epistasia aditiva x aditiva com o desempenho médio das progêniess?	64
7.4.3	Qual a implicação real da epistasia ou como explorar devidamente esta interação em um programa de melhoramento de feijão?.....	65

8 CAVIANO: CULTIVAR DE FEIJÃO PRETO COM SISTEMA RADICULAR MELHORADO E DE AMPLA ADAPTABILIDADE	67
8.1 INTRODUÇÃO	67
8.2 MÉTODO DE MELHORAMENTO	68
8.3 CARACTERÍSTICAS DO CULTIVAR	70
8.3.1 Distribuição radicular em condições de campo.....	70
8.3.2 Rendimento de grãos e adaptabilidade genotípica.....	72
8.3.3 Caracteres para colheita mecanizada	73
8.4 PRODUÇÃO DE SEMENTES BÁSICAS	73
8.5 CONCLUSÕES	74
9 CONSIDERAÇÕES FINAIS	75
REFERÊNCIAS	78
APÊNDICE A - PRECIPITAÇÃO PLUVIOMÉTRICA EM 2018/19.....	86
APÊNDICE B - CARACTERES AVALIADOS NA SAFRA 2018/19.	87
APÊNDICE C - PRECIPITAÇÃO PLUVIOMÉTRICA EM 2019/20.....	88
APÊNDICE D - REPRESENTAÇÃO COMPLETA DA FUNÇÃO PREDITA DE ESTIMAÇÃO DO COMPONENTE EPISTÁTICO ADITIVO X ADITIVO (L₁ + L₂ - 2L₃) NO CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR.....	89
APÊNDICE E - MEDIDAS DESCRIPTIVAS PARA AS POPULAÇÕES FIXAS (P₁-BAF53 E P₂-IPR 88 UIRAPURU) E SEGREGANTES (F₂ E F₃).....	90

1 INTRODUÇÃO

O feijão constitui uma das culturas que apresentam elevada sensibilidade aos principais estresses abióticos que afetam a agricultura – seca e deficiências nutricionais estão entre os fatores mais citados. A maioria dos cultivos de feijão (tanto em nível nacional como internacional) são realizados em áreas marginais e com baixo investimento de insumos. Aliado a isso, as previsões climáticas são pouco animadoras, exigindo cada vez mais do pesquisador habilidades e medidas que ajudem os ecossistemas a se manterem resilientes. Neste âmbito, toda iniciativa que torne os ambientes de produção mais sustentáveis deve ser reconhecida. Entre estas atitudes sustentáveis, o menor consumo de água pela agricultura e a utilização racional de fontes minerais podem ser considerados essenciais. Neste sentido, o desenvolvimento de genótipos que exibam raízes mais proeminentes, pode ser uma alternativa promissora. Isto porque raízes mais distribuídas no solo, permitem uma exploração mais efetiva de camadas inferiores, onde há maior disponibilidade de água nos períodos de seca. Além disso, também permitem maior absorção de fósforo, que é um elemento de mobilidade limitada no solo, mas essencial ao cultivo do feijão.

Entretanto, o desenvolvimento de constituições genéticas com sistema radicular proeminente, e ao mesmo tempo, que mantenha a produção de grãos satisfatória, tem sido um dos maiores desafios impostos ao melhoramento genético. Isto porque, a expressão do caráter e sua forte interação com o ambiente, sugere uma elevada complexidade genética envolvida, o que tem dificultado a transferência de alelos favoráveis deste caráter para as cultivares de feijão utilizadas atualmente. Assim, toda iniciativa que leve em consideração o conhecimento amplo da variância genética envolvida nos caracteres, pode permitir decisões mais coerentes sobre a seleção de genótipos superiores.

Prevendo a importância que este assunto teria nos tempos atuais, o sistema radicular da cultura do feijão tem sido avaliado há mais de 10 anos, em grupo de pesquisa situado em Lages, com a fenotipagem praticada em condições de campo. Ao longo destes anos, foram geradas populações segregantes com o intuito de responder à inúmeras indagações, como: a herança predominante, relações com o hábito de crescimento da cultura, número de repetições que devem ser avaliadas nos experimentos, as relações genéticas entre grupos gênicos distintos e a identificação de progênies superiores aos pais quanto ao caráter em questão. No entanto, a identificação de constituições genéticas transgressivas foi considerada uma exceção à regra. Neste sentido, uma das hipóteses possíveis para este comportamento foi a presença de epistasia atuando sobre o caráter distribuição de raízes.

2 HIPÓTESES

- a) A manifestação de heterose no caráter distribuição radicular em feijão é dependente da epistasia, sendo a ausência de interações do tipo dominante x dominante a causa da não expressão de vigor híbrido;
- b) O cruzamento entre distintos grupos gênicos em feijão não revela heterose para a distribuição radicular em virtude da presença de interações epistáticas do tipo aditiva x aditiva que são desfeitas durante o processo de hibridação dirigida;
- c) Efeitos epistáticos significativos podem ser detectados igualmente para a distribuição radicular e outros caracteres relacionados a produção de grãos.

3 OBJETIVOS

3.1 GERAL

Verificar a presença de epistasia em cruzamentos entre e dentro dos grupos gênicos mesoamericano e andino, como fundamento genético para a compreensão do fenômeno da heterose no caráter distribuição radicular em feijão.

3.2 ESPECÍFICOS

- a)* Verificar a presença de epistasia para a distribuição radicular em feijão utilizando delineamento genético específico para esta finalidade.
- b)* Verificar a presença de epistasia entre e dentro dos grupos gênicos (mesoamericanos e andinos) e a sua relação com a manifestação de heterose nesses grupos.
- c)* Verificar os desvios de dominância e epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante que ocorrem para distribuição radicular e caracteres de parte aérea.
- d)* Desenvolver um cultivar de feijão adaptado às condições de cultivo de Santa Catarina e com ampla distribuição radicular.

4 JUSTIFICATIVA

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é um dos principais alimentos nacionais e que compõem a renda de centenas de agricultores familiares. Entretanto, previsões revelam escassez de água, associado a mobilidade limitada de nutrientes que pode comprometer o crescimento e desenvolvimento pleno desta cultura (BISHOPP; LYNCH, 2015; WASSON *et al.*, 2012). O melhoramento genético do sistema radicular tem sido considerado uma promessa para atenuar estes estresses que acometem a cultura do feijão, além de ser uma estratégia sustentável para os agricultores que utilizam de forma limitada recursos hídricos e nutricionais (FESS; KOTCON; BENEDITO, 2011).

A ideia de "melhorar" o sistema radicular das culturas existe há muito tempo, mas o progresso tem sido lento e qualquer melhoria que tenha ocorrido até agora, tem sido em grande parte precipitada, em vez de deliberada (GREGORY, 2006). Isto porque, para o melhoramento deste caráter torna-se fundamental o conhecimento da variância genética e consequentemente os métodos de condução e seleção de populações segregantes. Porém, o que vem sendo observado em inúmeras pesquisas é a complexidade genética envolvida neste caráter, podendo ele não ser explicado apenas por um modelo aditivo dominante. Ou seja, o efeito combinado de dois ou mais genes sobre o fenótipo raiz não pode ser predito a partir da soma dos seus efeitos separadamente (FALCONER; MACKAY, 1996). Logo, na ausência de um modelo aditivo dominante, e assumindo que possam ocorrer interações gênicas, tais como a epistasia, pode ser adotado um modelo genético baseado em componentes da variância genética, e decompor a epistasia em diferentes tipos – aditiva x aditiva (σ_{AA}), aditiva x dominante (σ_{AD}) e dominante x dominante (σ_{DD}) – de acordo com a ação individual dos locos.

A maioria dos modelos utilizados para a estimação dos componentes de variância genética consideram apenas a variância genética aditiva e de dominância (modelo aditivo dominante), assumindo ausência de epistasia, em virtude deste fenômeno ser considerado raro e de pouca importância (KEARSEY; JINKS, 1968). Embora essa suposição possa ser razoável para alguns caracteres em determinadas populações, é improvável a ausência de interações não aleléricas em um sistema genético associado a um caráter quantitativo (STUBER; MOLL, 1971).

O conhecimento da herança dos caracteres é um importante pré-requisito para o sucesso dos programas de melhoramento genético que visam explorar de maneira eficiente a variabilidade genética disponível nas populações a serem melhoradas. E fundamentalmente, compreender os fenômenos genéticos gerados em função de cada tipo de variância genética, tais fenômenos como a heterose e endogamia. Particularmente, a importância da epistasia na

herança de caracteres quantitativos ainda não é bem entendida. Alguns estudos têm relatado a importância deste componente na herança tanto de espécies alógamas (SOFI; RATHER; WARSI, 2007; WOLF; HALLAUER, 1997), como de autógamas (ARAÚJO; ANTUNES; TEIXEIRA, 2005; BOREL; RAMALHO; ABREU, 2016; LI *et al.*, 1997). Outros estudos, têm verificado o seu envolvimento na manifestação de fenômenos importantes como a heterose e endogamia (KUSTERER *et al.*, 2007).

No caso do caráter distribuição radicular em feijão, tem sido demonstrado que o mesmo é controlado por genes aditivos (DE MELO *et al.*, 2016). Estes autores trabalharam com raiz em condições de campo em cinco gerações segregantes e constataram que a média dos filhos se igualava a média dos pais, caracterizando a herança aditiva. Entretanto, outros trabalhos buscando elucidar a presença de heterose no caráter distribuição radicular revelaram que hibridações com genitores dentro dos grupos, como entre grupos gênicos (mesoamericanos e andinos) não expressam heterose significativa, ainda que incontestavelmente, revelem heterose para outros caracteres ao recombinar genitores com elevada divergência (GRIGOLO *et al.*, 2021). Estes resultados incitaram questionamentos quanto a possível presença de interações gênicas governando a expressão deste caráter.

A ocorrência de epistasia pode ser responsável pelo baixo desempenho de progênies segregantes nos cruzamentos entre subgrupos da mesma espécie (como no caso do feijão, os grupos Andinos e Mesoamericanos). Em algumas situações, a população resultante de alguns cruzamentos revela heterose negativa (JOHNSON; GEPTS, 1999; LI *et al.*, 1997; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2012). Em estudos sobre evolução envolvendo modelos teóricos, é demonstrado que em populações que sofreram efeito de gargalo genético ou subdivisão, a variância epistática pode ser convertida em variância genética aditiva, sobre a qual atua a seleção natural, permitindo assim, uma rápida adaptação dessa população a novos ambientes (GOODNIGHT, 1988). Dessa forma, em espécies que possuem uma base genética estreita, o componente aditivo x aditivo da variância epistática é um dos mecanismos pelo qual o progresso com a seleção é mantido nessas populações.

Assim, torna-se fundamental o conhecimento dos diferentes fatores genéticos que afetam caracteres quantitativos de importância agronômica promovendo o planejamento dos programas de melhoramento genético que visam explorar de maneira eficiente a variabilidade genética disponível.

5 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

O feijão é uma espécie autógama, diplóide ($2n = 2x = 22$) e pertence a família Fabaceae. Esta cultura pode constituir uma excelente alternativa para diversificação de rotação de culturas em sistemas produtivos de soja e milho. O Brasil é um dos principais consumidores de feijão em todo mundo, sendo uma fonte primária de proteína na dieta da população brasileira. A maioria dos cultivares de feijão utilizados no país apresenta de 20 a 25% de proteína (VIEIRA; JÚNIOR; BORÉM, 2013). Atualmente, o Brasil é considerado o maior produtor e consumidor mundial de feijão. Estima-se que a área plantada com esta cultura é de 2,8 milhões de hectares, com uma produção de grãos de 3,1 milhões de toneladas e produtividade de grãos de 1.113 kg ha^{-1} (CONAB, 2022). Claramente, a produtividade total de grãos é considerada baixa quando comparada a outras leguminosas (como a soja, por exemplo), ainda que algumas regiões agrícolas isoladas superem a produtividade citada.

A produtividade de grãos é fortemente afetada pelo ambiente e entre os diversos fatores abióticos que limitam o rendimento agrícola, a seca é considerada a maior preocupação da agricultura contemporânea (HEINEMANN *et al.*, 2017). Com as alterações climáticas, os problemas de ambiente – principalmente os estresses hídricos e térmicos – tendem a ser potencializados. A influência destes fatores ocorre de maneira imprevisível, e altera-se ano a ano, região a região agravando os prejuízos causados (ASSEFA *et al.*, 2015).

Associado a estes fatores, a maioria dos produtores de feijão no Brasil e no mundo, independentemente do nível tecnológico, investem pouco em fertilização e irrigação e seus cultivos predominam em áreas marginais (FESS; KOTCON; BENEDITO, 2011). Mais especificamente, cerca de 60% da produção mundial de feijão ocorre em áreas com risco de seca (BEEBE *et al.*, 2008). No Brasil, aproximadamente 93% (2,8 milhões de hectares) da área de produção de feijão estão sob condições de sequeiro. O feijão é adaptado a climas quentes e amenos, com temperaturas médias ótimas durante o ciclo de 18 a 24°C, sendo pouco tolerante a fatores extremos de ambiente, comparativamente a outras leguminosas. Assim, em condições de estresses abióticos, sua produção pode ser severamente afetada.

Pesquisas em todo mundo revelam que a arquitetura do sistema radicular é a promessa para melhoria da produtividade agrícola, pois resulta em plantas mais eficientes no uso dos recursos hídricos e nutricionais: *i)* Genótipos com sistema radicular mais profundo possuem maior capacidade de absorção de água em condições de seca; *ii)* Genótipos com um maior sistema radicular revelam maior capacidade na absorção de nutrientes, principalmente fósforo,

já que a capacidade de absorção está relacionada ao volume de solo explorado pelas raízes (BISHOPP; LYNCH, 2015; HERDER *et al.*, 2010; LYNCH, 2007; WASSON *et al.*, 2012).

Apesar da expressiva importância das raízes como um caráter relacionado a tolerância aos principais estresses abióticos, a seleção deste caráter, principalmente em condições de campo não tem sido uma rotina nos programas de melhoramento vegetal. Por razões práticas, os esforços dos melhoristas são focados tipicamente em melhorias nas características acima do solo com ênfase óbvia sobre o rendimento de grãos. Embora estes esforços tenham sido fundamentais para o avanço da produção agrícola atualmente, os futuros aumentos de produtividade são suscetíveis às características de ambiente, sendo o estudo da distribuição radicular, inevitável. Tal como outros caracteres quantitativos, o sistema radicular é complexo, pois é controlado por vários genes (GREGORY, 2006). Associado a isto, a fenotipagem deste caráter é laboriosa, o que explica a inexpressiva quantidade de trabalhos científicos em condições de campo e com populações segregantes.

Dentre as iniciativas que buscaram estudar o comportamento genético das raízes, podem ser citadas duas linhas principais: *i*) Aquisição de fósforo: pesquisas relacionadas a identificação de variações genéticas em pelos radiculares em cevada (GAHOONIA; NIELSEN, 2004), em feijão (YAN *et al.*, 2004) e em milho (DOVALE *et al.*, 2013) e *ii*) Tolerância ao estresse hídrico: pesquisas relacionadas ao estudo da variação genética em caracteres como diâmetro, comprimento e densidade de raízes em trigo (WASSON *et al.*, 2012), milho (JARAMILLO *et al.*, 2013) e feijão (HO *et al.*, 2005).

Segundo as bases da genética clássica, todo o caráter quantitativo é regido pela equação fundamental em que o fenótipo é igual a expressão do genótipo mais o efeito de ambiente. Quanto ao efeito genético, podem ser assumidos três tipos de ação gênica: *i*) Aditiva (σ_A), *ii*) Dominante (σ_D) ou *iii*) Epistática (σ_I), sendo as duas primeiras interações alélicas, enquanto a terceira, um tipo de interação gênica. Na interação alélica aditiva o efeito médio de cada alelo contribui na formação de um fenótipo. Na interação dominante, este efeito não corresponde à média, pois os alelos dominantes controlam a expressão do caráter, sendo que genes com alelos em heterozigose ou homozigotos dominantes, revelam o mesmo valor na contribuição do fenótipo (FALCONER; MACKAY, 1996). Considera-se que dentre os tipos de ação gênica, a interação alélica aditiva revela maior eficiência em programas de melhoramento de plantas, pois permite a fixação da característica e, consequentemente, uma seleção de plantas mais efetiva.

Quanto as interações gênicas, Bateson em 1904 foi o primeiro a descrever uma interação gênica responsável pelo controle do caráter formato da crista de galinhas. Neste tipo de

interação gênica, a interação entre alelos dominantes de diferentes genes resultava em novos fenótipos (como o formato da crista noz *R_E_*), gerando distorções nas segregações mendelianas típicas de um caráter controlado por dois genes com dois alelos. Na genética mendeliana, as interações gênicas são consideradas sem o efeito da epistasia, em que basicamente a interação entre alelos dominantes ou alelos recessivos resultam em novos fenótipos. Já os casos de interações gênicas com epistasia são definidos quando um alelo mutante de um gene mascara a expressão de um alelo mutante de outro gene e expressa seu próprio fenótipo (GRANER, 1950). No decorrer deste texto, o termo epistasia será utilizado como sinônimo de interação gênica.

Apesar da existência de diversos tipos de ação gênica, a maioria dos modelos utilizados para a estimativa dos componentes da variação genética consideram apenas o modelo aditivo dominante, ou seja, assumem ausência de epistasia por ser considerada rara e aparentemente, de pouca importância. Embora essa suposição possa ser provável para alguns caracteres de determinadas populações; é pouco provável a ausência de epistasia em um caráter quantitativo (STUBER; MOLL, 1971). Em caracteres quantitativos (a maioria dos caracteres de importância econômica nas plantas cultivadas), provavelmente algumas interações genéticas devem desempenhar um papel fundamental em sua expressão.

A desconsideração da variância epistática na maioria dos modelos genéticos utilizados para estudar herança de caracteres quantitativos é devido ao fato que sua inclusão no modelo dificulta a estimativa dos componentes da variância genética. Entre as causas desta dificuldade, pode-se elencar a utilização de delineamentos genéticos apropriados que geralmente envolvem experimentos complexos, comparado aos delineamentos genéticos utilizados comumente em estudos de herança (delineamentos I, II e III de Comstock e Robinson e os dialelos). Outro fator, é que as variâncias epísticas aditiva x aditiva (σ_{AA}), aditiva x dominante (σ_{AD}) e dominante x dominante (σ_{DD}), são por natureza difíceis de estimar de maneira independente da variância aditiva (σ_A) e da variância de dominância (σ_D), pois na covariância entre parentes, os coeficientes para a variância epistática são quadrados ou produtos dos coeficientes (σ_A) e (σ_D). E, consequentemente, os coeficientes (σ_A) e (σ_{AA}) estão correlacionados, podendo conduzir a multicolinearidade (BERNARDO, 2002).

Para o estudo dos efeitos da epistasia em caracteres quantitativos, um método que vem se destacando é o Triple Test Cross (TTC), desenvolvido por Kearsey e Jinks (1968), também conhecido por “Cruzamento de três testadores”. Por se tratar de uma análise altamente informativa, esse método tem sido bastante utilizado para estudar a estrutura genética dos caracteres em diversas culturas alógamas e autógamas (ARAÚJO; ANTUNES; TEIXEIRA,

2005; WOLF; HALLAUER, 1997), sendo capaz de testar a presença de epistasia, além de fornecer estimativas não viesadas das variâncias aditivas e de dominância, sob a ausência de epistasia.

O delineamento TTC corresponde a uma extensão do Delineamento III - Carolina do Norte (COMSTOCK; ROBINSON, 1952). Neste delineamento, uma amostra aleatória de plantas da geração F₂ do cruzamento de linhagens contrastantes é retrocruzada com ambos os genitores (P₁ e P₂) e com a geração F₁, gerando progênies em três gerações de retrocruzamentos. Considerando um modelo simples de um loco com dois alelos (A¹ e A²) observa-se a esperança das médias dos três tipos de retrocruzamentos em termos de valores genéticos (Tabela 1).

Tabela 1 - Esperança das médias dos retrocruzamentos e do contraste para epistasia E = L₁ + L₂ – 2L₃ em termos de valores genéticos no Triple Test Cross.

Genótipos F ₂	Freq.	Testadores			Contraste E = L ₁ + L ₂ – 2L ₃
		P ₁ A ¹ A ¹ (L ₁)	P ₂ A ² A ² (L ₂)	F ₁ A ¹ A ² (L ₃)	
A ¹ A ¹	1/4	m + a	m + d	m + 1/2a + 1/2d	0
A ¹ A ²	1/2	m + 1/2a + 1/2d	m - 1/2a + 1/2d	m + 1/2d	0
A ² A ²	1/4	m + d	m - a	m - 1/2a + 1/2d	0
Média		m + 1/2a + 1/2d	m - 1/2a + 1/2d	m + 1/2d	0

Fonte: KEARSEY; POONI (1996).

O modelo apresentado pode ser estendido para mais locos. Na ausência de epistasia o valor esperado do contraste “E = L₁ + L₂ – 2L₃” é igual a zero. As somas de quadrados podem ser desdobradas em epistasia aditiva x aditiva, aditiva x dominante e dominante x dominante. Este método revela validade geral para investigar qualquer população, independente das frequências gênicas ou do sistema de acasalamento, por isso, chamado de “teste inequívoco para a epistasia” (KEARSEY; JINKS, 1968).

Na literatura, existem relatos do envolvimento de efeitos epistáticos na herança de diversos caracteres de importância agronômica na cultura do arroz (SALEEM, 2005), trigo (EL-NAHAS, 2015), milho (SOFI; RATHER; WARSI, 2007; WOLF; HALLAUER, 1997), soja (ARAÚJO; ANTUNES; TEIXEIRA, 2005) e feijão (BOREL; RAMALHO; ABREU, 2016; JOHNSON; GEPTS, 2002). Outros estudos, têm verificado o envolvimento da epistasia na manifestação de fenômenos como a heterose e a endogamia (KUSTERER *et al.*, 2007; MELCHINGER *et al.*, 2007).

A heterose é considerada um dos fenômenos mais significativos na biologia (KHOTYLEVA; KILCHEVSKY; SHAPTURENKO, 2017). Tema de publicações há mais de

100 anos, as primeiras forneceram as bases para criação dos híbridos, não apenas em milho, mas em outras culturas valiosas. Essa elevada significância da heterose serviu como um impulso para estudar os mecanismos genéticos desse fenômeno único e o desenvolvimento de modelos teóricos. Foram propostos três modelos teóricos para explicação da heterose, baseados nas interações alélicas: dominância, sobredominância e baseado em interações gênicas (epistasia).

