



**LAÍS ANDRADE PEREIRA**

**CONTROLE GENÉTICO DA VIVIPARIDADE  
EM FEIJÃO**

**LAVRAS - MG**

**2014**

**LAÍS ANDRADE PEREIRA**

**CONTROLE GENÉTICO DA VIVIPARIDADE EM FEIJÃO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

**LAVRAS - MG**

**2014**

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e  
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Pereira, Laís Andrade.

Controle genético da viviparidade em feijão / Laís Andrade  
Pereira. – Lavras : UFLA, 2014.

64 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Bibliografia.

1. Melhoramento vegetal. 2. Feijão. 3. Germinação. 4.  
Herdabilidade. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 635.6523

**LAÍS ANDRADE PEREIRA**

**CONTROLE GENÉTICO DA VIVIPARIDADE EM FEIJÃO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, área de concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 22 de julho de 2014.

Dra. Édila Vilela de Resende Von Pinho UFLA

Dra. Flávia Barbosa da Silva Botelho UFLA

Dr. Magno Antonio Patto Ramalho  
Orientador

**LAVRAS - MG**

**2014**

A Deus, que guia meus passos.

OFEREÇO

A toda minha família, pelo amor, paciência e apoio constantes.

DEDICO

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por sempre guiar e iluminar meu caminho.

Aos meus pais, Cláudio e Fábria pelo apoio, amor e incentivo. Às minhas irmãs Camila e Paula pela paciência, carinho e pelos momentos de diversão juntas.

À Universidade Federal de Lavras e ao programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade e incentivo.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela concessão de bolsa de estudos.

Ao Professor Magno A. P. Ramalho por ser orientador e o exemplo de profissional. Pela paciência, ensinamentos, conselhos e confiança. Foi uma honra ser sua orientada.

À Dr<sup>a</sup>. Ângela F. B. Abreu pela amizade, carinho e ajuda constantes. Pela sabedoria com que acalma e aconselha.

À Professora Édila Vilela de Resende Von Pinho pelo incentivo inicial, apoio, confiança, ensinamentos, amizade e disponibilidade.

À Professora Flávia Barbosa Silva Botelho, pelas valiosas sugestões e disposição.

Aos professores da Pós- Graduação por todo conhecimento e experiência transmitidos.

Aos colegas e amigos do GEN por tornarem a rotina mais agradável.

Aos amigos do feijão pelo trabalho em equipe, pelos incontáveis casos e risadas.

Às amigas queridas, Bruna, Cinthia, Jéssica, Marcela, Narjara e Scheila pela amizade, companheirismo, apoio, diversão. Por amenizarem os momentos difíceis.

À Heloísa e Iolanda, pela amizade de sempre. Pela ajuda incondicional, compreensão e carinho. Por poder sempre contar com vocês.

Aos funcionários Léo, Zé Carlinho, Lindolfo, Zélia, Lilian, Dona Iron e Dú, por estarem sempre dispostos a ajudar.

A todos que fizeram parte dessa conquista, muito obrigada!

## RESUMO

O sistema de manejo adotado na colheita do feijoeiro atualmente, isto é, arranquio e trilha no mesmo local exige que as cultivares sejam tolerantes à germinação dos grãos ainda nas vagens, viviparidade, isto porque, pode ocorrer precipitação/chuva no momento da colheita. No caso do feijoeiro, os trabalhos a esse respeito são escassos. Tem sido proposta a porcentagem de germinação dos grãos nas vagens (PGGV), sob condições de laboratório onde a umidade e temperatura possam ser controladas. O que se questiona também é se a espessura da casca das vagens (ECV) afeta a absorção de água pelas vagens e, conseqüentemente, a PGGV. Sendo assim, o presente trabalho foi realizado visando à obtenção de informações do controle genético da PGGV e da ECV, e da possível associação entre eles, e também para verificar se há diferença na eficiência da seleção se essa é realizada com plantas individuais ou progênies. Foram avaliados os genitores, Pérola ( $P_1$ ), menor ECV e ESAL 686 ( $P_2$ ), maior ECV, as gerações  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_1RC_{11}(F_1 \times P_1)$   $F_1RC_{21}(F_1 \times P_2)$  em experimento cuja semeadura foi realizada em fevereiro de 2013. Na safra seguinte, semeadura em julho de 2013, foram avaliadas as mesmas populações mais as gerações  $F_2RC_{11}$ ,  $F_2RC_{21}$  e  $F_3$ . Foram obtidos os dados em plantas individuais para a ECV e PGGV, estimaram-se então os componentes genéticos de média e variância e herdabilidade. Posteriormente, foram avaliados os mesmos caracteres utilizando progênies  $F_{2;3}$ ,  $F_{3;4}$  e  $F_{4;5}$ . Constatou-se que o controle genético da ECV é devido a alelos com efeito predominante aditivo, já a PGGV mostrou tanto efeitos aditivos como dominantes. A precisão na avaliação da ECV utilizando plantas individuais ( $h^2 = 69,1\%$ ) ou progênies ( $h^2 = 62\%$ ) é semelhante. Já com relação à PGGV, a avaliação quando se utiliza plantas individuais ( $h^2 = 12,55\%$ ) é menos precisa do que quando se utilizou progênies ( $h^2 = 77\%$ ). A associação entre ECV e PGGV utilizando progênies foi negativa ( $r = -0,5$ ). Isso contribui para que a resposta correlacionada pela seleção em ECV seja inferior, porém ainda expressiva em relação ao ganho direto no caráter PGGV.

Palavras-chave: Melhoramento Vegetal. *Phaseolus vulgaris*. Germinação precoce. Componentes Genéticos. Herdabilidade.

## ABSTRACT

The management system currently adopted in the common bean harvest, pulling off the pods and threshing in the field, requires cultivars tolerant to pre-harvest sprouting in the pods, viviparity, because rainfall may occur at the time of harvest. There are few studies in this regard for common bean. Study of the percent of germination of beans in the pods (PGBP) under laboratory conditions, where humidity and temperature can be controlled, has been proposed. Also under question is whether the thickness of the pod wall (TPW) affects water uptake by the pods and, consequently, the PGBP. Thus, the aim of the present study is to obtain information on genetic control of the PGBP and TPW, and the possible association between them, and also to observe if selection is more effectively carried out with individual plants or progenies. We assessed the parents, Pérola ( $P_1$ ), with lower TPW, and ESAL 686 ( $P_2$ ), with greater TPW, in the  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_1RC_{11}$  ( $F_1 \times P_1$ ), and  $F_1RC_{21}$  ( $F_1 \times P_2$ ) generations in an experiment, with seeding in February 2013. In the following crop season, sown in July 2013, the same populations were assessed, as well as the  $F_2RC_{11}$ ,  $F_2RC_{21}$ , and  $F_3$  generations. Data on individual plants for TPW and PGBP were obtained, and then the genetic components of mean values, variance and heritability were estimated. The same traits were assessed using the  $F_{2;3}$ ,  $F_{3;4}$  and  $F_{4;5}$  progenies. It was found that in genetic control of TPW there is predominance of alleles with additive effect, while PGBP showed both additive and dominant effects. Accuracy in the assessment of TPW using individual plants ( $h^2 = 69.1\%$ ) or progenies ( $h^2 = 62\%$ ) is similar. As for PGBP, assessment when using individual plants ( $h^2 = 12.55\%$ ) is less accurate than when using progenies ( $h^2 = 77\%$ ). The association between TPW and PGBP using progenies was negative ( $r = -0.5$ ). This contributes to a lower response correlated through selection in TPW, although the response is still expressive compared to direct gain in the PGBP trait.

Keywords: Plant Breeding. *Phaseolus vulgaris*. Pre-harvest sprouting. Genetic components. Heritability.

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Resumo da análise de variância para espessura da casca (valva) das vagens (ECV) (mm X 100). Semeadura em Fevereiro, e Julho 2013 .....	39
Tabela 2	Média da espessura da casca das vagens (ECV) (mm X 100) obtidas pelas diferentes populações avaliadas. Semeadura em Fevereiro e Julho, 2013 .....	41
Tabela 3	Estimativas dos componentes genéticos de média do caráter espessura das cascas das vagens (ECV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	42
Tabela 4	Estimativa dos componentes de variância ambiental ( $V_E$ ), variância genética aditiva ( $V_A$ ), variância de dominância ( $V_D$ ), e herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) da Espessura das cascas das vagens (ECV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	43
Tabela 5	Resumo da análise de variância para o caráter porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	44
Tabela 6	Média da porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV) obtida pelas diferentes populações avaliadas. Semeadura em Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	46
Tabela 7	Estimativas dos componentes de média do caráter Porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	47

Tabela 8	Estimativa dos componentes de variância ambiental ( $V_E$ ), variância genética aditiva ( $V_A$ ), variância de dominância ( $V_D$ ), e herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) do caráter porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013 .....	47
Tabela 9	Resumo da análise de variância para espessura da casca das vagens (ECV) (mm X 100) e porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens de feijão (PGGV) das progênies e das testemunhas. Lavras, 2014 .....	49
Tabela 10	Médias e estimativas da herdabilidade ( $h^2$ ) e seus limites inferior (LI) e superior (LS) para espessura das cascas das vagens (ECV)(mm X 100) e da porcentagem de germinação dos grãos (PGGV) nas vagens de feijão das progênies e das testemunhas avaliadas. Lavras, 2014 .....	50
Tabela 11	Estimativas do Ganho esperado com a seleção (GS) e Resposta correlacionada ( $RC_{Y(X)}$ ) obtida para os caracteres espessura da casca das vagens (ECV) e porcentagem de Germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Lavras, 2014 .....	52

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	12
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b> .....	14
<b>2.1</b>	<b>A cultura do Feijão no Brasil</b> .....	14
<b>2.2</b>	<b>Os Centros de Domesticação do Feijão</b> .....	16
<b>2.3</b>	<b>Frutificação do Feijoeiro</b> .....	18
<b>2.4</b>	<b>Semente de feijão</b> .....	19
<b>2.5</b>	<b>Germinação da semente de feijão</b> .....	21
<b>2.6</b>	<b>Germinação da semente ainda na planta mãe - viviparidade</b> .....	23
<b>3</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	27
<b>3.1</b>	<b>Local</b> .....	27
<b>3.2</b>	<b>Material experimental</b> .....	27
<b>3.3</b>	<b>Avaliação de plantas individuais</b> .....	27
<b>3.3.1</b>	<b>Condução dos experimentos</b> .....	28
<b>3.3.2</b>	<b>Dados obtidos</b> .....	29
<b>3.3.3</b>	<b>Análise dos dados</b> .....	29
<b>3.4</b>	<b>Avaliação das progênes</b> .....	35
<b>3.4.1</b>	<b>Condução do experimento</b> .....	36
<b>3.4.2</b>	<b>Dados anotados</b> .....	36
<b>3.4.3</b>	<b>Análise dos dados</b> .....	37
<b>4</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	39
<b>4.1</b>	<b>Avaliação de plantas individuais</b> .....	39
<b>4.2</b>	<b>Avaliação de Progênes</b> .....	48
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	53
<b>6</b>	<b>CONCLUSÕES</b> .....	58
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	59