Com relação a *hipótese da dominância*, foi sugerido que o vigor híbrido pode advir da ação e interação de alelos dominantes favoráveis, situados em vários locos gênicos. Em outras palavras, se for assumido que a dominância está positivamente correlacionada com o vigor, o cruzamento de duas linhagens endogâmicas pode resultar em maior vigor, comparativamente às linhagens genitoras em conjunto. Estes autores, postularam a existência de uma correlação positiva entre os alelos recessivos e os efeitos deletérios. Com base nesta hipótese, as plantas autógamas são portadoras de genes deletérios recessivos, que, em muitos casos, permanecem acobertados pelos alelos dominantes. Com as sucessivas gerações de autofecundações e aumento da homozigose, resulta na depressão causada pela endogamia, sendo nada mais do que a expressão dos alelos recessivos deletérios. O conceito que muitos melhoristas têm de que o ganho genético resultante do processo de endogamia e subsequente hibridação é devido à eliminação de alelos indesejáveis, pode ser fundamentado nesta hipótese. Por esta hipótese, uma planta homozigota dominante para a totalidade de seus genes será mais vigorosa possível e não segregará, transmitindo indeterminadamente por autofecundação seu destacado valor produtivo. Esta planta que jamais apareceu é, segundo os defensores dessa teoria, impossível de formar-se pelo número extremamente elevado de genes que tem uma planta associado a normal ligação existente entre genes dominantes e recessivos. Já a *hipótese da sobredominância* supõe a existência de um estímulo fisiológico para o desenvolvimento, o qual aumenta com a diversidade dos gametas. Essa hipótese supõe que a combinação heterozigótica dos alelos de um loco é superior a qualquer uma das combinações homozigotas (EAST, 1908).

Por fim, a *hipótese da epistasia*, em que a heterose é resultado da complexa interação de produtos gênicos em diferentes locos. Para a manifestação da heterose, seria necessário por exemplo, alelos favoráveis em todos os locos, como nos casos de epistasia 9:7. Nestes casos, considerando a ação gênica complementar, os genitores A_bb e aaB_ apresentam valor relativo igual a zero e o híbrido AaBb do cruzamento entre estes genitores poderá expressar heterose em valor relativo igual a dois. O modelo padrão aditivo dominante da depressão por endogamia e heterose prediz que deve haver um declínio linear na performance com a endogamia. Em contraste, na presença de interações entre os genes, ocorre uma alteração não linear na performance com a endogamia (GOODNIGHT, 1999).

Considerando os tipos de variância genética possíveis e seus efeitos sobre os diferentes fenômenos genéticos, como a heterose e endogamia, tem sido demonstrado que o caráter distribuição radicular é controlado por genes aditivos (DE MELO *et al.*, 2016). Estes autores trabalharam com cinco gerações segregantes em condições de campo e constataram que a média dos filhos se igualava a média dos pais, caracterizando a herança aditiva. Entretanto, outros trabalhos buscando elucidar a presença de heterose no caráter distribuição radicular revelaram que hibridações com genitores dentro dos grupos, como entre grupos gênicos (mesoamericanos e andinos) não expressam uma heterose significativa (GRIGOLO *et al.*, 2021).

Particularmente, o feijão revela dois eventos independentes de domesticação e um terceiro de menor expressão, originando os diferentes grupos gênicos, os quais diferem em algumas características, como variações no teor de faseolina (principal proteína das sementes de feijão) e o tamanho da semente (FREYRE *et al.*, 1996). Os feijões com faseolina tipo *S* predominam no México e na América Central, ao passo que no Sul dos Andes predominam os tipos *T*, *C*, *H* e *A*. O tipo *B* somente foi encontrado em feijões da Colômbia. Associações entre o tipo de faseolina e o tamanho da semente também foram verificadas. Genótipos de feijão com os tipos de faseolina *T*, *C*, *H* e *A* tem sementes maiores que os genótipos com os tipos *S* e *B*. Combinando as informações dos tipos de faseolina e o tamanho das sementes, foi proposta a existência de três centros de domesticação do feijão: *i) Origem México e na América Central*: predominância de feijões de grãos pequenos (massa de 100 sementes < 25 g) e faseolina tipo *S*; *ii) Origem Colômbia*: sementes pequenas e faseolina *B*; *iii) Sul dos Andes (Peru ao Noroeste da Argentina)*: feijões grandes (massa de 100 sementes > 25 g) com faseolina tipos *T*, *A*, *C* e *H* (GEPTS *et al.*, 1986).

Além das diferenças observadas nas sementes, estes genótipos revelam diferenças genéticas para eficiência fotossintética (massa específica da folha, teor de clorofila, densidade de estômatos), tolerância a doenças e produção de grãos. Assim, devido à imensa variabilidade genética entre os diferentes grupos gênicos, surgiu a possibilidade de realização de cruzamentos entre eles. Ainda que, com os obstáculos enfrentados – incompatibilidade e o baixo desempenho da população segregante – as hibridações entre estes genótipos têm sido realizadas com o intuito de ampliar a base genética e transferir alelos de interesse. Assim, esta divergência poderia ser capitalizada para o desenvolvimento de genótipos com sistema radicular melhorado.

De fato, alguns estudos revelam que a ocorrência de epistasia pode ser responsável pelo baixo desempenho de progênies segregantes nos cruzamentos entre subgrupos da mesma espécie (como no caso do feijão, os grupos Andinos e Mesoamericanos). Em algumas situações, a população resultante de alguns cruzamentos revela heterose negativa. Uma explicação advém

do fato de que o feijão foi domesticado em regiões distintas. Em virtude do isolamento em condições diferentes os grupos gênicos desenvolveram interações epistáticas que são responsáveis pela adaptação nas regiões de origem, quando essas combinações são desfeitas ocorre perda de adaptação (JOHNSON; GEPTS, 2002; LI *et al.*, 1997; MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2012). Estudos envolvendo modelos teóricos têm demonstrado que em populações que sofreram efeito de gargalo genético ou subdivisão, a variância epistática pode ser convertida em variância genética aditiva, sobre a qual atua a seleção natural permitindo, assim, uma rápida adaptação dessa população a novos ambientes (GOODNIGHT, 1988). Dessa forma, em espécies que possuem uma base genética estreita, o componente aditivo x aditivo da variância epistática pode ser um dos mecanismos pelo qual o progresso com a seleção foi mantido nessas populações.

6 ESTRUTURA GENÉTICA DO CARÁTER RAIZ EM CRUZAMENTO ENTRE GENÓTIPOS MESOAMERICANOS DE FEIJÃO¹

6.1 INTRODUÇÃO

O número de estudos relacionados ao sistema radicular das culturas agrícolas cresceu excessivamente na última década (BÁRZANA; CARVAJAL, 2020; BURRIDGE *et al.*, 2016, 2019; MULLER *et al.*, 2019). As tensões climáticas e a necessidade de produzir alimentos em quantidade e qualidade mesmo em condições limitantes de cultivo, acentuaram o interesse em estudar os caracteres “escondidos” no solo (BISHOPP; LYNCH, 2015). As raízes das plantas desempenham papel na absorção de nutrientes e água, logo estão relacionadas à atividade de fotossíntese e sustentam diretamente a produtividade agrícola das culturas (TRACY *et al.*, 2020). A cultura do feijão é considerada a principal leguminosa envolvida no consumo direto pelos humanos. Entretanto, é considerada uma cultura altamente sensível aos principais estresses abióticos, tal como a toxicidade por alumínio (AMBACHEW; BLAIR, 2021) e o déficit hídrico (HEINEMANN *et al.*, 2017). Neste sentido, o estudo das raízes pode auxiliar no desenvolvimento de genótipos com maior plasticidade nestes cenários.

Buscando amenizar estas limitações, os programas de melhoramento têm avançado na caracterização genética das raízes em acessos (POLANÍA *et al.*, 2012), no entendimento dos caracteres radiculares e sua relação com a adaptação à seca (LANNA *et al.*, 2016; POLANIA *et al.*, 2017; ROSALES *et al.*, 2012), no desenvolvimento de métodos de fenotipagem (BURRIDGE *et al.*, 2016) e em abordagens moleculares sofisticadas como o mapeamento de QTLs (TERAN *et al.*, 2019). Entretanto, a incorporação deste caráter em um programa de melhoramento e a geração de constituições genéticas superiores será possível apenas com o conhecimento claro da estrutura genética das populações. Entendendo como as populações segregantes se comportam ao longo das gerações de autofecundação, o melhorista pode articular suas estratégias, definir os cruzamentos, os métodos de melhoramento e a pressão de seleção a ser adotada (BOS; CALIGARI, 1995).

O estudo do controle genético de um caráter poligênico como a raiz, é mediado pelo relacionamento entre indivíduos aparentados, considerando delineamento de cruzamento específico (NDUWUMUREMYI; TONGOONA; HABIMANA, 2013). De posse das

¹ Artigo publicado em: de Melo R.C.; Cerutti P.H.; Nardello F.A.C.; Guidolin A.F.; da Silva J.G.C.; Coimbra J.L.M. (2022). Genetic structure of root distribution in genotype crosses of Mesoamerican common bean. Genet. Mol. Res. 21(1): GMR18986. <https://doi.org/10.4238/gmr18986>

populações segregantes, podem ser determinados *i*) o valor genético dos indivíduos, que é a soma dos efeitos médios dos genes, *ii*) os desvios atribuídos a dominância, que são as interações entre os alelos dentro do loco e *iii*) os desvios atribuídos a epistasia, que são desvios adicionais derivado de combinações não aditivas (FALCONER; MACKAY, 1996). A inclusão deste último componente do valor genotípico tem sido rara em modelos de estudo de herança genética. A importância da epistasia na herança dos caracteres quantitativos ainda não é bem entendida, motivo pelo qual a maioria dos modelos desconsideravam esse efeito genético (KEARSEY; JINKS, 1968).

A epistasia está profundamente integrada aos modelos de genética quantitativa para prever semelhanças entre parentes (HANSEN, 2013). Além de ser considerada no envolvimento de fenômenos como a heterose e a endogamia (KUSTERER *et al.*, 2007; MELCHINGER *et al.*, 2007; SHANG *et al.*, 2016; SHEN *et al.*, 2014). Ou seja, este efeito genético pode ser explorado tanto nas culturas alógamas (em se se explora a heterose) como nas autógamas (produção de linhagens). Programas de melhoramento de milho que visam a formação de híbridos por exemplo, são extremamente efetivos na seleção de combinações epistáticas favoráveis. Porque as gerações de endogamia são conduzidas simultaneamente com a avaliação dos híbridos e as combinações favoráveis podem ser fixadas nas linhagens (LAMKEY; SCHNICKER; MELCHINGER, 1995). Em culturas autógamas como o feijão, apenas o componente aditivo x aditivo revela importância, pois estes efeitos podem ser fixados ao longo das gerações de autofecundação.

Diante do exposto, considerando que o conhecimento da variação herdável é primordial para definição correta do tipo de seleção de constituições genéticas superiores, o objetivo deste estudo foi determinar os efeitos aditivos e não aditivos que atuam sobre a herança da raiz, tomando como base um cruzamento dirigido entre genótipos mesoamericanos de feijão.

6.2 MATERIAL E MÉTODOS

6.2.1 Delineamento experimental e delineamento genético

O experimento foi realizado em campo no município de Lages (Santa Catarina, Brasil) durante os meses de dezembro/2018 a março/2019 (época recomendada para o cultivo de feijão em Lages). As características do local, o solo e atributos físicos / químicos, bem como as condições meteorológicas vigentes durante a condução do experimento estão descritas no APÊNDICE A.

As progêneres utilizadas no ensaio foram conduzidas em um delineamento experimental de blocos incompletos parcialmente balanceado 15 x 5 (75 tratamentos), com duas repetições. A unidade experimental ou parcela consistiu em duas linhas de 1,50 m. Em cada linha foram semeadas três sementes, totalizando seis plantas na parcela. A densidade de plantas (espaçamento de 0,50 m entre plantas na linha e entrelinha) permite o desenvolvimento máximo de raízes de uma única planta de feijão, sem obstáculos ou bloqueios físicos. Desta forma, proporciona a comparação entre tratamentos e a determinação dos componentes genéticos.

Baseado no princípio de escolha de genótipos contrastantes para estudo da herança de um caráter, avaliações em anos anteriores permitiram qualificar BAF50 (acesso do Banco Ativo de Germoplasma de feijão da Universidade do Estado de Santa Catarina - UDESC) e IPR Uirapuru (cultivar comercial oriunda do programa de melhoramento genético do Instituto Agronômico do Paraná - IAPAR) como adequados para este estudo. A distribuição radicular média dos genitores é 57% (BAF50) e 35% (IPR Uirapuru). Além disso, os genitores são contrastantes quanto ao hábito de crescimento, tipo III (BAF50) e tipo II (IPR Uirapuru) e grupo comercial, carioca (BAF50) e preto (IPR Uirapuru).

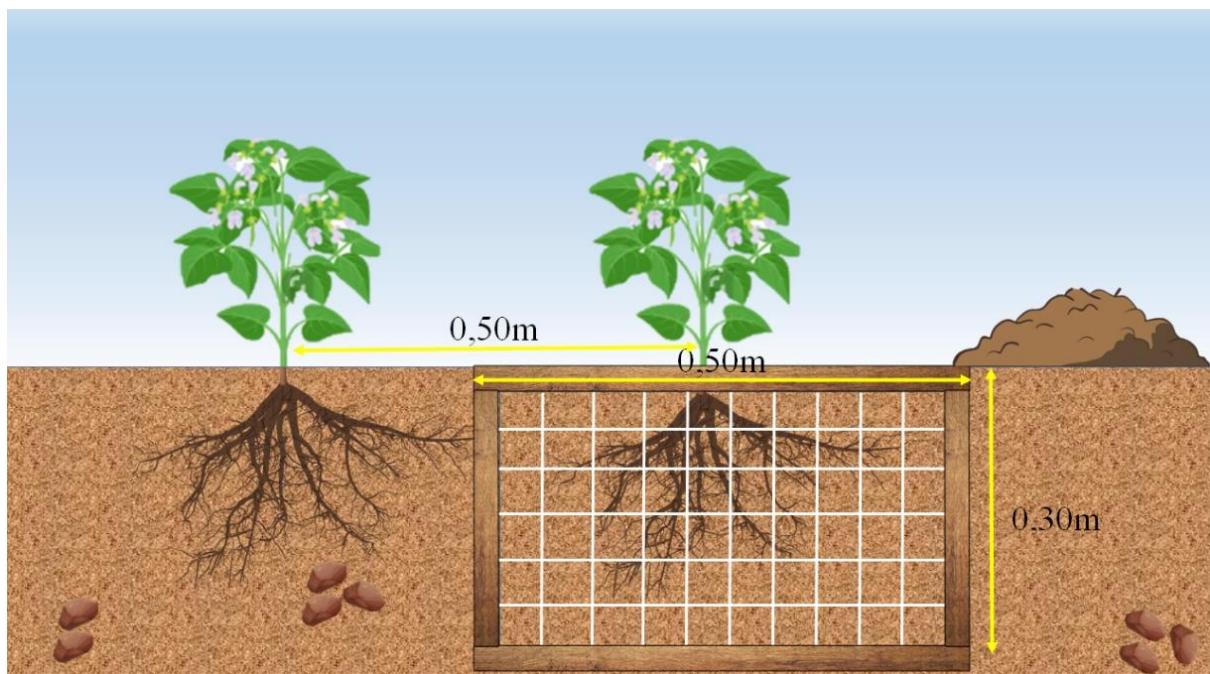
A hibridação entre as constituições genéticas foi efetuada com a emasculação do botão floral, em casa de vegetação. Foram semeados 10 vasos de cada genitor, para obtenção das plantas e realização das hibridações. Frações das sementes F₁ obtidas foram semeadas em vasos individuais para obtenção de plantas F₁ e após a autofecundação destas, a obtenção das sementes F₂. De posse dos genótipos descritos (P₁, P₂, F₁, F₂) foi possível realizar a aplicação de um esquema de cruzamentos entre meio-irmão Triple Test Cross (TTC). Neste delineamento estão previstos os retrocruzamentos de cada planta F₂ com três testadores, P₁ x F₂ (L₁), P₂ x F₂ (L₂) e F₁ x F₂ (L₃) (KEARSEY; POONI, 1996).

6.2.2 Variáveis resposta

Durante a caracterização dos genótipos para escolha dos genitores, dentre todas as características avaliadas relacionadas a raiz (matéria seca, comprimento total, número de interseções, distribuição radicular), o caráter distribuição radicular foi considerado o mais discriminante mediante análises estatísticas efetuadas em trabalhos anteriores. Além disso, este caráter está relacionado a todas as demais medidas de raiz. A distribuição radicular envolve a compreensão de quanto o genótipo pode aproveitar os recursos no solo (água e nutrientes). Quanto mais distribuída a raiz no plano avaliado (horizontal e profundidade), maior a capacidade as plantas possuem de adquirir os recursos presentes no solo.

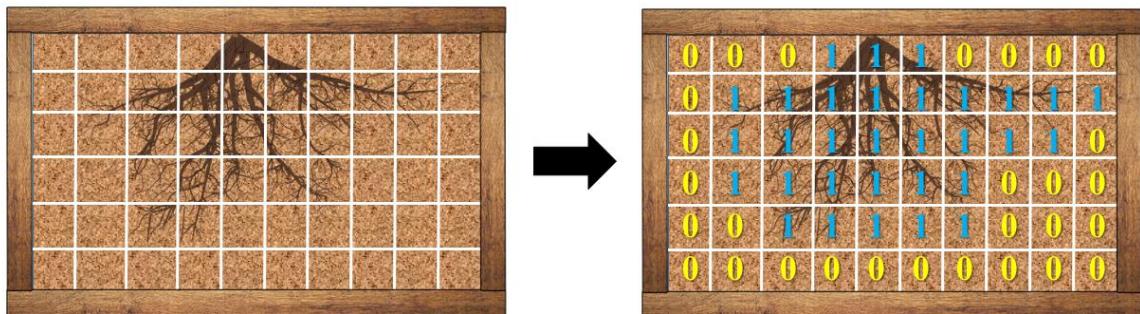
A distribuição radicular foi avaliada segundo método de escavação, descrito em “Methods of Studying Root Systems” (BÖHM, 1979), com adaptações. O método originalmente prevê a geração de uma imagem clara de todo o sistema radicular de apenas uma planta. Com base nesta imagem, aspectos morfológicos visuais das raízes podem ser descritos. Contudo, visando uma avaliação quantitativa deste caráter foram avaliadas duas plantas de cada parcela (quatro plantas considerando as repetições) no estágio R₆ (florescimento) segundo escala do CIAT. Neste estágio, foi aberto um perfil perpendicular à linha de semeadura (corte no solo) a uma distância padrão de 0,05m da respectiva planta, nas dimensões de 0,50m de largura e 0,30m de profundidade, mantendo a planta no solo. Após a abertura do perfil, o excesso de solo foi removido de modo a expor as raízes no perfil escavado. Outra adaptação ao método foi a inclusão de um gabarito subdividido em quadriculados de 0,05m (com as mesmas dimensões do perfil) próximo às raízes (Figura 1). Foi obtida uma fotografia deste gabarito e lidas as informações provenientes desta imagem de acordo com a presença ou ausência de raízes, constituindo uma avaliação binária (1 ou 0, em cada quadrícula) (Figura 2). Sendo assim, foi definida uma porcentagem de raízes em cada perfil avaliado (somatório de eventos de presença em relação ao número total de quadrículas).

Figura 1 - Vista frontal do esquema de avaliação do caráter distribuição radicular em condições de campo. Na ilustração, espaçamento entre plantas dentro da linha de 0,50 m, para permitir a avaliação isolada de uma única planta.



Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Figura 2 - Com a fotografia em laboratório, são atribuídas a cada uma das 60 quadrículas a presença de raiz (1) e ausência de raiz (0). De posse do número total de eventos de presença são quantificados o percentual de raízes no espaço total avaliado (60).



Fonte: Elaborada pela autora (2021).

No estágio de maturação de colheita (R_9) foram determinados o número de legumes por planta e número de grãos por planta, a fim de promover uma comparação da raiz vs parte aérea. O resumo dos caracteres avaliados com as respectivas unidades de medida e distribuições consideradas estão listados no APÊNDICE B.

6.2.3 Análise estatística

Em delineamentos em blocos incompletos, apenas um subconjunto dos tratamentos é aplicado em cada bloco. Como consequência, diferenças de tratamentos são confundidas com efeitos de blocos. Isso implica que a variância de diferenças entre tratamentos comprehende as variâncias dentro e entre blocos. Esse fato deve ser levado em conta pelos procedimentos de análise estatística (LITTELL *et al.*, 2006). Além disso, variáveis que expressam eventos de contagem estão associadas às distribuições Binomial ou Poisson (NELDER; WEDDERBURN, 1972), ou mesmo a outras distribuições derivadas destas. A porcentagem de raízes apresenta características que melhor se adequam ao modelo Poisson do que o Binomial, devido a dois fatores: *i*) A probabilidade de sucesso, denotada por p , não permanece constante nos n ensaios. Afinal, a probabilidade de ocorrência de eventos de raízes é maior nas camadas superiores do solo, e *ii*) Os n ensaios não são independentes. Isso significa que a probabilidade de sucesso em um ensaio pode ser alterada pelo resultado de qualquer outro ensaio. Ou seja, o desenvolvimento de uma raiz e seu respectivo cômputo, podem determinar a presença de outros eventos adjacentes.

As características do material experimental apresentadas anteriormente presumem a adoção do Modelo Linear Generalizado Misto, expresso pela seguinte equação matricial:

$$E[Y|\gamma] = g^{-1}(X\beta + Z\gamma)$$

Neste modelo, \mathbf{Y} : representa o vetor dos dados observados e γ : é o vetor dos efeitos aleatórios. Este modelo também assume a função de ligação inversa g^{-1} , inerente a cada distribuição utilizada (Poisson ou Lognormal). Na sequência, \mathbf{X} : matriz de incidência dos efeitos fixos (repetição e tratamento); β : vetor dos efeitos fixos; \mathbf{Z} : matriz de incidência dos efeitos aleatórios (blocos).

Para testar os efeitos genéticos de interesse (aditivo, dominante e epistático), funções preditas foram propostas, também conhecidos como espaços de inferência (MCLEAN; SANDERS; STROUP, 1991), por intermédio do comando ESTIMATE. Os espaços de inferência foram derivados para níveis específicos (*narrow*) do efeito aleatório, devido a necessidade de recuperar a informação entre os blocos. Para estimação dos efeitos aleatórios foi utilizada a técnica conhecida como pseudo-verossimilhança restrita (RPL), com uma expansão em torno das estimativas dos melhores preditores lineares não-viesados dos efeitos aleatórios – RSPL (acrônimo para R = *residual*, S = *subject-specific expansion*, PL = *pseudo-likelihood*). Os graus de liberdade do modelo foram determinados pelo método *Containment*, adequado para experimentos moderadamente desbalanceados.

Considerando os três tipos de retrocruzamento obtidos (L_1 , L_2 e L_3), inicialmente foi realizado o teste para epistasia aditiva x aditiva de acordo com a função predita $L_1 + L_2 - 2L_3$, para todas as progênies avaliadas (1 grau de liberdade). O efeito aditivo correspondeu a combinação linear $L_1 + L_2 + L_3$ na média das progênies (1 grau de liberdade), enquanto os efeitos de dominância foram obtidos pela expressão $L_{1i} - L_{2i}$ para cada i -ésima progênie (24 graus de liberdade). Por fim, os efeitos de epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante foram estimados simultaneamente por meio do teste de escala independente $L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$ para cada i -ésima progênie (23 graus de liberdade). Essas estimativas correspondem às equações propostas por Kearsey e Pooni (1996). Todas as análises foram executadas no software SAS *OnDemand for Academics*, por meio do procedimento GLIMMIX. Neste procedimento, os efeitos fixos e aleatórios são especificados em MODEL e RANDOM, e as distribuições determinadas pelo comando DIST.

6.3 RESULTADOS

A possibilidade de analisar variáveis respostas que não seguem uma distribuição normal está entre as vantagens mais pronunciadas dos modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Neste estudo, a especificação de uma distribuição previamente conhecida, baseada em valores obtidos de porcentagem em um dado espaço (%) de quadrículas com presença de raiz em gabarito de dimensões físicas), permitiu uma considerável diminuição no valor de estimadores de ajuste do modelo. Particularmente, o valor de Qui-quadrado generalizado foi reduzido em mais de 40 vezes pela especificação da distribuição Poisson, comparativamente a distribuição gaussiana (Tabela 2). Além disso, a razão entre o valor de Qui-quadrado generalizado e seus graus de liberdade também foi reduzida. Apesar deste último ainda indicar certa dispersão (valor superior a 1), visto ser uma medida da variabilidade residual na distribuição marginal dos dados.

Tabela 2 - Análise de variância para os efeitos fixos e componente de variância para efeito aleatório, considerando o caráter raiz em feijão. Indicadas as estimativas de ajuste do modelo para as distribuições Normal e Poisson.

Fonte de variação	NGL ¹	DGL ²	Valor F	P > F
Repetição	1	8	0,09	0,7683
Tratamento	73	202	2,75	0,0001
Componente de variância	Estimativa		Erro padrão	
Bloco(Repetição)	0,0057		0,0038	
----- Estimativas de ajuste do modelo -----				
Distribuição da variável	Normal		Poisson	
Qui-quadrado generalizado	37813,46		869,18	
Qui-quadrado / GL	180,06		4,14	

¹ NGL: Graus de liberdade do numerador. ² DGL: Graus de liberdade do denominador.

Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Igualmente, a separação entre os efeitos fixos e aleatórios permitiu executar uma análise combinada intrablocos e com a recuperação da informação entre os blocos. Fato este essencial para análise de delineamentos de blocos incompletos parcialmente balanceado. Nestes delineamentos, as diferenças entre os totais de blocos também contêm informação sobre as diferenças entre os genótipos (MEAD, 1997). A especificação adequada do efeito aleatório e a subsequente análise combinada dentro e entre blocos apresenta reflexo direto nos efeitos genéticos estimados e nos respectivos erros padrões obtidos em cada estimativa (MCLEAN; SANDERS; STROUP, 1991). Diante desta análise combinada, o efeito de tratamento foi

significativo (Tabela 2). Em outras palavras, a variação genética gerada no cruzamento entre os genótipos mesoamericanos revela efeitos aditivos e/ou não aditivos que podem interessar ao melhoramento do caráter raiz, e consequentemente, na seleção de constituições genéticas superiores.

A variação significativa atribuível ao fator fixo tratamento sugere análise complementar para desdobramento em efeitos genéticos de interesse. Considera-se inicialmente os valores genéticos dos indivíduos da população, ou simplesmente a variação nos valores genéticos atribuída ao efeito aditivo dos genes (FALCONER; MACKAY, 1996). A despeito deste efeito, o valor de BLUP foi significativo pelo teste t ($p=0,0001$), com uma estimativa de erro padrão igual a 0,0227 (Tabela 3). Desta forma, as constituições genéticas utilizadas no estudo (BAF 50 e IPR Uirapuru) combinam em média 42,60% (escala original) de efeito aditivo, ou genes que atuam de forma aditiva no caráter raiz. Este valor não corresponde integralmente ao valor genotípico das 75 progênies consideradas. Não sendo equivalentes, outras causas de variação genética contribuem para a herança do caráter raiz.

Tabela 3 - Desdobramento parcial do efeito de tratamento para o caráter raiz em feijão.
Melhor Preditor Linear Não Viesado (BLUP) para as funções que correspondem aos efeitos genéticos aditivo e epistasia aditiva x aditiva (aa).

Efeito genético	NGL ¹	DGL ²	BLUP	EP ³	Valor t	P > t
Aditivo	1	202	3,7520	0,0227	164,75	0,0001
Epistasia aa	1	202	0,1285	0,4919	0,26	0,7941

¹ NGL: Graus de liberdade do numerador. ² DGL: Graus de liberdade do denominador. ³ Erro padrão.

Fonte: Elaborada pela autora (2021).

No que concerne ao caráter quantitativo – mesmo na ausência de variação genética – espera-se uma amplitude considerável de valores fenotípicos (BOS; CALIGARI, 1995). A ausência desta ampla expressão em raiz é improvável, considerando que o próprio solo ou as condições de crescimento atuam como barreiras aos diversos processos morfológicos e fisiológicos das raízes. Assim, à medida que são considerados mais de um loco na expressão do caráter, o valor genotípico pode conter um desvio adicional ocasionado por interações aditivas ou não aditivas (FALCONER; MACKAY, 1996). No presente caso, a interação entre locos aditivos não revelou efeito significativo ($p=0,7941$) (Tabela 3). Comparativamente ao componente aditivo, a estimativa do componente de interação aditivo x aditivo encontrado é 29 vezes inferior (BLUP=0,1285), associado a um erro padrão de 0,4919. Destarte, não há evidências que provem a significância dos desvios associados a epistasia aditiva x aditiva no

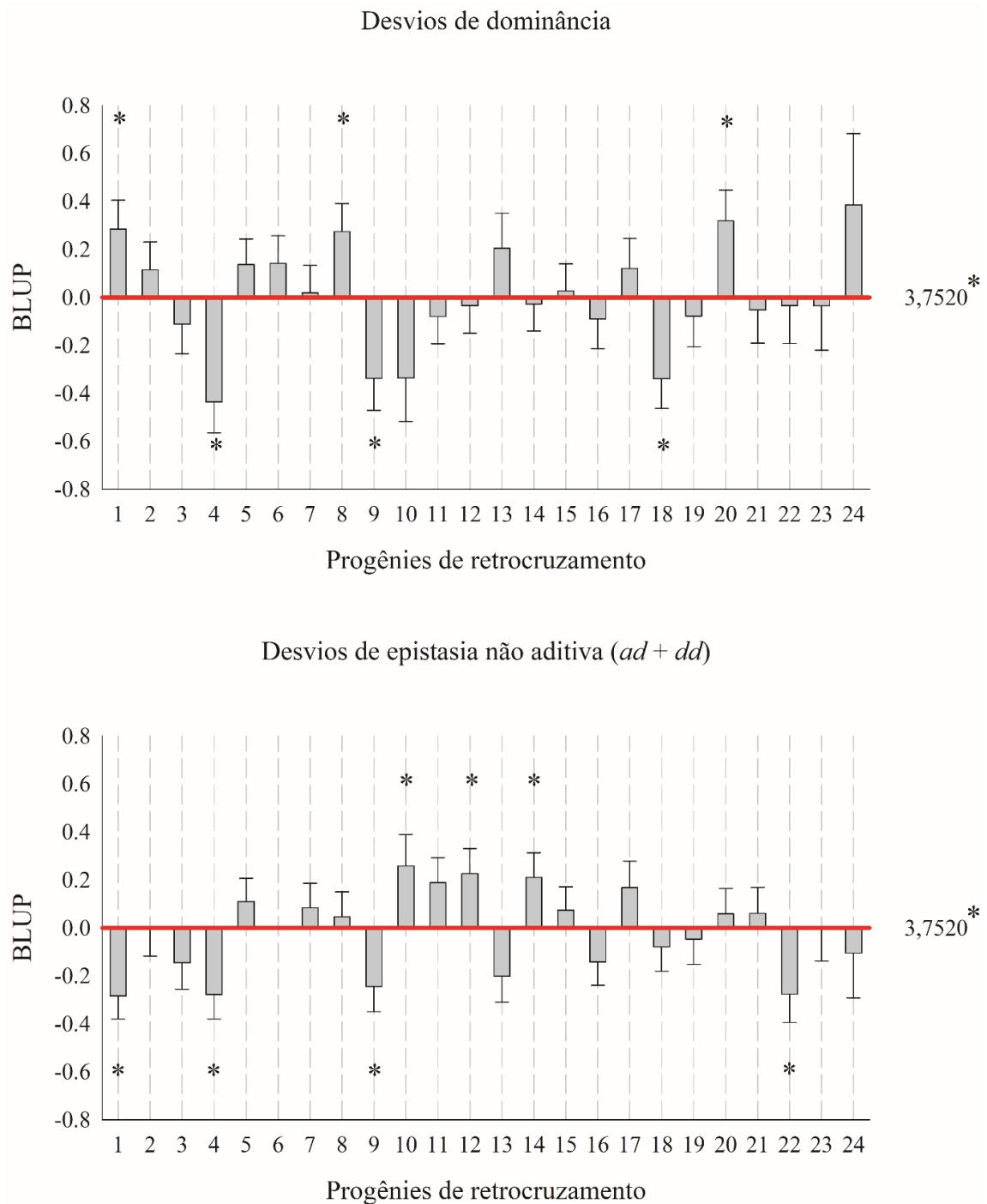
caráter sob consideração. Além do componente aditivo x aditivo, outros componentes remanescentes ao efeito aditivo, constituem o valor genotípico dos indivíduos de uma população.

Um componente em particular, de destacada importância, é o desvio proporcionado pela dominância (Figura 3a). Sob o aspecto estatístico, os desvios atribuídos à dominância são interações entre alelos ou interações dentro de um loco (FALCONER; MACKAY, 1996). O desdobramento do efeito de tratamento – segundo delineamento genético – permite a visualização dos desvios para cada progênie de retrocruzamento considerada. Os valores de desvios obtidos, em termos de estimativas de BLUP, variaram de -0,43 a 0,38. Mas, apenas 25% das progêneres consideradas revelaram efeitos significativos de dominância a 5% de probabilidade. Estas estimativas foram obtidas com a recuperação da informação entre os blocos. Se esta informação fosse desconsiderada, a progênie 24 apresentaria desvio de dominância significativo, por exemplo. O que não seria coerente, dado o elevado erro padrão associado à sua estimativa.

Dentre as progêneres que revelaram desvios significativos de dominância, três apresentaram desvios positivos (progêneres 1, 8 e 20) e três desvios negativos (progêneres 4, 9 e 18) (Figura 3a). Isto reflete uma situação claramente observada em dados obtidos de populações segregantes, na qual dependendo da constituição genética, os locos apresentam alelos favoráveis ou desfavoráveis na expressão do caráter. Os desvios apresentados, sobretudo, destacam a vantagem de observar os resultados separadamente por progênie. Em análises menos sofisticadas, a variação prevista nas progêneres teria seus efeitos anulados, dado as direções opostas revelada pelos indivíduos. Se analisados em termos médios, o efeito desta interação (progênie vs $L1 - L2$) não seria significativo.

Concomitantemente, os desvios proporcionados pela epistasia não aditiva revelaram efeitos significativos em 29% das progêneres (Figura 3b). Entretanto, a magnitude dos efeitos observados sofreu uma redução na variação percentual de 34%, comparado aos desvios da dominância. Em outras palavras, estes componentes do valor genotípico não apresentam a mesma importância que o componente de dominância no valor fenotípico das raízes. Parte destes efeitos possivelmente, advém *i)* da interação de genes que revelam efeitos aditivos com genes que revelam ou não efeito significativo de dominância e *ii)* da interação entre genes com efeitos de dominância.

Figura 3 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP) para o caráter raiz em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva ($ad + dd$) obtido em cada progênie. No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progênie consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Poisson). * Desvios com 5% de significância pelo teste t.



Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Dada a natureza quantitativa do caráter – e o modelo biométrico clássico adotado – obviamente não é possível inferir quais genes ou regiões são responsáveis por estes efeitos. Contudo, dentre as progênies que revelaram efeitos significativos, três (progênies 1, 4 e 9) apresentaram simultaneamente desvios de dominância e de epistasia não aditiva (Figura 3 a, b). Além disso, as progênies 4 e 9 revelaram a mesma direção dos efeitos tanto para dominância quanto para epistasia não aditiva, apenas com o ressalvo das magnitudes observadas como já destacado anteriormente. Desta forma, para as progênies citadas, os genes responsáveis pela raiz atuam de forma dominante e interagem com outros genes, entretanto, com efeitos menores comparativamente. Por outro lado, as progênies 10, 12, 14 e 22 evidenciaram apenas interações não aditivas (Figura 3 b). No caso, as três últimas progênies citadas revelaram praticamente desvios nulos de dominância (Figura 3 a), podendo considerar nestes casos a epistasia *ad* e *dd* como o desvio predominante.

Os resultados até então reforçam os efeitos aditivos na herança da raiz em feijão. Entretanto, as relações com caracteres de parte aérea – especialmente os componentes do rendimento de grãos – podem subsidiar o entendimento dos processos evolutivos e de melhoramento em cada característica. Os caracteres número de legumes por planta e número de grãos por planta foram avaliados com intuito de realizar estas comparações (Figuras 4 e 5).

Os componentes do rendimento evidenciaram efeitos significativos para a fator tratamento (Tabela 4). No caso do número de legumes por planta, o efeito aditivo em média das progênies foi 3,8657, significativo a 5% de probabilidade. Enquanto o efeito de interação aditivo x aditivo não foi significativo ($p=0,5684$) (Tabela 5). Com relação aos efeitos não aditivos, apenas um desvio de dominância foi significativo, evidenciado na progénie 10 (Figura 4 a). Enquanto, para os efeitos de epistasia não aditiva foram evidenciados quatro desvios significativos (Figura 4 b). Comparando com os resultados obtidos para o caráter raiz, fica evidente que diferentes progênies exibem efeitos de dominância e de epistasia. Logo, diferentes genes ou regiões estão envolvidos na expressão da raiz e de caracteres produtivos em feijão.

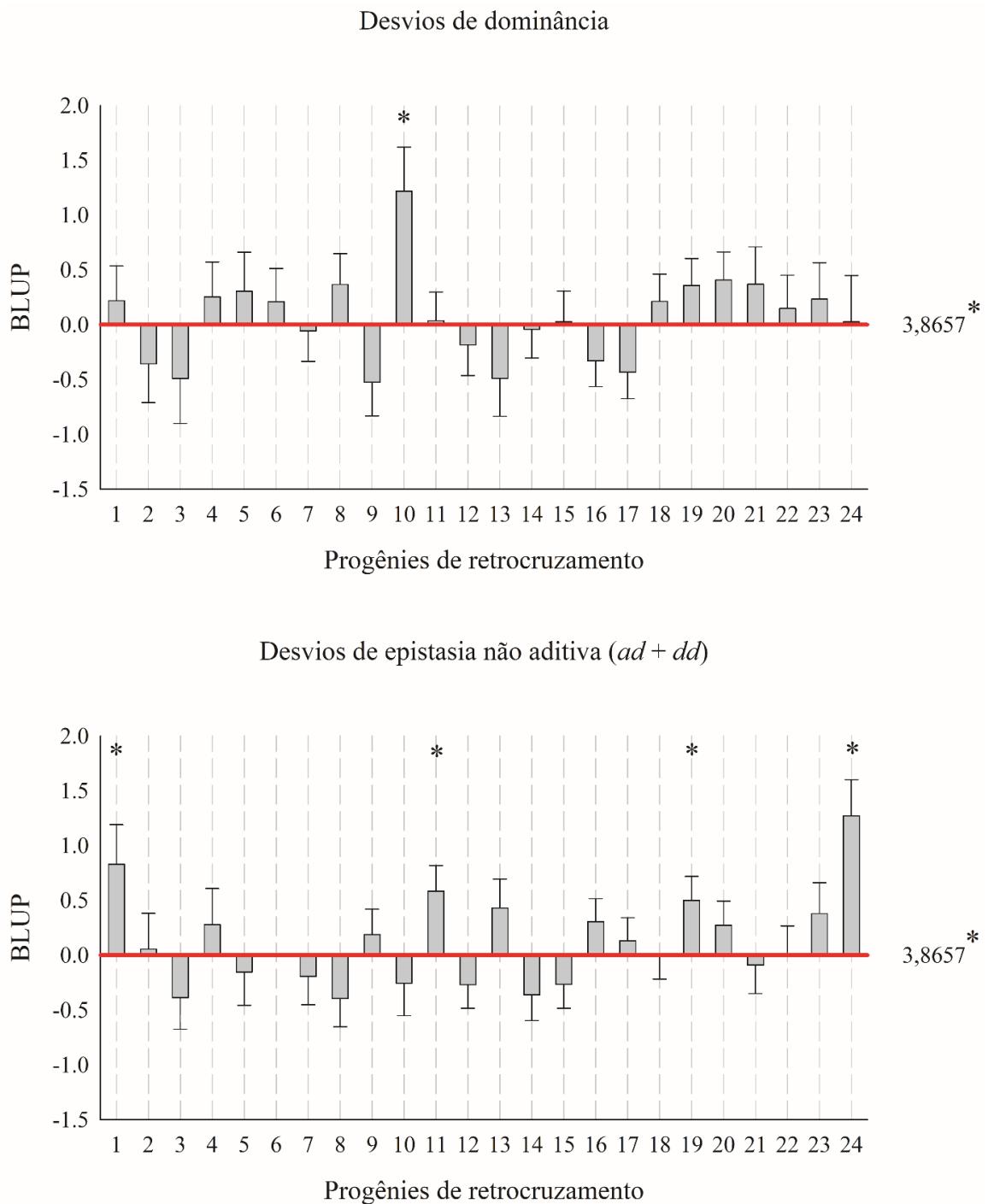
Tabela 4 - Análise de variância para os efeitos fixos considerando os caracteres número de legumes (NL) e número de grãos (NG) em feijão.

Caráter	Fonte de variação	NGL ¹	DGL ²	Valor F	P > F
NL	Repetição	1	209	14,12	0,0002
	Tratamento	73	209	1,59	0,0060
NG	Repetição	1	208	10,42	0,0014
	Tratamento	73	208	1,56	0,0081

¹ NGL: Graus de liberdade do numerador. ² DGL: Graus de liberdade do denominador.

Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Figura 4 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP) para o caráter número de legumes em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva ($ad + dd$) obtido em cada progênie. No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progênieis consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Lognormal). * Desvios com 5% de significância pelo teste t.



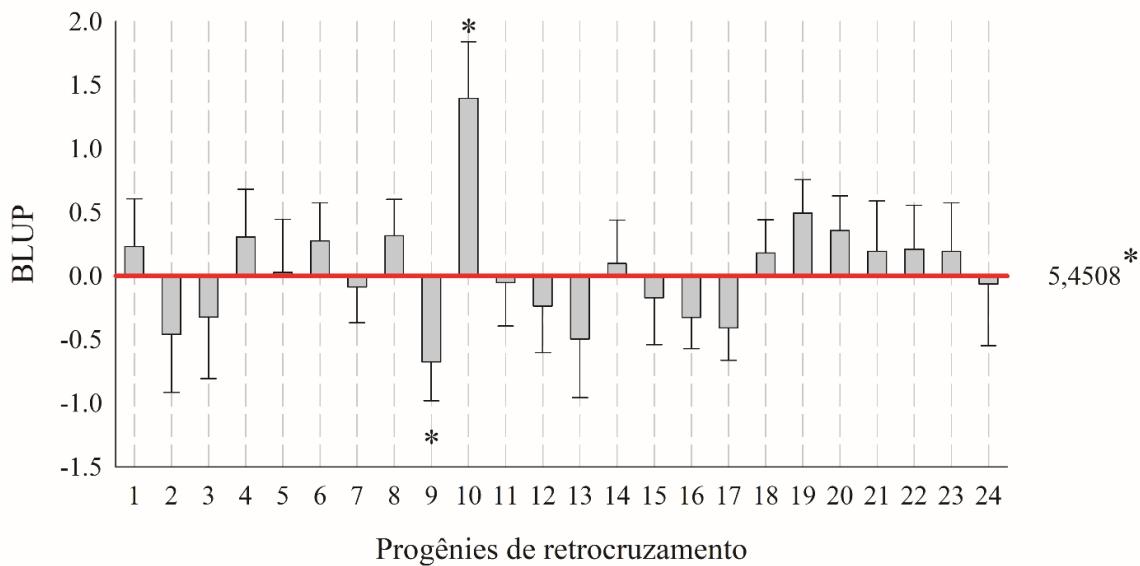
Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Figura 5 - Valores do melhor preditor linear não tendencioso (BLUP para o caráter número de grãos em feijão. A altura da barra cinza representa o valor do componente genético e a barra preta representa o erro padrão obtido na respectiva função predita: a) Desvios de dominância obtido em cada progênie e b) Desvios epistasia não aditiva ($ad + dd$) obtido em cada progênie.