## 1 INTRODUÇÃO

A cultura do feijoeiro no Brasil apresenta grande diversidade nos sistemas de manejo, especialmente na colheita. No caso da agricultura familiar, após o arranquio as plantas são enleiradas até o momento de trilha no campo. No outro extremo, as grandes empresas rurais utilizam a colheita mecânica. Mesmo assim, muitas vezes as plantas ainda são deixadas no campo para secarem, ou utilizam o corte e trilha simultaneamente.

Para qualquer desses manejos, se a colheita coincidir com período de chuva, o que é frequente nas diferentes épocas de cultivo do feijoeiro em Minas Gerais, e se, principalmente, as plantas ainda estiverem enleiradas no campo, a germinação dos grãos pode iniciar-se ainda nas vagens ou os grãos podem ficar manchados, o que reduz o seu valor comercial. Para mitigar os danos advindos da coincidência da colheita com as precipitações, uma das alternativas é utilizar cultivares cuja germinação precoce dos grãos nas vagens, fenômeno conhecido como viviparidade, seja a menor possível. Esse fenômeno já foi intensivamente estudado em outras espécies cultivadas, sendo constatada a existência de alguns genes envolvidos na expressão do caráter, tais como milho (NEUFFER; COE; WESSLER, 1997; ARAUJO et al., 1997; SUZUKI et al., 2006) e trigo (BAILEY et al., 1999; FLINTHAN, 2000; LI et al., 2004; GUBLER; MILLAR; JACOBSEN, 2005; TAN et al., 2006; ZHANG et al., 2014).

No caso do feijoeiro, os trabalhos a esse respeito são escassos. Pryke (1978) observou variação na germinação precoce em uma série de cruzamentos de feijão cultivados em casa de vegetação. Zerbinatti et al. (2005) verificaram a existência de variabilidade genética para o caráter. Em trabalho conduzido na UFPA, Lima, Ramalho e Abreu (2012) avaliaram 95 linhagens de feijão com relação à tolerância ao excesso de umidade no momento da colheita. Constataram que a principal dificuldade na seleção de linhagens de feijoeiro

para a tolerância à alta umidade na colheita é a repetibilidade das condições ambientais no campo entre as safras. Por isso tem sido proposta a porcentagem de germinação dos grãos nas vagens (PGGV), sob condições de laboratório onde a umidade e temperatura possam ser controladas. O que se questiona também é se a espessura da casca das vagens (ECV) afeta a absorção de água pelas vagens e, conseqüentemente, a PGGV. Não foi encontrada nenhuma informação do controle genético da espessura da casca das vagens associado à viviparidade. O único relato do controle genético desse caráter teve outro enfoque, já que se tratava de vagens consumidas in natura (YUSTE-LISBONA et al., 2014).

O presente trabalho foi realizado visando à obtenção de informações do controle genético da PGGV e da ECV, e da possível associação entre eles, e também para verificar se há diferença na eficiência da seleção se essa é realizada com plantas individuais ou progênies.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

### 2.1 A cultura do Feijão no Brasil

No Brasil e em vários outros países o feijão é um dos mais importantes componentes da alimentação, sendo a principal fonte de proteína (BROUGHTON et al., 2003; WANDER, 2005). No nosso país é uma cultura de enorme importância social e econômica. A área ocupada com o feijoeiro no Brasil é superior a 3,0 milhões de hectares, sendo a semeadura realizada praticamente durante todo o ano e a produção total de grãos é superior a 2,8 milhões de toneladas e os principais estados produtores são Paraná, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso e Bahia (SOCIEDADE NACIONAL DE AGRICULTURA, 2011).

O consumo per capita é estimado em 17 kg/habitante/ano. O tipo de feijão consumido varia de acordo com a região, sendo que no Norte e Nordeste predomina o Feijão-caupi (*Vigna unguiculata*). No restante do país é *Phaseolus vulgaris*, sendo que no Sul e alguns estados da região Sudeste a preferência é por feijão preto. Nas demais regiões predomina o feijão tipo carioca, isto é, grão creme com estrias bege (SOCIEDADE NACIONAL DE AGRICULTURA, 2011; COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO, 2014).