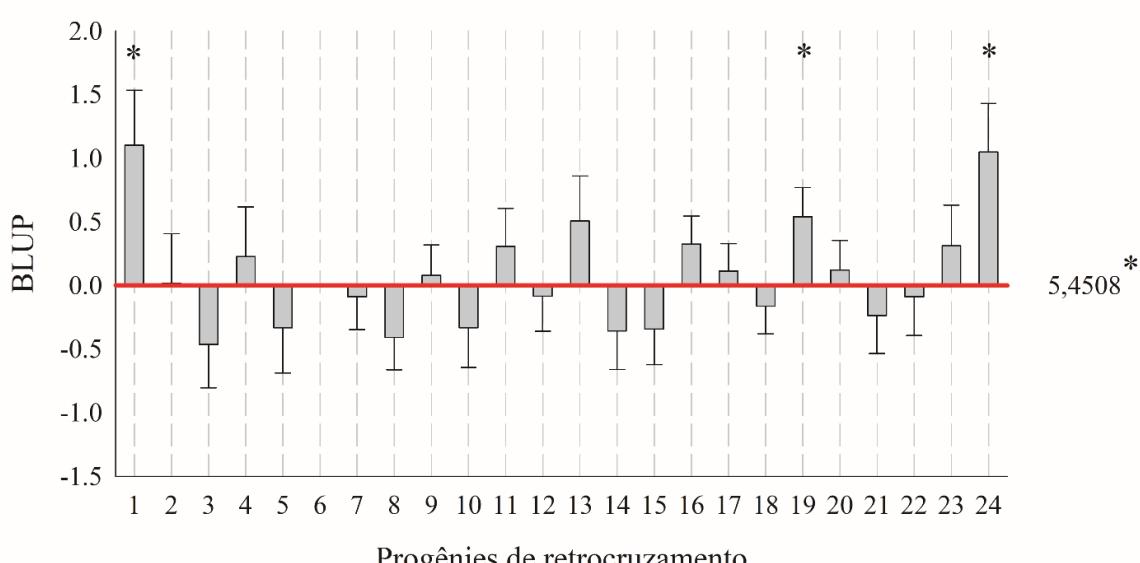
No ponto de origem (0.0), determinado o valor genético aditivo para as progênieis consideradas (linha vermelha), na escala da variável transformada (distribuição Lognormal). *

Desvios com 5% de significância pelo teste t.

Desvios de dominância



Desvios de epistasia não aditiva ($ad + dd$)



Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Tabela 5 - Desdobramento parcial do efeito de tratamento para os caracteres número de legumes (NL) e número de grãos (NG) em feijão. Melhor Preditor Linear Não Viesado (BLUP) para as funções que correspondem aos efeitos genéticos aditivo e epistasia aditiva x aditiva (aa).

Caráter	Efeito genético	NGL ¹	DGL ²	BLUP	EP ³	Valor t	P > t
NL	Aditivo	1	209	3,8657	0,0256	151,12	0,0001
	Epistasia aa	1	209	1,3062	1,4566	0,57	0,5684
NG	Aditivo	1	208	5,4508	0,0297	183,60	0,0001
	Epistasia aa	1	208	0,9552	1,4022	0,68	0,4965

¹ NGL: Graus de liberdade do numerador. ² DGL: Graus de liberdade do denominador. ³ Erro padrão.

Fonte: Elaborada pela autora (2021).

Igualmente, o caráter número de grãos por planta não revelou efeito significativo para epistasia aditiva x aditiva (Tabela 5). Já os desvios de dominância e de epistasia não aditiva indicaram 67% de associação com os desvios encontrados em número de legumes por planta (Figuras 4 e 5). Em outras palavras, as progênieis 1, 10, 19 e 24 exibiram o mesmo comportamento genético considerando os dois caracteres (Figuras 4 e 5). Tal fato poderia ser esperado, conhecida a correlação positiva entre as respectivas variáveis (aumentos progressivos do número de legumes aumentam progressivamente o número de grãos). Ainda considerando a comparação entre os caracteres, os desvios observados para a raiz oscilavam (valores positivos e negativos). Enquanto para número de legumes e número de grãos, todas as progênieis revelaram desvios positivos (exceto a progênies 9). Isto pode indicar que as progênieis que revelaram efeitos significativos para os caracteres de parte aérea, revelam os mesmos alelos favoráveis, considerando os genitores utilizados neste estudo.

6.4 DISCUSSÃO

A análise genética dos cruzamentos entre meio irmãos de genótipos do grupo gênico mesoamericano revelou que a herança aditiva predomina nos caracteres raiz, número de legumes e número de grãos. Logo, os desvios da dominância e os desvios de epistasia não aditiva representam uma fração não significativa do valor genotípico. No caso particular da raiz, apenas 25% das progênieis revelaram desvios significativos de dominância e 29% revelaram desvios de interações não aditivas (aditiva x dominante e dominante x dominante). Os desvios observados nas progênieis F₂ foram tanto positivos quanto negativos. Ao contrário do que foi observado com número de legumes e número de grãos, no qual um padrão de desvios positivos parece reger o comportamento genético dos indivíduos. Além disso, os desvios de

dominância e de epistasia não aditiva revelaram 67% de associação nestes caracteres. Ainda assim, não foi possível evidenciar efeito significativo de interações entre genes aditivos – em nenhum caráter avaliado – embora seja uma cultura autógama.

Este estudo foi avaliado em condições naturais de cultivo do feijão, respeitando as indicações técnicas da cultura. No entanto, a safra revelou um padrão de chuvas acima do ideal (300 a 400 mm), com uma precipitação total acumulada entre os meses de cultivo de 545,80 mm. Além disso, com chuvas mal distribuídas entre os meses de avaliação do experimento. Por outro lado, o caráter “Alumínico” do solo local também pode comprometer significativamente o desenvolvimento das raízes. Estudos recentes têm revelado os efeitos da toxicidade provocada pelo alumínio, com reduções em inúmeros caracteres de raiz em feijão (AMBACHEW; BLAIR, 2021). Como estas condições edafoclimáticas são comuns nas principais regiões produtoras de feijão, o comportamento genético observado pode ser reproduzido em ensaios futuros. Entretanto, condições hídricas mais restritivas, poderiam permitir uma dissecção mais refinada dos componentes genéticos.

Mesmo nas condições citadas, foi adotado um delineamento que implica na redução da heterogeneidade dentro dos blocos (COCHRAN; COX, 1992). Isto porque, avaliar 75 tratamentos em condições de campo com repetições – fazendo uso de delineamentos ditos clássicos – implicaria na violação de pressupostos importantes da análise de variância. Graças ao avanço computacional e pacotes estatísticos próprios, a análise de experimentos fatoriais em delineamentos de blocos incompletos ou ditos com repetições fracionárias, pode ser facilmente concebido tanto na pesquisa como no ensino básico de disciplinas de estatística e experimentação (MEAD, 1990).

Além da robustez experimental, o método adotado compreende um delineamento genético que tem por objetivo detectar a epistasia em caracteres quantitativos. A utilidade principal do Triple Test Cross é investigar a arquitetura genética dos caracteres na população, como também estimar os tipos de ações e interações gênicas que estão presentes e a sua relação com a seleção (KEARSEY; JINKS, 1968). Contudo, o método prevê a geração de retrocruzamentos que um melhorista não produziria rotineiramente no programa de melhoramento, sendo considerado um *design* que consome recursos (NDUWUMUREMYI; TONGOONA; HABIMANA, 2013). Mas, para aqueles que estão interessados na arquitetura genética de um dado caráter e na estimação do componente genético com máxima precisão, o TTC é sem dúvida o mais poderoso dentre os delineamentos conhecidos. Ademais, obter progênies como requerido neste modelo genético não é uma tarefa fácil, principalmente em espécies como *Phaseolus vulgaris* L., em que o número de cruzamentos a serem obtidos são

laboriosos e o número de descendentes por cruzamento é ínfimo (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2012). Para obter eficiência na análise genética, estudos sugerem que 20 a 40 progêneres F₂ possam ser necessárias (KEARSEY; POONI, 1996). Neste estudo, foi possível obter indivíduos dos três retrocruzamentos (25 progênies L₁, 25 progênies L₂ e 24 progênies L₃), respeitando assim o intervalo proposto como ideal.

Pesquisas clássicas sobre a estrutura genética de populações baseada no caráter raiz tem sido pouco evidenciadas na literatura atualmente. Em culturas da mesma família botânica que o feijão, o grão de bico (*Cicer arietinum* L.) por exemplo, um estudo baseado em médias de gerações constatou que os efeitos aditivo e aditivo x aditivo desempenham papel importante no controle genético do sistema radicular (KASHIWAGI *et al.*, 2008). Em feijão, baseado em delineamento de cruzamentos do tipo dialelo completo, comparações entre a média dos genitores e a média das gerações segregantes forneceram subsídios para indicar a predominância da herança aditiva no caráter raiz (DE MELO *et al.*, 2016, 2018). Também, tem sido revelado que a heterose não desempenha papel fundamental no caráter distribuição radicular, mesmo quando são cruzados indivíduos entre grupos gênicos distintos do feijão; os autores sugeriram a presença de possíveis efeitos epistáticos neste caráter (GRIGOLI *et al.*, 2021). Igualmente, um estudo sobre a herança de caracteres radiculares de feijão revelou a significância do efeito epistático aditivo x aditivo e a respectiva implicação sobre a seleção de plantas (ARAUJO; ANTUNES; TEIXEIRA, 2005). Apesar da concordância com os efeitos aditivos, este estudo não detectou efeito significativo para epistasia aditiva x aditiva (Tabela 3).

Quanto aos caracteres produtivos ou de parte aérea, a literatura sobre os efeitos genéticos é abundante, em diversas culturas alógamas e autógamas. Em híbridos de milho os relatos sobre a importância de efeitos epistáticos sobre o rendimento de grãos são contraditórios. De um lado, são realçados efeitos significativos contendo até 21% da variação entre as médias das gerações avaliadas (LAMKEY; SCHNICKER; MELCHINGER, 1995); em contrapartida, outro estudo relata ausência de epistasia para rendimento de grãos em híbridos elite (HINZE; LAMKEY, 2003). Em soja foi revelado efeito significativo da epistasia sobre a produção de grãos (BARONA; FILHO; GERALDI, 2009), bem como a ocorrência de interação epistasia x locais (BARONA *et al.*, 2012). As pesquisas citadas fizeram uso do mesmo esquema de cruzamentos e do delineamento de blocos incompletos, como realizado nesta pesquisa.

Mais especificamente em relação ao feijão, o particionamento da epistasia revelou apenas os tipos aditivo x dominante e dominante x dominante como significativos para o número de legumes e número de grãos (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2012), o que corrobora com os desvios observados neste estudo (Figuras 4 e 5). Outro estudo similar revelou

que efeitos de epistasia não foram significativos para o caráter rendimento de grãos, quando foram considerados os cruzamentos dentro do grupo gênico; mas, o peso de 100 grãos revelou efeitos significativos tanto entre como dentro do grupo gênico (BOREL; RAMALHO; ABREU, 2016).

A predominância da aditividade no controle genético de caracteres de importância agronômica em culturas autógamas é um fato amplamente conhecido. As principais culturas autógamas cultivadas são uma mistura de linhas puras que acumulam genes na forma homozigota. Assim, a variância aditiva é o componente principal da variação genética, respondendo por cerca de 60 a 90% para a maioria dos caracteres (TOLEDO *et al.*, 2000). Não seria esperado um resultado diferente para a raiz e os componentes do rendimento de grãos em feijão. O fato de terem sido reconhecidos desvios significativos de dominância em aproximadamente 25% das progêneres F₂ (Figura 3 a), está relacionada a contribuição que cada loco heterozigoto representa para o fenótipo total. Provavelmente, nas respectivas progêneres F₂ que revelaram efeitos significativos, a maioria dos locos homozigotos dominantes e heterozigotos contribuíam igualmente para o fenótipo. Quando as gerações de retrocruzamento são comparadas (L₁ – L₂), resultam em efeitos ora favoráveis ou desfavoráveis. Como estes desvios não seguem uma única direção, são facilmente ofuscados quando são avaliadas as médias de muitas plantas. Presumivelmente, este fato também ocorreu para os desvios provocados pelas interações não aditivas (Figura 3 b), sendo ainda mais acentuado pela menor magnitude desses efeitos, comparativamente aos desvios da dominância.

O fato de terem sido identificados desvios significativos de dominância e epistasia não aditiva na raiz e nos componentes do rendimento em diferentes progenies, sugeriu que diferentes genes ou regiões estão envolvidas no controle genético destes caracteres. Este fato diverge da relação sugerida para o peso de sementes e o desenvolvimento inicial de raízes em feijão andino (SINGH; GEZAN; VALLEJOS, 2019). Segundo os autores, um fenômeno conhecido como pleiotropia do desenvolvimento ocorreu durante a domesticação do feijão. Esta hipótese tem revelado que a seleção para o aumento do peso da semente teve um efeito significativo no crescimento da raiz. De modo que, dentro de um grupo gênico, genótipos selvagens têm sistemas radiculares menores, com menos ramificações, menos raízes basais e mais curtas, comparativamente aos genótipos domesticados.

A dinâmica do aparecimento dos desvios epistáticos nestes caracteres pode explicar os efeitos sobre a seleção considerando dois cenários diferentes para *i*) raiz e para os *ii*) componentes do rendimento. Basta pensarmos em termos de epistasia funcional, ou seja, em termos de uma dependência dos efeitos fenotípicos das substituições gênicas (FALCONER;

MACKAY, 1996; HANSEN, 2013). *i)* Se houver interações epistáticas negativas sistemáticas, de modo que as substituições gênicas que apresentam efeitos positivos tendem a diminuir os efeitos de outras substituições gênicas positivas, então a variância aditiva diminuirá com consequente diminuição da resposta com a seleção. *ii)* Quando ocorrem efeitos de interação epistática positiva sistemática entre os genes, ou seja, a substituição de genes com efeitos positivos tende a aumentar os efeitos de outras substituições de genes também com efeitos positivos. Nestas circunstâncias, aumenta a variância genética aditiva e fornece uma resposta acelerada à seleção. Isto pode explicar certas dificuldades que existem no melhoramento das raízes, quando comparado com os caracteres de parte aérea.

A razão pela qual nenhum caráter revelou epistasia aditiva x aditiva pode estar relacionada a fatores como: *i)* distância genética e *ii)* número de cruzamentos. Os genitores são considerados próximos geneticamente, ou seja, pertencem ao mesmo grupo gênico (mesoamericano). Como os desvios provocados pela dominância e epistasia são considerados variações não aditivas, implicam em interações alélicas ou gênicas envolvendo alelos ou genes com efeitos diferentes sobre o fenótipo. O maior o número de cruzamentos aumenta as chances de detecção de efeitos significativos de epistasia. Dado que, este componente do valor genotípico sempre irá revelar a metade do valor esperado para o componente aditivo – independentemente do tipo de família envolvida no cruzamento – o aumento no número de cruzamentos, aumenta as chances de visualizar esta pequena fração.

O valor prático do parcelamento dos componentes genéticos provém das causas de semelhança entre os parentes. Este grau de semelhança fornece um meio de estimar a quantidade de variância aditiva, que está intrinsecamente relacionada ao método de melhoramento a ser utilizado (FALCONER; MACKAY, 1996). Dependendo do tipo de relacionamento, graus diferentes das frações aditivas e não aditivas são esperados. Por exemplo, o *design* de cruzamentos utilizados neste estudo tem como referência progênieis de retrocruzamento entre meio irmãos. Neste caso, a covariância genética será a variância da metade dos valores genéticos dos pais, que corresponde 1/4 da variância aditiva além de 1/16 da variância aditiva x aditiva. Como o componente da interação aditivo x aditivo não foi significativo neste trabalho, a variância aditiva total ou o valor genético inclui apenas os efeitos médios dos genes. Se tratando de programas de melhoramento, o número de gerações de avaliação deste caráter pode ser reduzido (menor número de gerações de autofecundação).

Estudos futuros devem incorporar cruzamentos mais distantes (entre grupos) com o objetivo de estender a estrutura genética deste caráter e dos componentes do rendimento de grãos em feijão. As progênieis que advém de cruzamentos dentro do mesmo grupo gênico

(mesoamericano, por exemplo) revelam herança predominantemente aditiva para a raiz e para os componentes do rendimento. A detecção de progêneres com segregação transgressiva é mais facilmente percebida nos componentes do rendimento do que na raiz, considerando a influência positiva dos desvios genéticos de dominância e epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante. Enquanto, em programas de melhoramento para raiz que utilizam cruzamentos entre genótipos mesoamericanos deve ser considerado apenas o efeito médio dos genes (efeito aditivo), enquanto as interações gênicas podem ser negligenciadas.

7 IMPLICAÇÕES DA EPISTASIA ADITIVA X ADITIVA NO MELHORAMENTO GENÉTICO DO FEIJÃO

7.1 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L., 2n=2x=22) é indiscutivelmente a leguminosa de grãos mais importante para consumo direto pelo homem (JIMÉNEZ, 2019). Esta cultura sofreu dois eventos independentes de domesticação, a partir de ancestrais selvagens que habitam um nicho ecológico relativamente estreito, com características próprias de solo e clima (América Central e América do Sul). Por isso, está submetida a uma gama de restrições bióticas e abióticas em todos os ambientes em que é cultivada (ASSEFA *et al.*, 2019). Os gargalos genéticos provocados pela domesticação, provavelmente reduziram ainda mais a capacidade de respostas a alguns estresses, como patógenos específicos e condições de seca (BITOCCHI *et al.*, 2013; SCHMUTZ *et al.*, 2014). Historicamente, o feijão tem sido cultivado em condições limitantes e com o mínimo de insumos agrícolas. Neste sentido, a avaliação do caráter raiz em programas de melhoramento de feijão tem aumentado substancialmente nos últimos anos (BURRIDGE *et al.*, 2016, 2019; POLANIA *et al.*, 2017). A desconsideração deste caráter no melhoramento de plantas resulta no desenvolvimento de genótipos específicos à ambientes altamente favoráveis, carecendo de plasticidade fenotípica; e, portanto, com desempenho insatisfatório sob condições de estresse.

O melhoramento de um caráter quantitativo como a raiz se concentra no estudo de sua variação, que deve ser parcelada em componentes atribuídos a diferentes causas. Os melhoristas dirigem maior atenção às variações herdáveis ou genéticas, sendo estas caracterizadas pelas diferenças no tamanho, formato, cor ou desenvolvimento, inerentes as constituições genéticas dos indivíduos e que são transmitidas à progênie (POEHLMAN, 1979). Esta variação genotípica pode ser decomposta em: *i*) Componente aditivo: devida à diferença no comportamento dos homozigotos, de cada loco; *ii*) Desvio causado pela dominância: manifestase quando houver dominância em pelo menos alguns dos locos; e *iii*) Desvio causado pela interação: resultante da interação entre genes não alelos (FALCONER; MACKAY, 1996; VENCOVSKY; BARRIGA, 1992). Este particionamento é extremamente importante para o conhecimento dos tipos de ação gênica predominante no controle de um caráter. As ações gênicas aditiva e dominante são bastante conhecidas e discutidas no melhoramento das culturas agrícolas (BERNARDO, 2002). Por outro lado, as implicações dos efeitos de interação gênica

ainda não são totalmente compreendidas quanto ao seu aproveitamento no melhoramento genético.

Abordada apenas como uma passagem em livros de melhoramento (ALLARD, 1960; FEHR, 1987), a epistasia é a interação de alelos em diferentes locos (GRANER, 1950; HOLLAND, 2001). O termo tem gerado confusão entre as definições propostas por geneticistas clássicos e melhoristas, sendo que neste texto foi considerado como “qualquer forma de interação não alélica” (PHILLIPS, 1998). Apesar de geralmente ser detectada como uma pequena fração do valor genotípico, a epistasia quando presente de forma significativa pode: *i*) ser convertida em variância aditiva (sob deriva genética ou endogamia); *ii*) contribuir para uma resposta temporária a seleção, especialmente em alógamas e *iii*) originar populações com aptidões específicas a determinados locais ou regiões em que são cultivadas (HOLLAND, 2001). Além disso, bases teóricas e evidências empíricas têm revelado a contribuição da epistasia sobre a depressão por endogamia (FU; RITLAND, 1996) e a heterose (HILL, 1982). Estas descobertas e suas implicações ainda são remotas para a cultura do feijão.

Os programas de melhoramento em geral têm obtido progressos lentos quanto a seleção de progêneres com desenvolvimento radicular satisfatório, na medida em que são considerados os demais caracteres de parte aérea (TRACY *et al.*, 2020). Em feijão, a observação de segregantes transgressivos foi considerado uma exceção ao invés da regra (DE MELO *et al.*, 2016; GRIGOLO *et al.*, 2021; TOALDO *et al.*, 2013). Entre as poucas progêneres detectadas, uma fração significativa tem sido associada a um comportamento inferior aos limites dos genitores (CERUTTI *et al.*, 2020; GRIGOLO *et al.*, 2021). Entre as teorias para este comportamento, pode ser destacada a presença de componentes epistáticos que atuam sobre o caráter. Desta forma, o presente estudo teve como hipóteses: *i*) o caráter raiz em feijão pode ser controlado por genes que interagem de forma aditiva (aditiva x aditiva) e *ii*) efeitos epistáticos significativos podem ser detectados igualmente para a raiz e parte aérea. Sendo especificamente o objetivo: determinar os componentes epistáticos que atuam na expressão da raiz e características de parte aérea do feijão, associando sua presença ou não com o comportamento de populações segregantes.

7.2 MATERIAL E MÉTODOS

7.2.1 Genótipos e local de avaliação

O caráter raiz foi extensivamente avaliado há mais de uma década (mais precisamente desde 2009) em condições de campo, por meio de uma metodologia que estabelece como variável resposta a distribuição das raízes no perfil do solo (DE MELO *et al.*, 2016, 2018; GRIGOLO *et al.*, 2021; ROCHA *et al.*, 2010; TOALDO *et al.*, 2013; VELHO *et al.*, 2018). Diante dos resultados publicados, foi designado como objeto de pesquisa o cruzamento P₁-BAF53 x P₂-IPR 88 Uirapuru para verificar a presença de epistasia neste caráter, bem como em outros de importância agronômica no melhoramento do feijão. A constituição genética BAF53 é um acesso do Banco Ativo de Germoplasma da Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC), originário do Município de Cunha Porã, Santa Catarina. Este acesso pertence ao grupo gênico andino (faseolina tipo T), com a cor dos grãos enxofre, hábito de crescimento determinado e distribuição média de raízes de 25%. Enquanto IPR 88 Uirapuru é um cultivar amplamente cultivado no Brasil, gerado pelo programa de melhoramento do Instituto Agronômico do Paraná (IAPAR). Este cultivar pertence ao grupo comercial preto, pertencente ao grupo gênico mesoamericano (faseolina tipo S), com hábito de crescimento indeterminado e distribuição média de raízes de 35%. Estimativas de herdabilidade no sentido amplo para o caráter distribuição radicular e população segregante F₂ de P₁-BAF53 x P₂-IPR 88 Uirapuru foram obtidas em experimentos anteriores revelando valor de h²=23%.

As progêniess F₁ (P₁-BAF53 x P₂-IPR 88 Uirapuru) foram obtidas por meio da emasculação de botão floral e polinização induzida artificialmente. Posteriormente, as progêniess F₁ foram autofecundadas originando as progêniess F₂. De posse das populações P₁, P₂, F₁ e F₂, foi adotado o modelo de retrocruzamentos entre meio irmão Triple Test Cross (TTC). Este modelo é uma extensão do método proposto por Comstock e Robinson que provê além das estimativas de aditividade e dominância, um teste inequívoco para a epistasia (COMSTOCK; ROBINSON, 1952; KEARSEY; JINKS, 1968). Neste delineamento, estão previstos os retrocruzamentos de cada planta F₂ com três testadores: P₁ x F₂ (retrocruzamento L₁), P₂ x F₂ (retrocruzamento L₂) e F₁ x F₂ (retrocruzamento L₃). Além das progêniess de retrocruzamento (45 tratamentos), foram incluídos no experimento os genótipos P₁, P₂, F₂ e F₃, totalizando 49 tratamentos. A inclusão destas constituições genéticas permitiu a comparação entre as populações segregantes *vs* fixas.

O experimento foi realizado em campo no município de Lages (Santa Catarina, Brasil) durante os meses de dezembro/2019 a março/2020 (APÊNDICE C). Os tratamentos foram aleatorizados em um delineamento experimental de blocos incompletos parcialmente

balanceados (7×7), com duas repetições. A unidade experimental consistiu em duas linhas de 1 m. Em cada linha foram semeadas duas sementes, totalizando quatro plantas na parcela. A densidade de plantas (espaçamento de 0,50m entre plantas na linha e entrelinha) permite o desenvolvimento máximo de raízes de uma única planta de feijão, sem obstáculos ou bloqueios físicos. Desta forma, possibilita a comparação entre tratamentos e a determinação dos componentes genéticos.

7.2.2 Caracteres avaliados

A distribuição radicular (%) foi avaliada a campo durante o florescimento pleno (estágio R₆), considerando método de escavação (BÖHM, 1979), com adaptações. O método original prevê a abertura de um perfil perpendicular à linha de semeadura, mantendo a planta no solo. Após a abertura do perfil, ele é limpo de modo a remover o excesso de resíduos entre as raízes. Como adaptações foram propostas: *i*) a avaliação de duas plantas em cada parcela ao invés de uma, e *ii*) após a limpeza das raízes foi inserido um gabarito nas mesmas dimensões do perfil (0,50m de largura e 0,30m de profundidade), subdividido em 60 quadriculados de 0,05 x 0,05m. O gabarito foi fotografado e as raízes foram quantificadas por meio da avaliação de presença ou ausência em cada quadricula (1 ou 0, respectivamente), gerando a porcentagem de raízes total de cada planta no espaço do gabarito (somatório de eventos de presença em relação ao número total de quadrículas).

Além da distribuição radicular (DR), foram avaliados os caracteres de parte aérea: *i*) Comprimento do primeiro legume (CPL): durante a maturação de colheita, o primeiro legume de cada planta em relação ao solo foi medido na seção longitudinal em centímetros (todas as plantas da parcela); *ii*) Número de grãos (NG): contagem de grãos totais de cada planta durante a maturação de colheita (todas as plantas da parcela); *iii*) Estatura de plantas (EST): durante a maturação de colheita, cada planta foi medida do solo até o comprimento final da guia, quando presente, em centímetros (todas as plantas da parcela); *iv*) Ciclo reprodutivo (CR): contagem de dias totais entre o florescimento e a maturação de colheita de cada planta (2 plantas por parcela) e *v*) Número de ramos basais (NRB): número de ramos (vegetativos e reprodutivos) presentes em distância padrão (0,10m) do solo ao ápice da planta (todas as plantas da parcela).

7.2.3 Análise estatística

Considerando a condução do experimento com delineamento de blocos incompletos (o qual cada bloco compreende apenas parte dos tratamentos), a análise combinada intrablocos e com a recuperação da informação entre os blocos se torna necessária (LITTELL *et al.*, 2006). Além disso, por meio de testes dos pressupostos do modelo estatístico (análise gráfica e testes de probabilidade) foi verificado que algumas características agronômicas como a distribuição radicular, número de grãos e ciclo reprodutivo não seguiram a distribuição normal. Desta forma, modelos com distribuições adequadas foram selecionados. Tendo em consideração estes aspectos, as análises foram baseadas em Modelos Lineares Mistos Generalizados, expresso pela seguinte equação matricial:

$$E[Y|\gamma] = g^{-1}(X\beta + Z\gamma)$$

Neste modelo estão discriminados \mathbf{Y} : o vetor dos dados observados; $\boldsymbol{\gamma}$: o vetor dos efeitos aleatórios; \mathbf{g}^{-1} : função de ligação inversa, inerente a cada distribuição utilizada; \mathbf{X} : matriz de incidência dos efeitos fixos (repetição e tratamento); $\boldsymbol{\beta}$: vetor dos efeitos fixos; \mathbf{Z} : matriz de incidência dos efeitos aleatórios (blocos). O preditor linear considerou ainda os vetores dos erros entre (erro experimental) e dentro (erro amostral). A concepção de dois erros foi vinculada à presença da unidade experimental (parcela) e unidade de observação (planta). Isto permite a caracterização correta do erro experimental para derivar inferências válidas (não tendenciosas). Para estimação dos efeitos aleatórios foi utilizada a técnica conhecida como pseudo-verossimilhança restrita (RPL), com uma expansão em torno das estimativas dos melhores preditores lineares não-viesados dos efeitos aleatórios – RSPL (acrônimo para $R = residual$, $S = subject-specific expansion$, $PL = pseudo-likelihood$). Os graus de liberdade do modelo foram determinados pelo método *Containment*, adequado para experimentos moderadamente desbalanceados.

A análise do Triple Test Cross (TTC) se divide em duas partes, uma relacionada ao teste para epistasia aditiva x aditiva (aa) e a outra relacionada ao teste e estimativa dos demais componentes genéticos (aditivo - a , dominante - d e epistático $ad + dd$). Para tanto, o fator tratamento foi desdobrado em efeitos genéticos por meio de espaços de inferência (MCLEAN; SANDERS; STROUP, 1991). Os espaços de inferência foram derivados para níveis específicos (*narrow*) do efeito aleatório – considerando a necessidade de recuperar a informação entre os blocos. Como referido anteriormente, foram gerados três tipos de retrocruzamento (L_1 , L_2 e L_3). Inicialmente foi realizado o teste para epistasia aditiva x aditiva de acordo com o espaço de inferência $L_1 + L_2 - 2L_3$ para todas as progêneres avaliadas (1 grau de liberdade). Na ausência de

epistasia aditiva x aditiva, as médias comparadas não diferem entre si significativamente. Este teste de escala é o principal diferencial entre os esquemas de cruzamentos propostos para estudo da herança de caracteres. Segundo a base genética deste teste, para o i -ésimo indivíduo amostrado da população F_2 os termos aditivo (a) e dominante (d) se cancelam, sobrando apenas os efeitos epistáticos (se existirem). Isso se aplica para qualquer número de locos e independe do grau de endogamia, frequências gênicas e correlações genéticas (KEARSEY; JINKS, 1968). Os efeitos dos componentes genéticos aditivo e dominante foram estimados de forma semelhante ao delineamento proposto por Comstock e Robinson, excetuando a inclusão da F_1 . Assim, o efeito aditivo correspondeu a combinação linear $L_1 + L_2 + L_3$ na média das progênies (1 grau de liberdade), enquanto os efeitos de dominância foram obtidos pela expressão $L_{1i} - L_{2i}$ para cada i -ésima progênie (14 graus de liberdade). Por fim, os efeitos de epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante foram estimados simultaneamente por meio do teste de escala independente $L_{1i} + L_{2i} - 2L_{3i}$ para cada i -ésima progênie (14 graus de liberdade).

Para associar os componentes genéticos detectados e os possíveis efeitos de segregação transgressiva, as populações segregantes (F_2 e F_3) foram comparadas com as populações fixas (P_1 e P_2). Adicionalmente, foram testados modelos genéticos utilizando o método dos quadrados mínimos, cujos parâmetros são estimados pela resolução da equação matricial: $\widehat{B} = (X'X)^{-1} X'Y$, sendo: \widehat{B} o vetor das estimativas dos parâmetros genéticos e Y a matriz dos valores observados de cada população fixa e segregante.

Todas as análises foram executadas no software SAS (*SAS OnDemand for Academics*) a partir dos procedimentos GLIMMIX e IML. O procedimento GLIMMIX foi utilizado para análise de variância e desdobramento dos efeitos de tratamento de acordo com o esquema de cruzamentos (APÊNDICE D). Neste procedimento, as distribuições de cada variável resposta foram especificadas com o comando DIST e os testes e estimativas de cada componente genético foram obtidos por meio do comando ESTIMATE. Além disso, estimativas de médias, erros padrões e outras medidas descritivas para cada tratamento foram obtidas pelo comando LSMEANS com a especificação dos intervalos de confiança (argumento CL). O procedimento IML foi utilizado para testar os modelos genéticos propostos. O vetor Y (valores médios observados) foi construído a partir da escala original ou com base nos valores médios derivados pela função de ligação inversa, a depender do caráter considerado e sua respectiva distribuição.

7.3 RESULTADOS

A análise de variância é a síntese de informação mais importante de um experimento controlado. Esta ferramenta permite discriminar a variação dos valores observados da variável resposta que é devida a cada fator experimental, sobre os quais é desejado derivar inferências, e cada fator de unidade, que expressa classificações das unidades de observação determinadas por características estranhas relevantes (variações químicas no solo, umidade do solo, tamanho das sementes...). Por essa razão, é a etapa inicial em metodologias que permitem estimar os componentes genéticos envolvidos na herança. Por exemplo, as diferentes gerações derivadas de um determinado cruzamento (F_2 , F_3 , retrocruzamentos) podem manifestar respostas fenotípicas diferentes. Neste sentido, deve-se conhecer o quanto destas respostas são devido ao tratamento (variações genéticas) e ao acaso (erro). Em um experimento de blocos incompletos, as fontes de variação são os efeitos de tratamento e os efeitos dos fatores de unidade. Sendo de interesse neste estudo apenas o efeito de tratamento, para o qual foram exibidos os resultados da análise de variância (Tabela 6).

Tabela 6 - Análise de variância para o efeito fixo de tratamento considerando os caracteres: distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB).

Caráter	Distribuição	Efeito de tratamento				
		NGL ¹	DGL ²	QM ³	Valor F	P > F
DR	Poisson	44	82	0,05	3,65	0,0001
CPL	Normal	43	146	8,90	3,66	0,0001
NG	Lognormal	43	146	0,91	3,19	0,0001
EST	Normal	43	146	1494,67	3,15	0,0001
CR	Lognormal	43	82	0,02	1,16	0,2816
NRB	Normal	43	146	6,56	3,12	0,0001

¹ Número de graus de liberdade do numerador. ² Número de graus de liberdade do denominador. ³ Quadrado médio.

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Em todos os caracteres foram evidenciados efeitos de tratamento significativos, exceto para o ciclo reprodutivo ($p=0,2816$) (Tabela 6). Isto sugere que existem diferenças impressas nas constituições genotípicas oriundas do cruzamento P₁-BAF53 (andino) x P₂-IPR 88 Uirapuru (mesoamericano), podendo ser esta decisão errônea em aproximadamente uma de cada 10000 repetições deste experimento, ou seja, com elevada confiabilidade. Este resultado pode ser esperado considerando que os genitores foram escolhidos com base em suas diferenças, exibindo potencial de variação genética. Considerando que a análise atribuiu diferentemente os

resíduos oriundos das unidades experimentais (parcelas) e unidades de observação (plantas) – situação plenamente comum em estágios iniciais de programas de melhoramento – a variação detectada pode ser atribuída apenas ao efeito primário dos tratamentos. Além disso, o efeito de tratamento para o caráter estatura de plantas apresentou a maior variação (quadrado médio), potencializando as diferenças fenotípicas entre porte ou arquitetura de tais genótipos (Tabela 6).

A variação detectada pode ser desdobrada em cada componente genético a fim de compreender os possíveis efeitos de epistasia presentes em cada caráter. O fator de tratamento comprehende uma estrutura ortogonal na qual comparações previamente estabelecidas exploram valores médios de cada tratamento. Para obter os componentes genéticos aditivo, dominante e epistáticos, funções preditas foram geradas compreendendo os efeitos fixos e aleatórios. Estas funções são apropriadas para recuperar a informação entre os blocos (LITTELL *et al.*, 2006). Considerando o feijão como uma autêntica espécie autógama, interessam inicialmente os efeitos genéticos de natureza aditiva (Tabela 7).

O caráter distribuição radicular revelou tanto efeito significativo para o componente genético aditivo (4,13) como para a epistasia aditiva x aditiva (1,12). Estes resultados foram igualmente observados para os caracteres comprimento do primeiro legume e número de grãos (Tabela 7). Logo, apenas um modelo aditivo-dominante não apresenta validade para obtenção de informações a respeito dessas três características. Usualmente, o componente aditivo revela valor superior ao componente aditivo x aditivo. Entretanto, este fato não foi evidenciado quanto ao comprimento do primeiro legume, que pode ser atribuído a uma estimativa imprecisa do componente aditivo na presença de epistasia. De modo contrário, não foram evidenciados efeitos significativos para epistasia aditiva x aditiva nos caracteres estatura de plantas ($p=0,2339$), ciclo reprodutivo ($p=0,3484$) e número de ramos basais ($p=0,6280$) (Tabela 7). Sendo apenas a interação alélica importante para estes caracteres. Estes resultados podem estar associados com a variação de cada caráter dentro das populações fixas e segregantes.

Tabela 7 - Funções preditas (BLUP) com representação parcial dos coeficientes para determinação do efeito aditivo ($L_1+L_2+L_3$) e aditivo x aditivo ($L_1+L_2-2L_3$) considerando modelo com os efeitos fixos: média (μ), repetição (R_i , com dois níveis), tratamento (T_j , com 45 níveis) e o efeito aleatório: bloco(repetição) (R_kB_l , com 14 níveis), para os caracteres distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB).

¹	Função	Efeito fixo										Efeito aleatório					BLUP	P > t		
		μ	R_1	R_2	T_1	T_2	T_3	T_j^2	T_{46}	T_{47}	T_{48}	T_{49}	R_1B_1	R_2B_1	$R_kB_l^3$	R_1B_7	R_2B_7			
DR	$L_1+L_2+L_3$	(33	16,5	16,5	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/33	4,13	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	1,12	0,0135
CPL	$L_1+L_2+L_3$	(30	15	15	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/30	9,99	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	13,20	0,0001
NG	$L_1+L_2+L_3$	(30	15	15	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/30	4,67	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	4,55	0,0002
EST	$L_1+L_2+L_3$	(30	15	15	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/30	71,53	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	59,38	0,2339
CR	$L_1+L_2+L_3$	(30	15	15	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/30	3,66	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	0,35	0,3484
NRB	$L_1+L_2+L_3$	(30	15	15	1	1	1	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/30	4,89	0,0001
	$L_1+L_2-2L_3$	(0	0	0	1	1	-2	...	0	0	0	0	1	1	...	1	1)	/2	-1,66	0,6280

¹Distribuição considerada: DR (Poisson), CPL (Normal), NG (Lognormal), EST (Normal), CR (Lognormal) e NRB (Normal). ²Continuação das demais médias de tratamentos. ³Continuação das demais médias de bloco(repetição).

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Dentre todos os caracteres, considerável amplitude de variação foi observada em estatura de plantas e número de ramos basais. Nestes caracteres, o coeficiente de variação apresentou amplitudes de 21 a 79% e 22 a 29% (APÊNDICE E); como também os valores de variância foram expressivos tanto nas populações fixas, como consequentemente nas populações segregantes. Por exemplo, para estatura de plantas os genitores P₁-BAF53 e P₂-IPR 88 Uirapuru exibiram valores de variância de 465,75 e 322,16, sendo o maior e menor valor observado dentro deste caráter, resultando igualmente em progênies F₂ e F₃ de elevada variância. Esta variação identificada, em partes se deve aos componentes da herança não aditiva (dominância, epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante). No outro extremo, nos caracteres em que o componente epistático aditivo x aditivo foi significativo, o coeficiente de variação alcançado foi de apenas 12%, e os valores de variância foram de expressão inferior comparativamente aos anteriores. No caráter distribuição radicular, os valores de variância foram de mesma magnitude tanto nos genitores como nas progênies. As constituições genéticas P₁, P₂ e F₂ fazem parte do esquema de cruzamentos utilizado neste estudo, oferecendo uma explicação sobre a presença ou ausência de epistasia aditiva x aditiva nestes caracteres. Neste sentido, os resultados revelaram que nos caracteres onde os efeitos epistáticos aditivo x aditivo foram identificados, os genitores e as progênies F₂ e F₃ exibiram variação inferior, comparativamente aos demais caracteres.

Além da variação oriunda dos componentes aditivos da variação genética, deve ser considerado a parte remanescente do valor genotípico (desvios de dominância e desvios epistáticos aditivo x dominante e dominante x dominante) (Tabela 8). Os desvios causados pela dominância resultam da propriedade de dominância entre os alelos de um loco (FALCONER; MACKAY, 1996). Dentre os desvios genotípicos de dominância estimados para cada progénie, apenas dois foram significativos para o caráter distribuição radicular, com magnitudes médias negativas (-0,5 e -1). Considerando que a função predita que permite estimar este componente para cada *i*-ésima progénie ($L_{1i} - L_{2i}$), computa uma diferença genética entre P₁-BAF53 vs P₂-IPR 88 Uirapuru, esta magnitude negativa pode estar relacionada a alelos favoráveis à expressão do caráter presentes no genitor mesoamericano. Além de desvios de dominância, o caráter distribuição radicular revelou o maior número de desvios genéticos significativos para a epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante comparativamente aos demais caracteres (Tabela 8). Possivelmente, estes desvios estejam relacionados ao desempenho diferencial de progênies segregantes quanto a este caráter.

Tabela 8 - Efeitos genéticos de dominância (desvios de dominância) e epistasia aditiva x dominante + dominante x dominante (desvios ad + dd) para os caracteres distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB). Indicadas as comparações entre populações segregantes nas gerações F₂ e F₃ versus a média dos pais (P₁-BAF53 + P₂-IPR 88 Uirapuru).

Caráter ¹	Desvios dominância ²		Desvios ad + dd ²		Comparação ³	
	Número	Magnitudes	Número	Magnitudes	F ₂ vs pais	F ₃ vs pais
DR	2	(- -)	4	(+ + + -)	0,1341	NS
CPL	1	(+)	3	(+ + +)	-0,5417	NS
NG	0	N/A††††	2	(+ +)	0,0516	NS
EST	2	(+ +)	1	(+)	21,1497	*
CR	1	(+)	0	N/A ⁴	0,1854	*
NRB	1	(+)	2	(+ -)	-0,7919	NS
					0,1819	NS

¹ Distribuição considerada: DR (Poisson), CPL (Normal), NG (Lognormal), EST (Normal), CR (Lognormal) e NRB (Normal). ² Desvios significativos obtidos por espaços de inferência, segundo o esquema de cruzamentos TTC. ³ Valores positivos indicam superioridade das progênies e valores negativos indicam superioridade dos genitores. ⁴ Não se aplica. *, ** valores significativos a 5% e a 1% de significância pelo teste t. NS não significativo.

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Para os demais caracteres foram observados resultados diferentes quanto aos componentes remanescentes do valor genotípico. Além da maior expressão de desvios genéticos positivos, também foram identificados a superioridade de desvios de epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante nos caracteres comprimento do primeiro legume e número de grãos, se comparados aos desvios de dominância. De modo contrário, para o ciclo reprodutivo, número de ramos basais e especialmente estatura de plantas, foram identificados mais desvios de dominância, comparativamente aos desvios de epistasia não aditiva (Tabela 8).

A extensão e magnitude destes componentes remanescentes do valor genotípico, geralmente estão associadas com a ocorrência dos principais fenômenos genéticos envolvidos no melhoramento de plantas. A associação direta destes componentes com a heterose ou endogamia não é uma tarefa fácil. Do contrário, uma teoria unificadora permitiria elucidar as causas genéticas da heterose, por exemplo. Dentre as razões desta dificuldade: *i*) número considerável de genes envolvidos no controle genético dos caracteres quantitativos; *ii*) em um determinado genótipo envolvendo vários locos em heterozigose, alguns deles podem ser positivos e outros negativos, ou seja, são favoráveis ou desfavoráveis em relação ao caráter e, não menos importante, *iii*) a impossibilidade de representar a totalidade da variação genética das populações segregantes, especialmente em experimentos de campo. Portanto, qualquer

tentativa de elucidar estes efeitos, são especulações que devem ser tomadas com ressalva. Considerando que as populações fixas e segregantes foram conduzidas no mesmo experimento com as progêniens de retrocruzamento, foram designadas funções preditas que permitissem realizar comparações genéticas entre as progêniens (F_2 e F_3) vs. os genitores (P_1 e P_2) (Tabela 8).

A comparação entre a média das progêniens F_2 vs. média dos genitores não revelou significância para distribuição radicular. Já a comparação envolvendo as progêniens F_3 revelou evidências significativas; porém, o resultado desta função predita revelou valor negativo, indicando desempenho inferior das progêniens em comparação aos genitores. Estes resultados corroboram com os logrados em anos anteriores. O mesmo padrão de comportamento foi identificado no caráter comprimento do primeiro legume, no qual os genitores exibiram 2 centímetros de comprimento superior em relação a média das progêniens F_3 , comparativamente. Em outro panorama, os caracteres estatura e ciclo reprodutivo exibiram progêniens com segregação transgressiva; ou seja, na predominância dos efeitos aditivos, determinadas progêniens com combinações alélicas específicas revelam fenótipos superiores aos genitores. Por exemplo, as progêniens F_2 revelaram 21 centímetros a mais de estatura em relação aos pais. Como também, estes resultados podem ser explicados pelos desvios de dominância significativos evidenciados nestes caracteres (Tabela 8).