O feijão, como já mencionado, é cultivado praticamente durante todo o ano. Em grande parte do estado de Minas Gerais, contudo, ele é cultivado em três safras. A da semeadura de outubro e novembro, denominada “safra das águas”, a de fevereiro, março, “safra da seca” e a com semeadura nos meses de junho e julho é denominada “safra de outono-inverno”. Cada uma dessas safras tem suas particularidades. A das águas, por exemplo, como o próprio nome enfatiza, normalmente não há problemas com a falta de precipitação, chuva, muito pelo contrário, o seu excesso pode contribuir para grandes perdas,

especialmente quando essa ocorre no momento da colheita. Na semeadura da safra da seca, a falta de chuva pode ser um fator limitante à cultura, mas em muitos casos a colheita pode ainda coincidir com períodos de precipitação intermitente. No cultivo de outono-inverno, a cultura deve ser irrigada, especialmente nas primeiras fases do cultivo. Nessa safra, a colheita coincide com os meses de outubro e novembro, quando ocorre o início das precipitações de verão. Assim, na colheita também se tem o risco de coincidência com período de precipitações intermitentes. Depreende-se então, que o principal risco da cultura do feijão em várias regiões do estado de Minas Gerais é a coincidência da colheita com excesso de chuva (ARAÚJO; FERREIRA, 2006).

No passado, o cultivo do feijoeiro era realizado apenas pela agricultura familiar. Nesse caso, a colheita era sempre manual. As plantas de feijão arrancadas eram levadas para algum abrigo, e posteriormente colocadas a pleno sol para a trilha. Sendo essa tarefa manual.

Com o crescimento da população, o cultivo se intensificou. Em um primeiro momento apenas a trilha foi mecanizada por meio de trilhadoras estacionadas. Nos últimos anos, contudo, grande parte da produção passou a ser total ou parcialmente mecanizada. Nesse caso, devido ao grande volume colhido, as plantas não são retiradas do campo e completam a seca na própria lavoura, antes de serem trilhadas. Mais recentemente, tem-se intensificado a colheita por meio de colhedoras automotrizes. Nesse caso, usa-se dessecante antes da colheita, pois o arranquio e trilha são realizados em uma única operação. Mesmo neste método de colheita, quando ocorre chuva na pré-colheita as vagens na planta podem ter seus grãos germinados (SOUZA; QUEIROZ; PINTO, 2006).

Fica evidente que para atender às necessidades atuais, a área cultivada é grande e como já mencionado, independente do sistema adotado na colheita a coincidência dessa com precipitações intermitentes é o principal risco da cultura.

Quando isso ocorre, os grãos podem ficar manchados e, principalmente, iniciarem a germinação ainda nas vagens.

## 2.2 Os Centros de Domesticação do Feijão

A origem do gênero *Phaseolus* e sua diversificação primária ocorreram nas Américas (VAVILOV, 1951 apud DEBOUCK; GEPTS, 1991), mas o local exato onde isto se deu é ainda motivo de controvérsia. Formas silvestres de *P. vulgaris* têm sido encontradas apenas nas Américas e são consideradas ancestrais das atuais formas cultivadas. Bitocchi et al. (2012) apresentam evidências de que a origem seria Mesoamericana, mais precisamente no México.

No que diz respeito à domesticação, estudos sobre o tipo de Faseolina – principal fração proteica das sementes de feijão – e tamanho do grão, permitiram à Gepts et al. (1986) e Gepts e Bliss (1986) concluírem que houve três centros de domesticação do feijoeiro: (1) México e América Central que deu origem a cultivares de sementes pequenas e faseolina “S”; (2) Colômbia, cultivares de sementes pequenas e faseolina “B” e (3) no Sul do Andes, cultivares de sementes grandes, por exemplo, grão tipo “Jalo” e faseolina “T” e possivelmente “A”, “C” e “H”. O primeiro e terceiro são considerados os mais relevantes. Ressalta-se que a diversidade do grupo Mesoamericano é maior quando comparada ao do grupo Andino. Essa diferença de diversidade seria explicada com base em evidências de ocorrência de bottleneck nos Andes antes da domesticação, o que teria empobrecido seu germoplasma selvagem (BITOCCHI et al., 2012).

A ocorrência da domesticação separada nos Andes e Mesoamérica levou à geração de dois pools gênicos. Normalmente ocorre incompatibilidade no cruzamento de genitores desses dois pools gênicos. Já foi constatado que essa incompatibilidade é geneticamente controlada por dois genes ocorrendo epistasia

recessiva dupla (SHII et al., 1980; SINGH; GUTIERREZ, 1984; ARANTES; RAMALHO; ABREU, 2008). Linhagens do grupo gênico andino apresentam a constituição genotípica  $d_1d_1D_2D_2$ . As linhagens mesoamericanas têm constituição genética  $D_1D_1d_2d_2$ . A  $F_1$  terá o genótipo  $D_1d_1D_2d_2$ . Nessa condição as sementes germinam, mas alguns dias após a emergência das plântulas apresentam sintomas de incompatibilidade, caracterizado por intenso amarelecimento da planta e a conseqüente morte posteriormente. O cruzamento andino x mesoamericano só será viável se uma das linhagens, ou ambas, tiverem o genótipo recessivo  $d_1d_1d_2d_2$  (ARANTES; RAMALHO; ABREU, 2008).

Outra conseqüência da domesticação foi a perda da dispersão natural das sementes. Feijões selvagens apresentam muitas fibras nas vagens, abrindo facilmente quando secos. No entanto, foram selecionados feijões com vagens que não se abriam. Com isso ocorreu redução drástica ou perda da deiscência, pela diminuição do teor de fibras (KOINANGE; SINGH; GEPTS, 1996). Foi identificado um gene de efeito maior no controle desse caráter, o *St*, que está associado à presença ou ausência de fibras na vagem. Estudos mais recentes sugerem que o controle do caráter deva ser mais complexo (NANNI et al., 2011; BITOCCHI et al., 2012).