Os esquemas de cruzamento que determinam a presença de interações gênicas não preveem a inclusão de genótipos para estimação da segregação transgressiva (genitores e progêniens F_2 , F_3). Portanto, para ilustrar o efeito dos componentes genéticos sobre este fenômeno foi proposta a elaboração de modelos para dois caracteres deste estudo em que os resultados obtidos foram contrastantes: distribuição radicular e estatura de plantas (Tabela 9). Os modelos baseados em quadrados mínimos estabelecem duas matrizes: a primeira (X) define os parâmetros genéticos que regem o modelo, enquanto a segunda (Y) define as médias observadas para cada tratamento. Considerando os resultados da análise do Triple Test Cross, para o caráter estatura de plantas foram considerados apenas os parâmetros básicos do modelo aditivo-dominante (média - m , desvio do homozigoto em relação à média - a e o desvio do heterozigoto em relação à média - d). Já para a distribuição radicular, foram adicionados estes três parâmetros mais o componente epistático aditivo x aditivo - aa .

O modelo genético proposto para o caráter raiz levou em consideração as definições genéticas clássicas para dois genes com dois alelos, com algumas ressalvas. O contraste entre os genitores ou o distanciamento genético entre eles, não foi assumido como 100%. Consequentemente, na geração F_2 , a contribuição dos locos em heterozigose (parâmetro d) foi

de apenas 0,25, ao invés de 0,5 (redução de 50% da heterozigose). Por fim, foi sugerido a presença do componente epistático aditivo x aditivo nas progêneres de retrocruzamento e nos genitores. Desta forma, foi estimado um modelo para distribuição radicular como: $50,79 - 3,75a + 16,88d + 22,04aa$. Isto revelou que de fato o componente epistático aditivo x aditivo (valor estimado em 22,04) contribuiu na expressão da raiz (Tabela 9).

Tabela 9 - Análise da variação (método dos quadrados mínimos) dos caracteres distribuição radicular (DR) e estatura de plantas (EST) para testes de significância dos genótipos fixos (P_1 e P_2) e segregantes (F_2 , F_3 , L_1 , L_2 e L_3) do cruzamento P_1 -BAF53 x P_2 -IPR 88 Uirapuru.

Caráter ¹	Causas de variação	GL ²	SQ ³	QM ⁴	Valor F	P > F
DR	Modelo	3	943,27	314,42	2,95	0,0374
	Desvio	41	6174,45	150,59	1,41	0,0923
	Resíduo	82	8735,99	106,53		
EST	Modelo	2	4644,96	2322,48	4,88	0,0088
	Desvio	41	9605,46	234,27	0,49	0,9951
	Resíduo	146	69419,83	475,47		

¹ Valores derivados pela função de ligação inversa (DR) ou com base na escala original (EST). ² Graus de liberdade. ³ Soma de quadrados. ⁴ Quadrado médio.

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Por outro lado, o modelo genético proposto para o caráter estatura de plantas considerou todas as premissas básicas, desde o contraste total entre os genitores até a composição de populações segregantes com contribuições positivas dos desvios dos heterozigotos (d). O modelo estimado ($55,34 + 22,46a + 30,15d$) revelou contribuições expressivas tanto do componente aditivo (22,46) como do componente de dominância (30,15), sendo os desvios entre as médias observadas e estimadas apenas devido ao acaso (desvio não significativo). Considerando a magnitude do parâmetro estimado de dominância e a ausência dos efeitos de epistasia aditiva x aditiva, pode-se assumir como provável os efeitos de segregação transgressiva neste caráter.

7.4 DISCUSSÃO

O cruzamento utilizado neste estudo revelou potencial de variação genética em diferentes magnitudes de acordo com o caráter considerado. Para a distribuição radicular, comprimento do primeiro legume e número de grãos, os componentes aditivo e aditivo x aditivo foram significativos. Do contrário, para estatura de plantas, ciclo reprodutivo e número de ramos basais não foi evidenciado o componente de interação. Estes resultados foram explicados

pelas magnitudes de variância observadas nestes caracteres. Esta pesquisa sugeriu que a epistasia aditiva x aditiva influenciou negativamente sobre o desempenho médio de progênies segregantes; pois mesmo em características que exibiram desvios genéticos de dominância e epistasia não aditiva, a média das progênies não superou a média dos genitores. Do contrário, efeitos de segregação transgressiva foram observados no caráter estatura de plantas em função dos desvios genéticos de dominância. Os modelos genéticos sugeridos para distribuição radicular e estatura de plantas permitiram validar o comportamento genético das progênies oriundas deste cruzamento.

O estudo de componentes genéticos pode ser aprimorado na medida que são adicionados os indivíduos segregantes, independente do esquema de cruzamentos adotado. Entretanto, a hibridação entre genótipos andinos *vs* mesoamericanos geralmente revela anormalidades fenotípicas entre os descendentes, tal como a inviabilidade dos híbridos F₁ ou a esterilidade parcial nas gerações segregantes (GEPTS; BLISS, 1985). Esta característica peculiar reduz substancialmente a quantidade de sementes que podem ser obtidas para cada cruzamento realizado. Além disso, o genótipo andino (BAF53) foi utilizado como genitor feminino neste estudo, diminuindo ainda mais as expectativas de produção de sementes (devido ao menor número de sementes por legume) tanto nas gerações fixas (F₁) como nas gerações segregantes (F₂). Aliada a pequena quantidade de progênies obtidas, quando são conduzidas em condições de campo apresentam considerável sensibilidade aos diversos fatores de ambiente. Esse fato ocasiona a morte de um número significativo de plantas, comprometendo assim o balanceamento dos dados obtidos do experimento. Nesta pesquisa também não foram conduzidas as populações F₁ (devido a quantidade insuficiente de sementes). Entretanto, esta constituição genética foi avaliada para os mesmos caracteres em condições de campo durante dois anos anteriores (CERUTTI *et al.*, 2020; GRIGOLI *et al.*, 2021). Nestes experimentos foram avaliadas 30 diferentes combinações híbridas F₁, além das progênies F₂ e os genitores.

O caráter raiz apresenta certa plasticidade fenotípica que pode ser alterada de acordo com o ambiente no qual os tratamentos são introduzidos (LANNA *et al.*, 2016). Dentre as principais funções das raízes, destacam-se a absorção de água e nutrientes. Desta forma, em condições de déficit hídrico o genótipo tende a distribuir mais profundamente suas raízes, comparativamente a uma condição em que o solo se encontra condições ótimas de umidade, por exemplo. As 49 constituições genéticas completaram seu crescimento e desenvolvimento com apenas 124,20 mm de chuva acumulada durante os quatro meses de condução do experimento (APÊNDICE C). Esta condição é quase três vezes inferior à quantidade ideal para

a cultura (300 a 400 mm). Devido a expressão do caráter (em termos de porcentagem de raízes) nesta condição de ambiente relatada, a dissecção dos componentes genéticos pode ter sido mais refinada se comparada a uma condição de ambiente favorável (chuvas bem distribuídas em campo ou em experimento de casa de vegetação).

Experiências anteriores têm demonstrado em plantas autógamas a predominância dos efeitos aditivos sobre a herança de características radiculares (DE MELO *et al.*, 2016, 2018; KASHIWAGI *et al.*, 2008) e de caracteres de parte aérea (TOLEDO *et al.*, 2000). Assim como, o componente aditivo x aditivo foi detectado no controle genético do comprimento das raízes e peso seco da raiz em grão de bico (KASHIWAGI *et al.*, 2008); como também em cinco caracteres de raiz em feijão a partir do cruzamento entre os genótipos ICA Pijao *vs* Ouro Negro (ARAÚJO; ANTUNES; TEIXEIRA, 2005). Neste último estudo citado, apesar de ambos os genótipos serem do grupo mesoamericano, são provenientes de regiões diferentes (Ouro Negro - Brasil, ICA Pijao - Colômbia).

Outros estudos também reportam a presença de epistasia em cruzamento entre genitores de grupos gênicos distintos. A sinônimo desta pesquisa, em cruzamento entre genitores andino *vs* mesoamericano (BRS Radiante *vs* Carioca-MG), as interações “aditiva x dominante e dominante x dominante” foram significativas para os caracteres número de legumes por planta e número de grãos por planta; enquanto para o caráter peso de grãos por planta, todos os tipos de epistasia foram significativos, porém o componente aditivo x aditivo revelou maior importância comparativamente aos demais (maior quadrado médio) (MORETO; RAMALHO; BRUZI, 2012). Além disso, em estudo anterior abordando sobre a mesma constituição genética (BRS Radiante *vs* Carioca-MG) foi revelado que a média de progênies F₂:F₃ e F₂:F₄ foi reduzida em 44,91% (rendimento de grãos em gramas por parcela) e 61,61% (massa de 100 grãos em gramas) em relação à média dos genitores, quando os mesmos contribuíram igualmente no cruzamento (frequência = 0,50) (BALDONI; PATTO RAMALHO; DE ABREU, 2008). Ou seja, o componente epistático (especialmente o aditivo x aditivo) foi detectado em cruzamentos que envolvem genitores de grupos gênicos distintos, como relatado nesta pesquisa. Este componente parece estar envolvido no desempenho das progênies ao longo das gerações de autofecundação, implicando de forma direta na seleção de plantas em um programa de melhoramento.

A ocorrência de epistasia tem sido mais frequente em cruzamentos entre grupos do que dentro do grupo gênico (BOREL; RAMALHO; ABREU, 2016). No estudo citado foram avaliados caracteres de parte aérea (rendimento de grãos e massa de 100 grãos), sendo que

principalmente foi detectada epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante. Considerando que o delineamento Triple Test Cross (TTC) foi desenvolvido para detectar interações não alélicas em genes nos quais os genitores diferem (KEARSEY; JINKS, 1968), deve ser esperado a detecção de componentes epistáticos quando se realizam hibridações entre grupos diferentes.

7.4.1 Por que a epistasia aditiva x aditiva ocorre em certos caracteres e em outros não?

A presença de epistasia aditiva e não aditiva tem relação com as constituições genéticas utilizadas em um determinado cruzamento (MATHER; JINKS, 1971). Se ambos os genitores mantêm em seu genoma alelos que interagem de forma aditiva, predominantemente, a progénie resultante deste cruzamento pode revelar interações gênicas do tipo aditiva x aditiva. Possivelmente, os alelos que controlam a distribuição radicular, o comprimento do primeiro legume e o número de grãos das constituições genéticas deste estudo interagem de forma aditiva. Além disso, uma proporção dos genes envolvidos no controle genético pode ou não ser contrastante entre os genitores como: A^1A^1 vs A^1A^1 ou A^2A^2 vs A^2A^2 , por exemplo.

As medidas descritivas estimadas para cada constituição genética (segregante e fixa) evidenciaram que para distribuição radicular, comprimento do primeiro legume e número de grãos a variação foi relativamente baixa comparativamente a estatura de plantas, por exemplo. Este resultado sugere que nos caracteres com variação inferior (tanto entre genitores como entre progénies) não exibiram epistasia aditiva x aditiva. Esta hipótese, entretanto, não sustenta o resultado evidenciado para o ciclo reprodutivo, que não revelou epistasia aditiva x aditiva, como também não foi evidenciada variação considerável entre as constituições genéticas. Neste caso, este caráter foi o único que não apresentou variação global significativa entre os tratamentos (Tabela 6). Além disso, as condições climáticas durante o experimento, com destaque a precipitação, podem ter influenciado na diminuição de dias da floração até a colheita em todas as constituições genéticas (APÊNDICE C).

O teste dos modelos genéticos comprovou a presença do componente aditivo x aditivo no caráter distribuição radicular. Além disso, o modelo evidenciou uma superestimativa do componente de dominância (16,88) em detrimento do componente aditivo (-3,75). Quando o método dos quadrados mínimos é utilizado, se espera a predominância dos efeitos aditivos, exceto se ocorrerem epistasia, ligação ou sobredominância (BERNARDO, 2002). Considerando o feijão como uma autêntica planta autógama, a sobredominância pode ser

descartada como possível causa. Por outro lado, em caracteres controlados por muitos genes se espera que ocorra ligação entre eles. Neste caso, especialmente se a ligação ocorre em fase de repulsão tende a provocar uma superestimação do componente de dominância (KEARSEY; POONI, 1996). Desta forma, a presença de epistasia e o possível desequilíbrio de ligação podem ter provocado os desvios de dominância evidenciados para o caráter distribuição radical.

7.4.2 Existe relação entre a epistasia aditiva x aditiva com o desempenho médio das progênies?

Comumente, o desempenho médio de progênies oriundas por cruzamento é comparado em relação ao desempenho médio dos genitores. Quando a herança aditiva predomina em um caráter, tais progênies superiores são ditas apresentarem comportamento transgressivo. De outra maneira, as progênies também podem revelar superioridade quando estão presentes desvios de dominância e epistasia não aditiva. Tais desvios foram constatados nos caracteres distribuição radical, comprimento do primeiro legume e número de grãos. Neste sentido, o aparecimento de progênies superiores poderia ser concebido. Entretanto, não foram exibidas progênies F₂ e F₃ aprimoradas que permitissem a seleção pelo melhorista. Este resultado pode ser explicado pela presença do componente genético de interação.

Provavelmente, além de componentes epistáticos nas progênies, os genitores devem possuir genes interagindo de forma aditiva ao longo de seu genoma. Estas interações desempenham papel importante na adaptação de cada genótipo em sua região de origem (Andes ou Mesoamerica). Quando progênies são obtidas a partir destes genitores, os complexos de genes coadaptados são desfeitos, e se observam o desempenho inferior das progênies (JOHNSON; GEPTS, 2002). Este comportamento deve ser consideravelmente particular quanto ao caráter raiz. Sabe-se que os nichos ecológicos de cada grupo gênico são relativamente especializados. Os genótipos mesoamericanos por exemplo, são adaptados a um regime de seca no meio da estação, são cultivados em solos de origem vulcânica, férteis, em uma faixa geográfica quase equatorial; enquanto a população andina é mais adaptada a regiões frias (ARIANI; BERNY MIER Y TERAN; GEPTS, 2016; BITOCCHI *et al.*, 2013). Estes fatores podem ter impulsionado o desenvolvimento de tais interações gênicas, conforme o ambiente de cultivo praticado.

7.4.3 Qual a implicação real da epistasia ou como explorar devidamente esta interação em um programa de melhoramento de feijão?

Na maioria das vezes, a probabilidade de identificar plantas superiores em um programa de melhoramento pode ser comparada às chances de ganhar na loteria (VAN GINKEL; ORTIZ, 2018). Como inúmeros fatores incidem sobre esta tarefa, quanto mais refinado for o conhecimento genético de um determinado caráter maiores serão as chances de desenvolver o genótipo ideal (ALLARD, 1960). Considerada aparentemente de pequena importância, a epistasia mostrou-se significativa nos caracteres avaliados nesta pesquisa, bem como, influenciou de forma negativa sobre o desempenho das progêñies segregantes, principalmente no caráter distribuição radicular. Este caráter exibe uma elevada plasticidade fenotípica, de modo que a presença da interação aditiva x aditiva pode estar relacionada com a adaptabilidade dos genótipos nos ambientes em que são cultivados, garantindo a sobrevivência e a perpetuação da espécie. Desta forma, nos ambientes mais restritivos este componente genético pode revelar maior importância, se comparada aos ambientes com elevada utilização de insumos, fertilizantes e irrigação. Considerando que programas clássicos de melhoramento recomendam que a seleção de populações segregantes seja praticada nos ambientes em que os genótipos serão cultivados (CECCARELLI, 2015), provavelmente, os melhoristas irão presenciar este componente genético, o que pode obscurecer os resultados sobre a seleção de plantas. Ou mais precisamente, dificultando a seleção de um genótipo ideal para a raiz.

A vantagem ou desvantagem da presença de epistasia se deve a inúmeras razões, como por exemplo, a fase do programa de melhoramento a ser considerada: *i*) escolha dos genitores, *ii*) fases iniciais de seleção ou *iii*) fases finais de seleção. Na fase *i*, os melhoristas que executam um número superior de cruzamentos entre um grupo selecionado de genitores serão menos surpreendidos pelos efeitos negativos da epistasia e da ligação gênica. Um número superior de cruzamentos permitirá maior recombinação inter e intra cromossômica, liberando maior variação genética. Esta variação será repercutida em um espectro de genótipos que contemple indivíduos favoráveis ao caráter desejado. No melhoramento de autógamas, por exemplo, devem ser contemplados preferivelmente três ou quatro gerações de cruzamentos, usando um número razoável de genitores para sintetizar o genótipo melhorado (JOHNSON; BERNARD, 1962; VERNETTI, 1983). Cuidados adicionais também devem ser tomados quanto ao grau de distanciamento genético entre os pais; pois, genitores geneticamente semelhantes não irão imprimir características novas em suas progêñies. Na fase *ii*, fases iniciais de seleção, se a ação

gênica aditiva x aditiva estiver presente no caráter, deve-se selecionar com menos rigor nas primeiras gerações de autofecundação (VERNETTI, 1983). Pois, a epistasia pode alterar o comportamento das progêneres até que se tornem linhagens. Já nas fases finais do programa de melhoramento (fase *iii*) a interação aditiva x aditiva pode ser convertida em variância aditiva, contribuindo na seleção de plantas superiores.

8 CAVIANO: CULTIVAR DE FEIJÃO PRETO COM SISTEMA RADICULAR MELHORADO E DE AMPLA ADAPTABILIDADE²

8.1 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é um alimento básico no Brasil e uma importante fonte de proteína. Atualmente, o Brasil é considerado o maior produtor e consumidor de feijão. Estima-se que a área plantada com esta cultura é de 2,8 milhões de hectares, com uma produção de grãos de 3,1 milhões de toneladas e produtividade de grãos de 1113 kg ha^{-1} (CONAB, 2022). Entretanto, o cultivo de feijão tem sido afetado por desafios que limitam o seu potencial produtivo (DARYANTO; WANG; JACINTHE, 2015). Dentre esses desafios, a sensibilidade aos estresses abióticos nos mais variados ambientes em que é cultivado. Considerando este fato, as características relacionadas às raízes tornaram-se foco de pesquisas em todo o mundo (BURRIDGE *et al.*, 2016, 2019; POLANIA *et al.*, 2017).

As raízes são extremamente importantes, já que determinam o volume de solo a ser explorado e consequentemente, aquisição de água e nutrientes, podendo contribuir para maior adaptação do genótipo a um agroecossistema (BURRIDGE *et al.*, 2019; LYNCH, 2018). A desconsideração deste caráter no melhoramento pode aumentar a probabilidade de desenvolver genótipos especializados para ambientes altamente favoráveis e que carecem de plasticidade; e, portanto, com desempenho insatisfatório sob condições de estresse. Entretanto, a avaliação de características radiculares ainda não tem sido uma rotina em programas de melhoramento genético do feijão.

Dentre as possibilidades para geração de variabilidade genética útil ao melhoramento de raízes, a indução de mutações tem sido aplicada (ROCHA *et al.*, 2010). O uso de mutações induzidas é um processo útil na área de melhoramento de plantas. Por meio desta técnica, um genótipo pode ser ligeiramente alterado, ao contrário de procedimentos que envolvam cruzamentos entre genótipos geneticamente distintos (COIMBRA *et al.*, 2007). Assim, o lançamento de um cultivar por meio de mutação induzida, adaptado às condições cultivo locais e com um amplo sistema radicular poderia ser uma alternativa para os cultivos de feijão. Neste sentido, destaca-se o lançamento do cultivar “Caviano” (em homenagem ao Centro de Ciências Agroveterinárias - CAV), que foi desenvolvido a partir do cultivar IPR 88 Uirapuru por

² Artigo publicado em: de Melo R.C.; Cerutti P.H.; Carbonari L.T. dos S.; Schwarzer, P.A.; Kavalco, S.A.F.; Guidolin A.F.; Coimbra J.L.M. (2022). Caviano: black bean cultivar with large root system and wide adaptability. Crop Breed. Appl. Biotechnol. 22(2): e419322211. <http://dx.doi.org/10.1590/1984-70332022v22n2c21>

radiação gama, apresentando um rendimento de grãos superior à média nacional, adaptabilidade ampla aos principais ambientes de cultivo de feijão do Estado e como característica diferencial, um sistema radicular melhorado.

8.2 MÉTODO DE MELHORAMENTO

Caviano foi obtido por meio da irradiação de sementes do cultivar IPR 88 Uirapuru na Unidade de Oncologia da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil, em 2007. Foram irradiadas sementes de quatro cultivares (IPR 88 Uirapuru, IPR Chopim, BRS Pérola e Iapar 81) com raios gama provenientes do agente mutagênico Cobalto-60. Para cada cultivar foram irradiadas duzentas e cinquenta (250) gramas de sementes. Primeiramente, foi realizada uma avaliação de dose resposta, sendo todas as quatro cultivares submetidas às doses totais absorvidas de 0, 100, 200 e 400 grays (Gy). A dose 400 Gy foi considerada letal, sendo mantidas apenas as populações irradiadas nas doses de 100 e 200 Gy. Foram obtidas desta forma, oito populações M_1 (primeira geração mutante). Após a irradiação, as sementes M_1 foram lavadas em água corrente e semeadas no campo constituindo aproximadamente 600 plantas por população mutante, nas dependências do Instituto de Melhoramento e Genética Molecular (IMEGEM), localizado no Centro de Ciências Agroveterinárias (CAV) da Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC), Lages, Santa Catarina, Brasil, na safra 2007/08.

As plantas colhidas em M_1 e em cada ciclo subsequente de autofecundação, as gerações foram denominadas de forma crescente (número subscrito). Devido a existência de efeitos fisiológicos e genéticos na primeira geração, não foi realizada a seleção de plantas. Desta forma, cada população M_1 foi colhida em Bulk para constituir a população M_2 . Este procedimento foi efetuado até a geração M_5 com o objetivo de obter populações com elevado nível de homozigose. Neste período, as populações mutantes e os cultivares originais foram conduzidos em experimentos com repetições, apresentando aproximadamente 200 plantas por parcela, em densidade comercial (12 a 15 plantas por metro). Nestes experimentos, amostras de plantas foram obtidas para avaliação de caracteres de interesse agronômico como: diâmetro do colo, estatura de plantas, inserção do primeiro legume, comprimento médio do legume, número médio de grãos por legume e número de legumes por planta. Além disso, as plantas também foram avaliadas quanto à distribuição de raízes em condições de campo; uma avaliação ainda pouco incorporada em programas de melhoramento genético de feijão. Para este caráter, duas

populações mutantes destacaram-se quanto a distribuição de raízes tanto na camada inicial (0-10 cm) e intermediária (11-20 cm) do solo (ROCHA *et al.*, 2010). Estas duas populações foram selecionadas para constituir linhas na próxima geração.