Os feijões Andinos, por terem grãos grandes, apresentam normalmente, vagens aparentemente mais espessas dos que as dos Mesoamericanos. Contudo, essa observação ainda não foi comprovada e também não existe nenhuma inferência sobre um possível controle genético da espessura das “cascas” das vagens e nem se esse caráter pode estar associado à germinação ou não dos grãos ainda nas vagens.

### 2.3 Frutificação do Feijoeiro

As flores do feijão se agrupam em ráculos, que nascem nas axilas das folhas. Segundo Debouck e Hidalgo (1985), a flor do feijoeiro apresenta simetria bilateral e as seguintes estruturas: pedicelo, cálice, corola, androceu e gineceu (VIEIRA; RAVA, 2000).

O fruto do feijoeiro é um legume, conhecido como vagem, a qual provém do desenvolvimento do ovário (DEBOUCK; HIDALGO, 1985). O desenvolvimento da vagem se inicia logo após a fertilização. O ovário se diferencia nas paredes da vagem e os óvulos em semente. As paredes da vagem são o pericarpo do fruto, que é subdividido em exocarpo, mesocarpo e endocarpo. O crescimento das vagens é precoce quando comparado ao das sementes. Nos primeiros estádios ocorre um rápido crescimento em tamanho, comprimento e largura da vagem, além do espessamento das paredes (SETIA; SETIA; MALIK, 1987).

A vagem é constituída por duas valvas unidas por duas suturas: a dorsal e a ventral. A presença de fibras nas suturas e nas capas pergaminosas, aderidas à superfície interna das valvas, determina a capacidade de deiscência (VIEIRA; RAVA, 2000). A textura das camadas celulares das paredes das valvas permite considerar três tipos de deiscência: seco, são as vagens que possuem fibras muito fortes e orientadas, que induzem a uma deiscência violenta, grupo explorado para produção de grãos; coriáceo, a deiscência não separa totalmente as valvas, pode ser consumido como vagem quando imaturo; e carnoso ou não fibroso, não possui fibras e quase não ocorre deiscência, é consumido na forma de vagem imatura (SANTOS; GAVILANES, 2006). A vagem é geralmente alongada e comprimida, com as sementes em uma fileira central. Os óvulos alternam-se na sutura placentar e, conseqüentemente, as sementes serão

alternadas nas duas valvas. A vagem, de uma maneira geral, é aplanada, reta ou encurvada, com ápice encurvado ou reto (VIEIRA; RAVA, 2000).

O resultado de uma revisão envolvendo o controle genético de alguns caracteres das vagens é apresentado por Singh (1991). Dentre as características relatadas, as mais relacionadas com o assunto desta dissertação foram comprimento e formato da vagem. Para comprimento da vagem não houve concordância de resultados. Vagens achatadas são determinadas por um único gene com dominância incompleta. Já vagens arredondadas são determinadas por um único gene, com o alelo dominante responsável por vagens mais arredondadas.

#### **2.4 Semente de feijão**

O desenvolvimento da semente é dividido em duas fases principais: desenvolvimento do embrião e endosperma, e maturação das sementes (BEWLEY; BLACK, 1994; GUTIERREZ et al., 2007).

Para a formação e desenvolvimento do embrião (embriogênese), é necessário que ocorra primeiro, a polinização. O feijão é uma planta autógama, portanto ocorre autopolinização, que consiste na transferência de grão de pólen (gameta masculino) do estigma para a antera da mesma flor.

Após o grão de pólen atingir o estigma, ele absorverá água e nutrientes e iniciará a germinação para formar tubos polínicos, que se desenvolvem no interior do estilete até alcançar o ovário.

Em vegetais acontece a chamada dupla fertilização, pois ocorre a fusão dos dois núcleos reprodutivos do grão de pólen. Um deles fecundará a oosfera (gameta feminino), originando o zigoto (diplóide). O outro fecundará os núcleos polares do saco embrionário, formado uma célula triplóide, que originará o endosperma (RAMALHO et al., 2012a). Os tegumentos do óvulo desenvolvem-

se no envoltório da semente; as paredes do ovário e estruturas associadas desenvolvem-se no fruto (BOESEWINKEL; BOUMAN, 1995). No caso das sementes/grãos surgem outras estruturas, entre elas:

- a) **Cotilédones** – Em espécies dicotiledôneas o endosperma é consumido rapidamente. É por isso que elas desenvolvem volumosos e carnosos cotilédones armazenadores de energia para o desenvolvimento da plântula.
- b) **Tegumento**- corresponde às membranas primina e secundina do óvulo. É a capa de proteção da semente onde se localizam os pigmentos.
- c) **Hilo** – Cicatriz deixada pelo funículo, na conexão da semente com a placenta;
- d) **Funículo** – Ligação do óvulo/semte à parede da vagem;
- e) **Rafe** – Proveniente da soldadura do funículo com os tegumentos externos do óvulo;
- f) **Micrópila** – é a abertura do tegumento próxima ao hilo, pela qual ocorre a absorção de água durante o processo germinativo;
- g) **Eixo Embrionário** – é composto por plúmula, epicótilo, hipocótilo e radícula;
- h) **Plúmula** – gema apical ou broto vegetativo do embrião. A partir dela se desenvolvem os primórdios foliares, o caule e as folhas do vegetal;
- i) **Hipocótilo** – região de transição vascular entre raiz e caule. Localiza-se logo abaixo da inserção dos cotilédones;
- j) **Radícula** – raiz rudimentar.

O complexo plúmula radícula está situado entre os cotilédones, no lado ventral, de maneira que a radícula está em contato com a micrópila.

O ponto de maturidade fisiológica da semente (PMF) é caracterizado como o momento em que se observa o máximo de acúmulo de peso seco, a transferência de matéria seca da planta para a semente é interrompida. Ocorre no final da fase de expansão. Representa um marco importante no desenvolvimento da semente, pois tem sido proposto como o momento em que ela atinge o máximo desempenho (BLACK; BEWLEY; HALMER, 2006; TEKRONY; EGLI, 1997). O desenvolvimento do embrião é altamente controlado pela planta até a maturidade fisiológica. Após esse ponto, as condições do ambiente irão retardar ou acelerar a deterioração até o momento da germinação, conhecido também como a “retomada do crescimento do embrião” (ZIMMER, 2012).

## **2.5 Germinação da semente de feijão**

Uma semente germina quando todas as condições do ambiente onde ela se encontra são favoráveis, e desde que não haja dormência. É preciso enfatizar que no caso do feijoeiro não existe informação que possa ocorrer dormência de sementes. As principais necessidades da semente são água, temperatura, luz e oxigênio. Sendo que a água desempenha um papel fundamental, pois envolve reativação de algumas enzimas e a síntese de outras que irão degradar as substâncias de reserva (BEWLEY; BLACK, 1994).

Quando a semente de feijão inicia seu processo germinativo, absorve água inicialmente pela micrópila e, após romper o tegumento, também pela superfície dos cotilédones (VIEIRA; RAVA, 2000). Acredita-se que a maioria das sementes germina por uma ruptura irregular do tegumento causada pela força da radícula que está emergindo (ZIMMER, 2012).

Após a germinação, a radícula é a primeira estrutura visível. A segunda estrutura a sair da semente é o caule. No feijoeiro a emergência é de forma epígea. Nesse tipo de emergência, quando o sistema caulinar emerge do solo, ele é curvado, de forma a proteger a plúmula e os cotilédones. Uma vez emergido, o hipocótilo desdobra-se para expor a plúmula e os cotilédones para cima. Nesse sistema, os cotilédones são carregados para cima da superfície do solo (ZIMMER, 2012).

Muitos genes estão envolvidos no desenvolvimento e germinação de sementes. Alguns têm sua expressão e regulação restrita a certos estágios de desenvolvimento. No entanto, outros têm sua expressão mais flexível, o que demonstra uma plasticidade na fisiologia da planta (THOMAS; VIVEKANANDA; BOGUE, 1991). A expressão de genes durante a germinação tem regulação precisa no tempo e espaço (KERMODE, 1990; COMAI et al., 1992).

Os processos fisiológicos das sementes são programados geneticamente e codificados durante o processo de sua formação. O desempenho das sementes, inclusive a germinação, varia entre espécies e cultivares, embora haja influência decisiva do ambiente (MARCOS-FILHO, 2005).

Os hormônios que mais agem sobre as sementes são o ácido abscísico (ABA), impedindo a germinação, e as giberelinas (ácidos giberélicos – GA), promovendo a germinação. De uma forma geral, a inibição da síntese de giberelinas inibe a germinação. As giberelinas regulam a expressão de genes e proteínas responsáveis pelo bloqueio do crescimento e germinação. Portanto, em baixas concentrações de GA agem os genes inibidores da germinação e do crescimento, e sob concentrações elevadas de GA, agem as enzimas que promovem a germinação (ZIMMER, 2012).

## 2.6 Germinação da semente ainda na planta mãe - viviparidade

Viviparidade é o fenômeno pelo qual a semente germina precocemente ainda na planta mãe, no caso, vagem. Esse termo é utilizado mais intensamente para a cultura do milho. Foi constatado que alguns mutantes com deficiência na biossíntese do ABA, caso do milho vivíparo (vp), que possui níveis reduzidos desse hormônio, e em consequência germinam precocemente ainda ligados à planta-mãe (KARSSEN, 1995).

São conhecidos vários genes que controlam a viviparidade em milho (NEUFFER; COE; WESSLER, 1997). A maioria dos mutantes é deficiente em ABA, como já mencionado, (*vp2*, *vp5*, *vp7*, *vp9*, *w3*, *y3* e *y9*), e bloqueiam a síntese de carotenóide, precursor do ABA. O mutante *vp14* bloqueia o primeiro passo da biossíntese de ABA (SUZUKI et al., 2006).

O mutante *vp1* e o ABI3 identificado em *Arabidopsis* determinam a viviparidade de maneira diferente. Eles funcionam como ativadores e repressores, implicando diretamente na sinalização de ABA (MCCARTY, 1991). Apesar dos mutantes *vp1* não apresentarem bloqueio na síntese de carotenóides e ABA, possuem embriões com baixa sensibilidade ao hormônio, sugerindo que este tenha efeito regulador (WILSON; RHODES; DICKINSON, 1973).

Outro mutante identificado por Suzuki et al. (2006) em milho é o *vp15* que, além de provocar a viviparidade, é letal nas plântulas. Ele é deficiente em ABA, pois apresenta atividade reduzida de enzimas que requerem o cofator molibdênio (MoCo).