Na safra 2012/13, foram selecionadas 77 linhas mutantes (nas gerações M₅, M₆ ou M₇) quanto aos componentes do rendimento de grãos. Estas populações mutantes, além de outros genótipos oriundos do programa de melhoramento genético do IMEGEM (25 genótipos segregantes provenientes de hibridação) e 5 cultivares comerciais (IPR 88 Uirapuru, IPR Chopim, BRS Pérola, Iapar 81 e BRS Campeiro) foram inseridas em um ensaio preliminar com 100 tratamentos, em Lages, na safra 2013/14. Este experimento foi conduzido em delineamento de blocos aumentados de Federer, com cinco repetições. Cada parcela foi composta de quatro linhas de quatro metros, espaçadas a 0,45 m, com uma densidade de 15 plantas m⁻¹, totalizando 240 plantas na parcela. Foi colhida uma amostra de cinco plantas para avaliação dos caracteres adaptativos, e para o rendimento de grãos foi avaliada a área útil da parcela (3,6 m²). Para que os caracteres fossem considerados simultaneamente, foi utilizado o índice de seleção Smith e Hazel, atribuindo peso a seleção dos seguintes caracteres: estatura de plantas, inserção do primeiro legume, diâmetro do colo, número de legumes por planta, número de grãos por planta, peso de mil grãos e rendimento de grãos. Com base neste índice foram selecionados 15 genótipos, incluindo a linhagem candidata ao registro que revelou caracteres desejáveis para colheita mecanizada.

Estes genótipos continuaram sendo avaliados em ensaios preliminares durante três safras (2014/15 até 2016/17) em Lages, visando comprovar o desempenho agronômico e adaptação. Os experimentos foram conduzidos em blocos completos com três repetições. Cada parcela foi composta de quatro linhas de quatro metros, espaçadas a 0,45 m, com uma densidade de 15 plantas m⁻¹, totalizando 240 plantas na parcela. Ao final deste período, a população mutante fixa com denominação experimental de UDESC|CAV17.EFM0006 (população mutante derivada de irradiação em IPR 88 Uirapuru na dose 100 “PMU_100 M₈”), foi indicada para compor os ensaios de Valor de Cultivo e Uso (VCU). Desta forma, a linhagem foi incluída na rede estadual de avaliação, coordenada pela Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI), durante as safras 2018/19 e 2020/21, em seis locais (Campos Novos, Chapecó, Canoinhas, Xanxerê, Lages e Ituporanga), em duas épocas (“Águas”: Setembro a Novembro e “Seca”: Janeiro a Março). Paralelamente, visando validar a recomendação, a linhagem foi cultivada em uma área de produtor rural por meio do ensaio

denominado *Strip Test*, no município de Campo Belo do Sul (Serra Catarinense), conservando as práticas de manejo adotadas pelo agricultor.

A população mutante UDESC|CAV17.EFM0006 mostrou distinguibilidade, homogeneidade e estabilidade para os descritores preconizados para o feijão, comparativamente ao cultivar original IPR 88 Uirapuru. Bem como, revelou adaptação principalmente à época das Águas, com rendimento de grãos equivalente (5% de probabilidade) às cultivares comerciais testadas (BRS Campeiro e IPR Tuiuiú). Baseado em suas características agronômicas superiores e a performance obtida no Ensaio Estadual de linhagens, UDESC|CAV17.EFM0006 foi registrado em 2022 no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), com denominação comercial de Caviano.

8.3 CARACTERÍSTICAS DO CULTIVAR

O cultivar Caviano apresenta uma arquitetura de planta caracterizada como semi-ereta e hábito de crescimento indeterminado, com comprimento curto das guias. O cultivar pertence ao grupo comercial preto, com peso de 1000 sementes de 200 gramas. O ciclo total (da emergência à maturação fisiológica) é de 88 dias.

8.3.1 Distribuição radicular em condições de campo

Dentre os caracteres considerados durante a avaliação do Caviano, a distribuição radicular merece destaque. Este caráter foi mensurado em condições de campo segundo método de escavação do solo (BÖHM, 1979). Por esta metodologia, perfis perpendiculares (largura 0,50 m, altura 0,30 m) foram abertos próximos a linha de semeadura (distância 0,05 m) e as raízes foram expostas por meio da limpeza com canivetes e pincéis. No perfil limpo, foi colocado imediatamente próximo às raízes um gabarito nas mesmas dimensões da trincheira e dividido em 60 quadrículas. Posteriormente, uma foto do conjunto perfil mais gabarito foi realizada, permitindo uma avaliação quantitativa deste caráter devido à atribuição de presença (1) ou ausência (0) de “unidades de raiz” em cada quadrícula (Figura 6).

Considerando as características da variável resposta (contagem de eventos de presença e ausência) e a necessidade de utilizar um modelo que não segue a distribuição normal, o caráter foi extensivamente avaliado mediante o uso de Modelos Lineares Generalizados. Dentre as populações oriundas pela mutação induzida, Caviano (PMU.100) destacou-se pelas magnitudes

dos valores observados de distribuição radicular, em todas as profundidades consideradas (Tabela 10). Inclusive, os valores observados foram superiores ao cultivar original (IPR 88 Uirapuru), revelando os efeitos positivos da mutação sobre o melhoramento desta característica.

Figura 6 - Etapas para avaliação da distribuição de raízes segundo método de escavação do solo: a) Um perfil é aberto no solo ao lado das plantas perpendicularmente à linha de semeadura, deixando as plantas no solo; b) Após a abertura do perfil, o interior é limpo removendo o excesso de solo entre as raízes e um gabarito é inserido, nas dimensões do perfil (0.5m profundidade x 0.3m largura), subdividido em 60 quadrículas; c) Uma fotografia do conjunto perfil + gabarito é realizada e a presença ou ausência de raízes no espaço é determinada (1 ou 0, respectivamente), indicando o percentual de raízes por planta.



Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Tabela 10 - Médias observadas (\bar{X}_O) e médias transformadas (\bar{X}_T) ($\rho = \ln(\bar{x}/1 - \bar{x})$) do caráter distribuição radicular para o cultivar IPR 88 Uirapuru e as populações derivadas por mutação induzida.

Genótipo	Camadas do solo (cm)					
	0-10		11-20		21-30	
	\bar{X}_O	\bar{X}_T	\bar{X}_O	\bar{X}_T	\bar{X}_O	\bar{X}_T
IPR 88 Uirapuru	0,827	1,564	0,169	-1,591	0,023	-3,746
Caviano (PMU.100)	1,000	-	0,525	0,100	0,050	-2,944
PMU.200	0,950	2,944	0,425	-0,302	0,000	-

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

8.3.2 Rendimento de grãos e adaptabilidade genotípica

Caviano revelou um rendimento médio de grãos de 2315 kg ha⁻¹ e potencial de rendimento para 4200 kg ha⁻¹. Nos ambientes de avaliação considerados, o cultivar apresentou desempenho equitativo aos cultivares de feijão preto testemunhas (BRS Campeiro e IPR Tuiuiú), com destaque para época das Águas (Tabela 11). Além disso, nos ambientes com menor expectativa de rendimento de grãos (época das Secas), a redução percentual de Caviano foi inferior (-16%) comparativamente ao cultivar SCS204 Predileto (-28%), cujo genótipo foi considerado de maior rendimento de grãos, dentre os cultivares do grupo comercial preto. Este resultado indica a capacidade do cultivar Caviano em manter seu rendimento de grãos base, em condições mais restritivas de cultivo.

Tabela 11 - Rendimento de grãos (kg ha⁻¹) do cultivar Caviano e cultivares testemunhas (BRS Campeiro e IPR Tuiuiú) para cada local avaliado, época e safra agrícola no estado de Santa Catarina.

Local	Época	Safra	Caviano	BRS Campeiro	IPR Tuiuiú
Campos Novos	Águas	2018/19	3180a	2845b	3526a
Chapecó	Águas	2018/19	2864a	2898a	2584b
Canoinhas	Águas	2018/19	2798a	2728a	2609a
Campos Novos	Águas	2020/21	3060a	3727a	3528a
Xanxerê	Águas	2020/21	4278a	4535a	4450a
Lages	Águas	2020/21	1255a	1357a	1743a
Ituporanga	Seca	2018/19	1543a	1644a	1628a
Xanxerê	Seca	2018/19	2205a	2332a	2524a
Chapecó	Seca	2018/19	1757c	3013a	2215b
Ituporanga	Seca	2020/21	1685a	1770a	1576a
Xanxerê	Seca	2020/21	2148a	2059a	2059a
Chapecó	Seca	2020/21	1013a	1098a	1264a
Média Águas			2906	3015	3073
Média Seca			1755	1986	1878
Média geral			2315	2500	2475

Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

Os resultados positivos quanto a média de rendimento de grãos, refletiram em estimativas consideradas ideais para o parâmetro de adaptabilidade genotípica. A partir dos valores obtidos por regressão linear (metodologia proposta por Eberhart & Russel, 1966) foi possível categorizar Caviano como um cultivar de adaptabilidade ampla ($\beta=1$), tal

comportamento similar foi observado nos cultivares testemunhas (Tabela 12). O desvio significativo da regressão (σ^2_d) identificado no cultivar Caviano indica que seu desempenho genotípico pode variar em função do ambiente em que é cultivado, diminuindo desta forma sua previsibilidade (VENCovsky; BARRIGA, 1992). Entretanto, tal fato pode ser justificado devido ao melhoramento para o caráter raiz que foi proporcionado ao cultivar Caviano. Em situações restritivas de cultivo, este cultivar tende a expressar maior distribuição radicular visando manter seu rendimento base. Por esta razão, as diferenças de rendimento de grãos observadas nas épocas de “Seca” e “Águas”. A maioria das culturas leguminosas quando estão sob condições de estresse hídrico desenvolvem mecanismos que favorecem o aumento do sistema radicular, em detrimento do incremento da parte aérea (SUBBARAO *et al.*, 1995).

Tabela 12 - Estimativas dos parâmetros de adaptabilidade (β) e estabilidade (σ^2_d) genotípicas obtidos por meio de regressão linear (Eberhart e Russel, 1966).

Cultivar	Média (kg ha ⁻¹)	β	σ^2_d
Caviano	2315	0,9361	54073*
BRS Campeiro	2500	1,0086	25255
IPR Tuiuiú	2475	0,9663	1733

* Significativo a 5% de probabilidade pelo teste t.

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

8.3.3 Caracteres para colheita mecanizada

Dentre os caracteres considerados no melhoramento genético, os relacionados à arquitetura de plantas são essenciais para garantir um processo adequado de colheita mecanizada. Caviano revelou estimativas significativamente superior para os caracteres agronômicos inserção do primeiro legume (21,3 cm) e diâmetro do caule (6,5 mm), comparativamente ao cultivar original IPR 88 Uirapuru (14,6 cm e 5,1 mm), a 5% de significância pelo teste t.

8.4 PRODUÇÃO DE SEMENTES BÁSICAS

Caviano foi registrado em 01 de fevereiro de 2022 sob o número 48627 no Registro Nacional de Cultivares - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (RNC-MAPA). O Centro de Ciências Agroveterinárias (CAV), da Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC) será o responsável pela produção de sementes básicas.

8.5 CONCLUSÕES

O cultivar Caviano apresenta um rendimento médio de grãos de 2315 kg ha^{-1} e adaptabilidade ampla para as principais regiões produtoras de feijão em Santa Catarina, com destaque para a Época das Águas. O cultivar de feijão preto revela uma ampla distribuição radicular como característica diferencial.

9 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O desenvolvimento de genótipos que revelem adaptação aos ambientes de cultivo mais restritivos tem sido um dos maiores desafios do melhoramento de plantas. A natureza quantitativa dos genes e suas interações entre si, e com o ambiente, tornam o trabalho do melhorista ainda mais difícil. A participação das interações genéticas na expressão de caracteres de interesse (raiz ou parte aérea) pode dificultar ou facilitar a identificação de genótipos superiores, implicando diretamente no melhoramento genético de culturas autógamas como o feijão. Diante disso, fez-se necessário compreender a estrutura genética dessas características tanto em cruzamentos mais próximos geneticamente (mesoamericano x mesoamericano), como em cruzamentos mais distantes (andino x mesoamericano). Naturalmente, a predominância dos efeitos aditivos dos genes já poderia ser esperada em ambos os cruzamentos. Entretanto, desvios significativos do valor genético poderiam subsidiar hipóteses sobre a ocorrência de heterose e segregação transgressiva em certos caracteres, e em outros não.

No cruzamento envolvendo o mesmo grupo gênico não foi detectada a presença de epistasia aditiva x aditiva no caráter distribuição radicular. E, apesar de serem observados desvios significativos de dominância e epistasia não aditiva entre as progêniens avaliadas, estes revelaram magnitudes opostas, podendo serem anulados quando estas interações são observadas em termos de médias de indivíduos ou progêniens. Assim como, para os caracteres de parte aérea (componentes do rendimento de grãos) não foram identificados efeitos de epistasia aditiva x aditiva. Porém, desvios significativos de dominância e epistasia aditiva x dominante e dominante x dominante foram constatados em progêniens diferentes daquelas observadas para o caráter raiz, sugerindo que diferentes locos possam estar envolvidos no controle genético das raízes e dos caracteres de parte aérea. Isso reforça ou justifica porque o melhoramento simultâneo desses caracteres apresenta na maioria das vezes, resultados antagônicos.

De forma contrária, o componente genético aditivo x aditivo revelou importância no cruzamento entre grupos gênicos distantes (andino x mesoamericano), tanto para a distribuição radicular como em outras características cuja variação entre os pais e progêniens derivadas foi inferior. Ou seja, aparentemente existe uma relação oposta “presença de epistasia aditiva x aditiva *versus* presença de heterose e/ou segregação transgressiva”: quando a interação gênica é relevante indica a não ocorrência de filhos superiores aos pais, seja na primeira geração filial ou nas primeiras gerações segregantes. Este fato torna-se ainda mais expressivo quando se

observa como as progênies (F_2 e F_3) se comportaram em relação a média dos genitores, nestes caracteres (desempenho negativo). Fato inclusive já constatado em experimentos conduzidos anteriormente.

Apesar de não contemplado nesta pesquisa, de forma direta, a identificação de epistasia pode estar relacionada ao ambiente de cultivo. O estudo ofereceu uma possível indicação da presença do componente aditivo x aditivo no ambiente mais restritivo (ano 2018/19, com menor precipitação pluviométrica). Reconhecidamente, o caráter distribuição radicular exibe uma elevada plasticidade fenotípica, de modo que a presença da interação aditiva x aditiva pode estar relacionada com a capacidade das plantas garantirem sua sobrevivência e a perpetuação da espécie. Assim, considerando que as etapas de seleção de populações segregantes geralmente são praticadas nos ambientes em que os genótipos serão cultivados, os melhoristas que trabalham com a cultura do feijão podem presenciar este componente, obscurecendo a sua seleção.

Considerando que a epistasia aditiva x aditiva revela maior importância para as espécies autógamas, e sendo esta relevante em determinados cruzamentos e em outros não, os programas de melhoramento devem considerar as implicações que este componente genético pode provocar durante o planejamento de suas ações. Principalmente, no que concerne ao número de cruzamentos a serem realizados. Quanto maior o número de cruzamentos entre um grupo selecionado de genitores, maiores serão as chances de recombinação e liberação de variação genética, e assim, menores serão os efeitos negativos da epistasia e da ligação genética.

O desenvolvimento de novos genótipos (cultivares) que considerem a raiz e a parte aérea das plantas simultaneamente, como destacado, demandam tempo e recursos; exige o estudo pormenorizado dos componentes genéticos da variação e sua relação com os diferentes métodos de melhoramento que podem ser aplicados. Principalmente, quando a variação genética é ampliada por meio de hibridações dirigidas. Ciente dessas dificuldades, foi desenvolvido de forma concomitante a esta linha de pesquisa, o melhoramento genético por meio de mutação induzida, visando criar genótipos que apresentassem adaptação às condições de cultivo da Serra Catarinense. Dentre os caracteres, a distribuição radicular e outras características de parte aérea foram considerados. De forma efetiva, foi selecionada e obtida a população mutante UDESC|CAV17.EFM0006 com ampla distribuição radicular, comparativamente ao genótipo original IPR 88 Uirapuru. Além disso, a linhagem quando avaliada nos Ensaios de Valor de Cultivo e Uso (VCU) revelou adaptabilidade ampla para as principais regiões produtoras de feijão em Santa Catarina, com rendimento de grãos equivalente aos cultivares testemunha.

Baseado em suas características agronômicas superiores e a performance obtida no Ensaio Estadual de linhagens foi registrado o cultivar “Caviano” (em homenagem ao Centro de Ciências Agroveterinárias - CAV).

REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. **Principles of plant breeding**. New York: John Wiley, 1960.
- AMBACHEW, D.; BLAIR, M. W. Genome Wide Association Mapping of Root Traits in the Andean Genepool of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Grown With and Without Aluminum Toxicity. **Frontiers in Plant Science**, [s. l.], v. 12, n. June, p. 1–14, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.628687>
- ARAÚJO, A. P.; ANTUNES, I. F.; TEIXEIRA, M. G. Inheritance of root traits and phosphorus uptake in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under limited soil phosphorus supply. **Euphytica**, [s. l.], v. 145, n. 1–2, p. 33–40, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10681-005-8772-1>
- ARIANI, A.; BERNY MIER Y TERAN, J. C.; GEPTS, P. Genome-wide identification of SNPs and copy number variation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using genotyping-by-sequencing (GBS). **Molecular Breeding**, [s. l.], v. 36, n. 7, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0512-9>
- ASSEFA, T. *et al.* A review of breeding objectives, genomic resources, and marker-assisted methods in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, [s. l.], v. 39, n. 2, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11032-018-0920-0>
- ASSEFA, T. *et al.* Improving adaptation to drought stress in small red common bean: phenotypic differences and predicted genotypic effects on grain yield, yield components and harvest index. **Euphytica**, [s. l.], v. 203, n. 3, p. 477–489, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1242-x>
- BALDONI, A. B.; PATTO RAMALHO, M. A.; DE ABREU, Â. de F. B. Allele frequency and selection efficiency in cross populations of Andean x Mesoamerican common beans (*Phaseolus vulgaris* L. Fabales, Fabaceae). **Genetics and Molecular Biology**, [s. l.], v. 31, n. 4, p. 914–919, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1415-47572008000500019>
- BARONA, M. A. A. *et al.* Epistatic effects on grain yield of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, [s. l.], v. 12, p. 231–236, 2012.
- BARONA, M. A. A.; FILHO, J. M. C.; GERALDI, I. O. Epistasia para a produção de grãos em soja. **Bragantia**, [s. l.], v. 68, n. 2, p. 313–318, 2009.
- BÁRZANA, G.; CARVAJAL, M. Genetic regulation of water and nutrient transport in water stress tolerance in roots. **Journal of Biotechnology**, [s. l.], v. 324, p. 134–142, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biotec.2020.10.003>
- BEEBE, S. E. *et al.* Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, [s. l.], v. 48, n. 2, p. 582–592, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.07.0404>
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Minnesota: Woodbury, 2002.

BISHOPP, A.; LYNCH, J. P. The hidden half of crop yields. **Nature Plants**, [s. l.], v. 1, n. August, p. 1–2, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.117>

BITOCCHI, E. et al. Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes. **New Phytologist**, [s. l.], v. 197, n. 1, p. 300–313, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04377.x>

BÖHM, W. **Methods of studying root systems**. Berlin: Springer-Verlag, 1979. v. 33
Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-67282-8>

BOREL, J. C.; RAMALHO, M. A.P.; ABREU, A. F.B. Epistasis in intra- and inter-gene pool crosses of the common bean. **Genetics and Molecular Research**, [s. l.], v. 15, n. 1, p. 1–10, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.4238/gmr.15017573>

BOS, I. B.; CALIGARI, P. **Selection methods in plant breeding**. London: Chapman & Hall, 1995.

BURRIDGE, J. D. et al. A case study on the efficacy of root phenotypic selection for edaphic stress tolerance in low-input agriculture: Common bean breeding in Mozambique. **Field Crops Research**, [s. l.], v. 244, 2019. Disponível em:
<https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.107612>

BURRIDGE, J. D. et al. Legume shovelingomics: High-Throughput phenotyping of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and cowpea (*Vigna unguiculata* subsp. *unguiculata*) root architecture in the field. **Field Crops Research**, [s. l.], v. 192, p. 21–32, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.04.008>

CECCARELLI, S. Efficiency of plant breeding. **Crop Science**, [s. l.], v. 55, n. 1, p. 87–97, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.2135/cropsci2014.02.0158>

CERUTTI, P.H. et al. Combining ability between common bean gene groups for root distribution trait. **Ciencia e Agrotecnologia**, [s. l.], v. 44, 2020. Disponível em:
<https://doi.org/10.1590/1413-7054202044011520>

COCHRAN, W. G.; COX, G. M. **Experimental Designs**. 2. ed. [S. l.]: Wiley Classics Library, 1992.

COIMBRA, J. L. M. et al. Induction of genetic variability in oat. **Cropp Breeding and Applied Biotechnology**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 212–220, 2007. Disponível em:
<https://doi.org/10.12702/1984-7033.v07n02a14>

COMSTOCK, R. E; ROBINSON, H. F. Estimation of the average dominance of genes. In: HETEROSESIS. Ames: Iowa State College, 1952. p. 494–512.

CONAB. **Acompanhamento da Safra Brasileira: Grãos, safra 2021/22, 8º Levantamento**. [S. l.], 2022. Disponível em: <https://www.conab.gov.br/info-agro/safras>. Acesso em: 17 maio 2022.

DARYANTO, S.; WANG, L.; JACINTHE, P. A. Global synthesis of drought effects on food legume production. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 10, n. 6, 2015. Disponível em:

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127401>

DE MELO, R. C. *et al.* Genetic variation in the trait root distribution over segregating generations of common bean. **Euphytica**, [s. l.], v. 207, n. 3, p. 665–674, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10681-015-1568-z>

DE MELO, R. C. *et al.* Inheritance of root distribution in common bean and selection strategy. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, [s. l.], v. 18, n. 4, p. 373–381, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1984-70332018V18N4A56>

DOVALE, J. C. *et al.* Respostas genéticas de caracteres relacionados aos componentes da eficiência no uso de nitrogênio e fósforo em milho. **Acta Scientiarum - Agronomy**, [s. l.], v. 35, n. 1, p. 31–38, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v35i1.15237>

EAST, E. M. **Inbreeding in corn**. Connecticut Agricultural Experimental Station Report, 1908. p. 419-428.