A quebra precoce da dormência em cultivares de trigo leva a sérios problemas, resultando em perdas econômicas devido a diversos problemas e menor qualidade final do produto (GROOS et al., 2002; GUBLER; MILLAR; JACOBSEN, 2005). Esse caráter tem recebido grande atenção. A tolerância à

viviparidade em trigo é um dos principais objetivos de programas de melhoramento em regiões da China e países como Japão, Austrália e Estados Unidos (ZHANG et al., 2014).

Acredita-se que a resistência à germinação precoce em trigo seja predominantemente devido à dormência (BAILEY et al., 1999; FLINTHAM, 2000; LI et al., 2004; GUBLER; MILLAR; JACOBSEN, 2005; TAN et al., 2006). A dormência de sementes permite que a germinação ocorra em condições mais favoráveis, sendo considerada uma característica importante para a sobrevivência em ambientes hostis. Rikiishi e Maekawa (2010) e Lan et al. (2012) citam a dormência como uma característica desejável em cereais, uma vez que previne a viviparidade.

Zhang et al. (2014) sugerem que um melhor entendimento do controle genético da dormência e o desenvolvimento de marcadores funcionais são de grande importância para o melhoramento de trigo visando a resistência à viviparidade. Relatam também que já foram identificados em trigo, dois alelos de resistência a: *TaSdr- B1a* e *TaVp-1Bc*. Para a cultura da soja não foi encontrado nenhum relato na literatura a respeito de viviparidade, no entanto, sabe-se que no Brasil a preocupação com esse caráter é crescente.

Em feijoeiro, são poucos os estudos sobre viviparidade encontrados na literatura. Pryke (1978a) observou que, em casa de vegetação, 11% das plantas continham algumas sementes que apresentaram germinação precoce. Em outro trabalho (PRYKE, 1978b), esse mesmo autor avaliou 135 progênies para verificar a ocorrência de viviparidade e descreveu que em várias sementes de feijão foi visível a ocorrência de pequenas radículas nas vagens de feijão secas, e em casos extremos, raízes com até 10 cm de comprimento com raízes secundárias desenvolvidas. Foi enfatizado que a sua expressão é intimamente relacionada com certas condições ambientais. Em seu experimento, realizado na Austrália, verificou que as plantas que se desenvolveram em temperaturas

diurnas elevadas (períodos de março a junho e setembro a dezembro) apresentaram aproximadamente 25% e 42%, respectivamente, de viviparidade entre as plantas avaliadas, indicando que a temperatura é um fator importante para a expressão do caráter.

Outro estudo referente à viviparidade em feijoeiro foi realizado, no Brasil, por Zerbinatti et al. (2005) visando estabelecer uma metodologia de teste para verificar a existência de variabilidade genética para a germinação de sementes na vagem de genótipos do tipo cores. As plantas foram colhidas após a maturidade fisiológica e foi avaliada a germinação das sementes nas vagens em rolos de papel umedecido. Verificou-se que esta metodologia foi eficiente para discriminar os genótipos em relação à germinação na vagem.

Em trabalho realizado na UFLA por Lima, Ramalho e Abreu (2012) foram avaliadas 95 linhagens de feijão quanto à ocorrência de viviparidade. No momento da colheita, uma amostra de planta de cada parcela foi separada para realização de teste de germinação. Para isso, as sementes, ainda nas vagens foram enroladas em papel de germinação, na forma de rolo, e colocadas em câmaras de nebulização, com temperatura de 25°C. Observaram grande variabilidade entre as linhagens. Verificou-se também a existência de correlação entre porcentagem de água absorvida pelas vagens e a porcentagem de sementes germinadas na vagem ( $r = 0,59^{**}$ ). Os autores ainda sugerem que seria interessante verificar as diferenças anatômicas ou de composição química das cascas das vagens entre linhagens.

Foi realizado trabalho por Yuste-Lisbona et al. (2014) para estudar diferentes características da vagem do feijão. Dentre elas está a espessura da vagem, em que mostraram variação entre as progênies. Os autores comentam que algumas das características da vagem são de caráter quantitativo, isto é, estão envolvidos vários genes e muito influenciados pelo ambiente. A estimativa da herdabilidade no sentido amplo foi superior a 50% para o tamanho da vagem.

Foram encontrados 17 QTLs, que explicaram de 2,2 a 5,9% da variação fenotípica. A variação explicada pelos QTLs foi muito pequena, 1,1 a 4,2%.

### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Local**

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e em campo na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA). O município de Lavras situa-se na região Sul do estado de Minas Gerais, a 918 metros de altitude, 21°58' de latitude Sul e 42°22' de longitude Oeste.

#### **3.2 Material experimental**

As linhagens ESAL 686 e Pérola foram utilizadas como genitores.

A ESAL 686 é uma linhagem desenvolvida na UFLA, que apresenta hábito de crescimento determinado, porte ereto e grãos grandes de cor amarela. Tem ciclo precoce (aproximadamente 65 dias). Pertence ao grupo gênico andino, raça Nova Granada. Possui casca das vagens com maior espessura.

A linhagem Pérola, de grãos tipo carioca, isto é, creme com estrias marrons, foi desenvolvida pelo CNPAF (EMBRAPA). Com hábito de crescimento indeterminado, porte semi-ereto, ciclo de 90 dias. É de origem mesoamericana e apresenta casca da vagem menos espessa.