EL-NAHAS, M. M. Original Research Article Using Triple Test Cross Analysis to Estimates Genetic Components , Prediction and Genetic Correlation in Bread Wheat. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, [s. l.], v. 4, n. 11, p. 79–87, 2015.

FALCONER, D. S.; MACKAY, TFC. **Introduction to Quantitative Genetics**. 4. ed. [S. l.]: Longman, 1996.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. New York: Macmillan Publishers Company, 1987.

FESS, T. L.; KOTCON, J. B.; BENEDITO, V. A. Crop breeding for low input agriculture: A sustainable response to feed a growing world population. **Sustainability**, [s. l.], v. 3, n. 10, p. 1742–1772, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/su3101742>

FREYRE, R. *et al.* Ecogeographic distribution of *Phaseolus* spp. (Fabaceae) in Bolivia. **Economic Botany**, [s. l.], v. 50, n. 2, p. 195–215, 1996. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/BF02861451>

FU, Y. B.; RITLAND, K. Marker-based inferences about epistasis for genes influencing inbreeding depression. **Genetics**, [s. l.], v. 144, n. 1, p. 339–348, 1996. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/144.1.339>

GAHOONIA, T. S.; NIELSEN, N. E. Barley genotypes with long root hairs sustain high grain yields in low-P field. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 262, n. 1–2, p. 55–62, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037020.58002.ac>

GEPTS, P.; BLISS, F. A. *F₁* hybrid weakness in the common bean. **Journal of Heredity**, [s. l.], v. 76, n. 6, p. 447–450, 1985. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a110142>

GEPTS, P. *et al.* Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, [s. l.], v. 40, p. 451–468, 1986. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/BF02859659>

GOODNIGHT, C. J. Epistasis and Heterosis. In: THE GENETICS AND EXPLOITATION OF HETEROSESIS IN CROPS. [S. l.: s. n.], 1999. p. 59–68.

GOODNIGHT, C. J. Epistasis and the effect of founder events on the additive genetic variance. **Evolution**, [s. l.], v. 42, n. 3, p. 441, 1988. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/2409030>

GRANER, E. A. **Elementos de genética: Bases para o melhoramento de plantas e animais**. 4. ed. [S. l.]: Edições Melhoramentos, 1950.

GREGORY, P. J. Genetic control of root system properties. In: PLANT ROOTS: GROWTH, ACTIVITY AND INTERACTION WITH SOILS. [S. l.: s. n.], 2006. p. 253–285. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/A:1020646011229>

GRIGOLO, S. et al. Heterosis for the root distribution trait in common bean. **Acta Scientiarum - Agronomy**, [s. l.], v. 43, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v43i1.46712>

HANSEN, T. F. Why epistasis is important for selection and adaptation. **Evolution**, [s. l.], v. 67, n. 12, p. 3501–3511, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/evo.12214>

HEINEMANN, A. B. et al. Climate change determined drought stress profiles in rainfed common bean production systems in Brazil. **Agricultural and Forest Meteorology**, [s. l.], v. 246, n. June, p. 64–77, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.06.005>

HERDER, G. D. et al. The roots of a new green revolution. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 15, n. 11, p. 600–607, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.009>

HILL, W. G. Dominance and epistasis as components of heterosis. **Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie**, [s. l.], v. 99, n. 1–4, p. 161–168, 1982. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1982.tb00375.x>

HINZE, L. L.; LAMKEY, K. R. Absence of epistasis for grain yield in elite maize hybrids. **Crop Science**, [s. l.], v. 43, p. 46–56, 2003.

HO, M. D. et al. Root architectural tradeoffs for water and phosphorus acquisition. **Functional Plant Biology**, [s. l.], v. 32, n. 8, p. 737–748, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/FP05043>

HOLLAND, J. B. Epistasis and plant breeding. **Plant Breeding Reviews**, [s. l.], v. 21, p. 27–92, 2001.

JARAMILLO, R. E. et al. Root cortical burden influences drought tolerance in maize. **Annals of Botany**, [s. l.], v. 112, n. 2, p. 429–437, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/aob/mct069>

JIMÉNEZ, O. R. Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Breeding. In: AL-KHAYRI, J.; JAIN, S.; JOHNSON, D. (org.). **Advances in Plant Breeding Strategies: Legumes**. [S. l.]: Springer, 2019. p. 151–200. Disponível em: <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-030->

23400-3_5

JOHNSON, H. W.; BERNARD, R. L. Soybean Genetics And Breeding. **Advances in Agronomy**, [s. l.], v. 14, n. C, p. 149–221, 1962. Disponível em:
[https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60438-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60438-1)

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Segregation for performance in recombinant inbred populations resulting from inter-gene pool crosses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, [s. l.], v. 106, n. 1, p. 45–56, 1999. Disponível em:
<https://doi.org/10.1023/A:1003541201923>

JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean x Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, [s. l.], v. 125, n. 1, p. 69–79, 2002. Disponível em:
<https://doi.org/10.1023/A:1015775822132>

KASHIWAGI, J. *et al.* Estimation of gene effects of the drought avoidance root characteristics in chickpea (*C. arietinum* L.). **Field Crops Research**, [s. l.], v. 105, n. 1–2, p. 64–69, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.07.007>

KEARSEY, M. J.; JINKS, J. L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits. **Heredity**, [s. l.], v. 23, n. 1, p. 403–409, 1968.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetical analysis of quantitative traits**. [S. l.]: Chapman & Hall, 1996. ISSN 1098-6596.v. 53 Disponível em:
<https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

KHOTYLEVA, L. V.; KILCHEVSKY, A. V.; SHAPTURENKO, M. N. Theoretical aspects of heterosis. **Russian Journal of Genetics: Applied Research**, [s. l.], v. 7, n. 4, p. 428–439, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1134/S2079059717040049>

KUSTERER, B. *et al.* Analysis of a triple testcross design with recombinant inbred lines reveals a significant role of epistasis in heterosis for biomass-related traits in arabidopsis. **Genetics**, [s. l.], v. 175, n. 4, p. 2009–2017, 2007. Disponível em:
<https://doi.org/10.1534/genetics.106.069005>

LAMKEY, K. R.; SCHNICKER, B. J.; MELCHINGER, A. E. Epistasis in a elite maize hybrid and choice of generation for inbred line development. **Crop Science**, [s. l.], v. 35, p. 1272–1281, 1995.

LANNA, A. C. *et al.* Physiological characterization of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes, water-stress induced with contrasting response towards drought. **AJCS**, [s. l.], v. 10, n. 1, p. 1–6, 2016.

LI, Z. *et al.* **Epistasis for three grain yield components in rice (*Oryza sativa* L.)**. [S. l.: s. n.], 1997. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/145.2.453>

LITTELL, R. C. *et al.* **SAS for Mixed Models**. 2. ed. Cary, North Carolina: SAS Institute Inc., 2006.

- LYNCH, J. P. Rightsizing root phenotypes for drought resistance. **Journal of Experimental Botany**, [s. l.], v. 69, n. 13, p. 3279–3292, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jxb/ery048>
- LYNCH, J. P. Turner review no. 14. Roots of the second green revolution. **Australian Journal of Botany**, [s. l.], v. 55, n. 5, p. 493–512, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1071/BT06118>
- MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. Ithaca, NY – USA: Cornell University, 1971.
- MCLEAN, R. A.; SANDERS, W. L.; STROUP, W. W. A unified approach to mixed linear models. **American Statistician**, [s. l.], v. 45, n. 1, p. 54–64, 1991. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/00031305.1991.10475767>
- MEAD, R. Design of plant breeding trials. In: STATISTICAL METHODS FOR PLANT VARIETY EVALUATION. [S. l.]: Chapman & Hall, 1997. p. 40–67. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1503-9>
- MEAD, R. The Non-Orthogonal Design of Experiments. **Journal of the Royal Statistical Society**, [s. l.], v. 153, n. 2, p. 151–201, 1990.
- MELCHINGER, A. E. *et al.* The role of epistasis in the manifestation of heterosis: A systems-oriented approach. **Genetics**, [s. l.], v. 177, n. 3, p. 1815–1825, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1534/genetics.107.077537>
- MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P.; BRUZI, A. T. Epistasis in an Andean × Mesoamerican cross of common bean. **Euphytica**, [s. l.], v. 186, n. 3, p. 755–760, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10681-011-0578-8>
- MULLER, B. *et al.* Lateral roots: random diversity in adversity. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 24, n. 9, p. 810–825, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.05.011>
- NDUWUMUREMYI, A.; TONGOONA, P.; HABIMANA, S. Mating designs: helpful tool for quantitative plant breeding analysis. **Journal of Plant Breeding and Genetics**, [s. l.], v. 1, n. 3, p. 117–129, 2013.
- NELDER, J. A.; WEDDERBURN, R. W. M. Generalized Linear Models. **Journal of the Royal Statistical Society**, [s. l.], v. 135, n. 3, p. 370–384, 1972.
- PHILLIPS, P. C. Anecdotal , Historical and Critical Commentaries on Genetics The Language of Gene Interaction. **Genetics**, [s. l.], v. 149, n. July, p. 1167–1171, 1998.
- POEHLMAN, J. M. **Breeding Field Crops**. 2. ed. Westport, Connecticut: Avi, 1979.
- POLANIA, J. A. *et al.* Root traits and their potential links to plant ideotypes to improve drought resistance in common bean. **Theoretical and Experimental Plant Physiology**, [s. l.], v. 29, n. 3, p. 143–154, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s40626-017-0090-1>
- POLANÍA, J. A. *et al.* Características morfo-fisiológicas de frijol común (*Phaseolus vulgaris*

L.) relacionadas con la adaptación a sequía. **Acta Agronómica**, [s. l.], v. 61, n. 3, p. 197–206, 2012.

ROCHA, F. et al. Root distribution in common bean populations used in breeding programs. **Cropp Breeding and Applied Biotechnology**, [s. l.], v. 10, n. 1, p. 40–47, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.12702/1984-7033.v10n01a06>

ROSALES, M. A. et al. Physiological analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars uncovers characteristics related to terminal drought resistance. **Plant Physiology and Biochemistry**, [s. l.], v. 56, p. 24–34, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.04.007>

SALEEM, M. Y. Detection of Epistasis and Estimation of Additive. **Engineering**, [s. l.], n. April, 2005.

SCHMUTZ, J. et al. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, [s. l.], v. 46, n. 7, p. 707–713, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/ng.3008>

SHANG, L. et al. Epistasis together with partial dominance, over-dominance and QTL by environment interactions contribute to yield heterosis in upland cotton. **Theoretical and Applied Genetics**, [s. l.], v. 129, n. 7, p. 1429–1446, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2714-2>

SHEN, G. et al. Dominance and epistasis are the main contributors to heterosis for plant height in rice. **Plant Science**, [s. l.], v. 215–216, p. 11–18, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.10.004>

SINGH, J.; GEZAN, S. A.; VALLEJOS, C. E. Developmental pleiotropy shaped the roots of the domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Plant Physiology**, [s. l.], v. 180, n. 3, p. 1467–1479, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1104/pp.18.01509>

SOFI, P. A.; RATHER, A. G.; WARSI, M. Z. K. **Implications of epistasis in maize breeding**. [s. l.: s. n.], 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.3923/ijpbg.2007.1.11>

STUBER, C. W.; MOLL, R. H. Epistasis in Maize (*Zea Mays* L.). II: Comparison of Selected With Unselected Populations . **Genetics**, [s. l.], v. 67, n. 1, p. 137–149, 1971. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/genetics/67.1.137>

SUBBARAO, G. V. et al. Strategies for improving drought resistance in grain legumes. **Critical Reviews in Plant Sciences**, [s. l.], v. 14, n. 6, p. 469–523, 1995. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/713608125>

TERAN, J. C. B. M. Y. et al. Effect of drought stress on the genetic architecture of photosynthate allocation and remobilization in pods of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), a key species for food security. **BMC Plant Biology**, [s. l.], v. 19, n. 1, p. 1–15, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1774-2>

TOALDO, D. et al. Selection in early generations and the occurrence of heterosis for the character root distribution. **Euphytica**, [s. l.], v. 190, n. 3, p. 335–344, 2013. Disponível em:

<https://doi.org/10.1007/s10681-012-0746-5>

TOLEDO, J. F. F. de *et al.* Genetical and environmental analyses of yield in six biparental soybean crosses. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, [s. l.], v. 35, n. 9, p. 1783–1796, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/s0100-204x2000000900011>

TRACY, S. R. *et al.* Crop improvement from phenotyping roots: highlights reveal expanding opportunities. **Trends in Plant Science**, [s. l.], v. 25, n. 1, p. 105–118, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.10.015>

VAN GINKEL, M.; ORTIZ, R. Cross the best with the best, and select the best: HELP in breeding selfing crops. **Crop Science**, [s. l.], v. 58, n. 1, p. 17–30, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.2135/cropsci2017.05.0270>

VELHO, L. P. S. *et al.* Root distribution and its association with bean growth habit. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias**, [s. l.], v. 90, n. 2, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170341>

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética Biométrica no Fitomelhoramento**. Ribeirão Preto, São Paulo: Sociedade Brasileira de Genética, 1992.

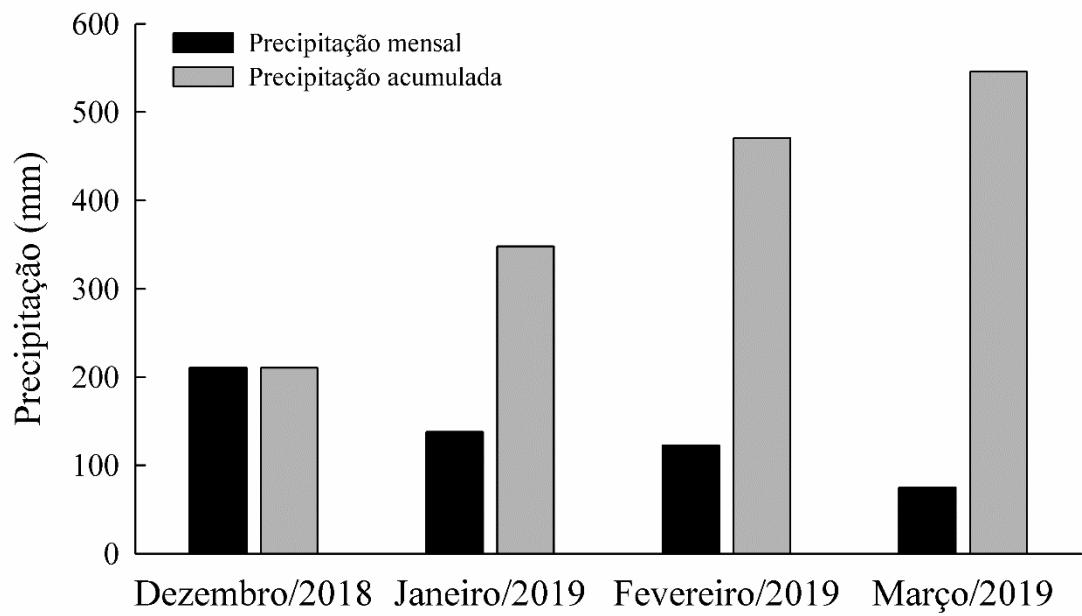
VERNETTI, F. J. **Soja: Genética e Melhoramento**. Campinas: Fundação Cargil, 1983.

VIEIRA, C.; JÚNIOR, T. J. de P.; BORÉM, A. **Feijão**. 2. ed. Viçosa (MG): UFV, 2013.

WASSON, A. P. *et al.* Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. **Journal of Experimental Botany**, [s. l.], v. 63, n. 9, p. 3485–3498, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/jxb/ers111>

WOLF, D. P.; HALLAUER, A. R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, [s. l.], v. 37, p. 763–770, 1997.

YAN, X. *et al.* QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. **Plant and Soil**, [s. l.], v. 265, n. 1–2, p. 17–29, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11104-005-0693-1>

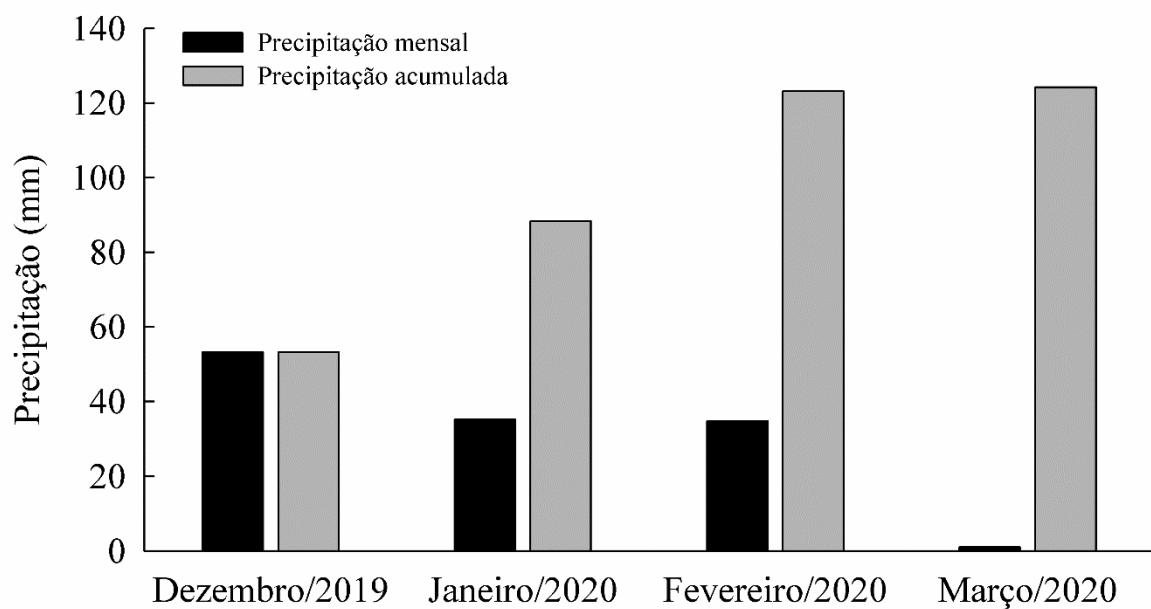
APÊNDICE A - PRECIPITAÇÃO PLUVIOMÉTRICA EM 2018/19.

Fonte: adaptado de INMET (2020).

APÊNDICE B - CARACTERES AVALIADOS NA SAFRA 2018/19.

Caráter	Total avaliações (n)	Escala de medida	Distribuição
Distribuição radicular	285 trincheiras	% quadrículas com raiz (1)	Poisson
Número de legumes	284 plantas	unidade	Lognormal
Número de grãos	284 plantas	unidade	Lognormal

Fonte: Elaborada pela autora (2021).

APÊNDICE C - PRECIPITAÇÃO PLUVIOMÉTRICA EM 2019/20.

Fonte: adaptado de INMET (2020).

**APÊNDICE D - REPRESENTAÇÃO COMPLETA DA FUNÇÃO PREDITA DE ESTIMAÇÃO DO COMPONENTE EPISTÁTICO
ADITIVO X ADITIVO ($L_1 + L_2 - 2L_3$) NO CARÁTER DISTRIBUIÇÃO RADICULAR.**

Efeitos ¹		Coeficientes														
Média	μ (0)															
Repetição	R ₁ 0	R ₂ 0														
Tratamento	T ₁ 1 T ₁₆ 0 T ₃₄ 1	T ₂ 1 T ₁₈ 0 T ₃₅ 1	T ₃ -2 T ₁₉ 0 T ₃₆ -2	T ₄ 1 T ₂₁ 0 T ₃₇ 1	T ₅ 1 T ₂₂ 1 T ₃₈ 1	T ₆ -2 T ₂₃ 1 T ₃₉ -2	T ₇ 1 T ₂₄ -2 T ₄₀ 1	T ₈ 1 T ₂₅ 0 T ₄₁ 1	T ₉ -2 T ₂₇ 0 T ₄₂ -2	T ₁₀ 1 T ₂₈ 1 T ₄₃ 0	T ₁₁ 1 T ₂₉ 1 T ₄₄ 0	T ₁₂ -2 T ₃₀ -2 T ₄₆ 0	T ₁₃ 1 T ₃₁ 1 T ₄₇ 0	T ₁₄ 1 T ₃₂ 1 T ₄₈ 0	T ₁₅ -2 T ₃₃ -2 T ₄₉ 0	
Bloco(Repetição)	R ₁ B ₁ 1	R ₁ B ₂ 1	R ₁ B ₃ 1	R ₁ B ₄ 1	R ₁ B ₅ 1	R ₁ B ₆ 1	R ₁ B ₇ 1	R ₂ B ₁ 1	R ₂ B ₂ 1	R ₂ B ₃ 1	R ₂ B ₄ 1	R ₂ B ₅ 1	R ₂ B ₆ 1	R ₂ B ₇ 1)/ 2	

¹ Considerados na função os efeitos fixos: média, repetição e tratamento e o efeito aleatório: bloco(repetição).

Fonte: Elaborada pela autora (2022).

APÊNDICE E - MEDIDAS DESCRIPTIVAS PARA AS POPULAÇÕES FIXAS (P₁-BAF53 E P₂-IPR 88 UIRAPURU) E SEGREGANTES (F₂ E F₃)

Caráter ¹	Medida ²	P ₁	P ₂	F ₂	F ₃
DR	\bar{X}	3,97	4,04	4,17	3,72
	s^2	0,03	0,03	0,03	0,03
	C.V.	4,43	4,24	3,99	4,91
CPL	\bar{X}	12,54	10,35	10,90	9,86
	s^2	2,23	1,23	1,67	1,51
	C.V.	11,91	10,70	11,85	12,48
NG	\bar{X}	4,06	5,02	4,59	4,60
	s^2	0,23	0,17	0,13	0,14
	C.V.	11,74	8,09	7,93	8,03
EST	\bar{X}	27,12	83,05	76,24	61,33
	s^2	465,75	322,16	391,04	441,15
	C.V.	79,56	21,61	25,94	34,25
CR	\bar{X}	3,51	3,65	3,78	3,76
	s^2	0,02	0,02	0,02	0,02
	C.V.	3,92	3,77	3,65	3,67
NRB	\bar{X}	5,89	4,75	4,53	5,51
	s^2	2,03	1,11	1,83	2,09
	C.V.	24,21	22,17	29,88	26,25

¹ Distribuição radicular (DR), comprimento do primeiro legume (CPL), número de grãos (NG), estatura de plantas (EST), ciclo reprodutivo (CR) e número de ramos basais (NRB). ² Média (\bar{X}), variância (s^2) e coeficiente de variação (C.V.).

Fonte: Elaborada pela autora (2022).