#### **3.3 Avaliação de plantas individuais**

A primeira etapa de hibridação ocorreu em setembro de 2012. Sementes das duas linhagens foram semeadas em vasos. Fez-se então a hibridação entre os pais, Pérola ( $P_1$ ) e ESAL 686 ( $P_2$ ), e obtida a geração  $F_1$ . Em dezembro de 2012 foram obtidas as gerações  $F_1RC_{11}$  ( $F_1 \times P_1$ ),  $F_1RC_{21}$  ( $F_1 \times P_2$ ) e  $F_2$ . Parte das

sementes obtidas foi avaliada em campo em fevereiro 2013. Em uma terceira época de hibridação, obtiveram-se novamente as gerações:  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_1RC_{11}$ ,  $F_1RC_{21}$ , e colhidos no experimento anterior sementes das gerações  $F_2RC_{11}$ ,  $F_2RC_{21}$  e  $F_3$ . Foram obtidas então sementes de mesma idade de todas as gerações.

### 3.3.1 Condução dos experimentos

Os genitores e as gerações  $F_1, F_2, F_1RC_{11}$  e  $F_1RC_{21}$  foram avaliadas no campo, semeadura realizada em fevereiro de 2013. Utilizou-se o delineamento de blocos casualizados, com duas repetições. Cada parcela possuía uma linha de um metro com 10 plantas. Para  $P_1$  e  $P_2$ , foi utilizada apenas uma parcela por repetição, para a  $F_1$  duas,  $F_2$  dez e  $F_1RC_{11}$  e  $F_1RC_{21}$  cinco. As linhas foram espaçadas em 60 centímetros, com dez sementes por metro linear. O manejo da cultura foi o preconizado para a região. As plantas foram colhidas e secadas ao sol. Todos os dados foram coletados em plantas individuais no momento da colheita.

Parte das sementes colhidas no experimento anterior, como já mencionado, foi utilizada para a condução de uma nova avaliação. Nesse caso, além dos genitores e as gerações  $F_1, F_2$  e  $F_1RC_{11}$  e  $F_1RC_{21}$  foram avaliadas também,  $F_3$  e  $F_2RC_{11}$  e  $F_2RC_{21}$ . A semeadura foi realizada em julho de 2013. Utilizou-se o delineamento de blocos casualizados, com duas repetições. Cada parcela possuía uma linha de dois metros com 20 plantas. As linhas foram espaçadas em 60 centímetros, com dez sementes por metro linear. Para  $P_1$ ,  $P_2$  e  $F_1$  foi utilizada apenas uma parcela por repetição, para a  $F_2$  cinco por repetição, para  $F_3$  quinze,  $F_1RC_{11}$  e  $F_1RC_{21}$  três, para  $F_2RC_{11}$  e  $F_2RC_{21}$  seis. O manejo da cultura foi o preconizado para a região. As plantas foram colhidas individualmente e secadas ao sol. Posteriormente foram retiradas as vagens.

Parte foi utilizada para a medição da espessura da casca das vagens (ECV), e a outra parte para a avaliação da porcentagem de grãos germinados ainda nas vagens (PGGV).

### **3.3.2 Dados obtidos**

Para a medição da ECV, em ambas as safras, foram tomadas aleatoriamente três vagens/planta/parcela. Os grãos foram retirados e a valva das vagens foi submetida às medições da espessura por meio do micrômetro externo digital, marca DIGIMESS, código 110.284, capacidade 0-25mm, e exatidão de 0,002mm para mais ou para menos. De cada vagem foi tomada uma medida no centro de uma de suas valvas. De modo que o dado final foi a média de três medidas por indivíduo.

A PGGV foi obtida utilizando duas vagens/planta/repetição. Foram avaliadas duas repetições. Para isso, as vagens foram enroladas, duas a duas, em folhas de papel de germinação previamente umedecidas com água destilada e identificados com lápis cópia. Os rolos foram mantidos em germinadores a 25°C, com 12 horas de luz, no Laboratório de Análise de Sementes, Departamento de Agricultura. No sétimo dia foram contados o número total de grãos e o número de grãos germinados, de forma a obter a PGGV. Foi considerado grão germinado aquele que apresentava protrusão de radícula.

### **3.3.3 Análise dos dados**

Os dados foram submetidos à análise de variância segundo procedimento apresentado por Steel, Torrie e Dickey (1997). Obtiveram-se as médias e as variâncias entre plantas por parcela. A partir dessas estimativas foram obtidos os componentes genéticos de média e variância. Na obtenção

desses componentes utilizou-se o modelo sem epistasia. Os parâmetros genéticos de média  $m$ ,  $a$  e  $d$  foram estimados utilizando o método dos quadrados mínimos ponderados, seguindo procedimento apresentado por Ramalho et al. (2012b). Considerando o experimento em que foram avaliadas as populações  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $F_1RC_{11}$ ,  $F_1RC_{21}$ ,  $F_2RC_{11}$ ,  $F_2RC_{21}$ , tem-se o modelo:

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

Em que:

$\hat{\beta}$ : vetor das estimativas, ou seja:

$$\hat{\beta} = \begin{bmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{bmatrix}$$

Sendo:

$\hat{m}$ : estimador da média;  $\hat{a}$ : estimador dos desvios do homozigoto em relação à média;  $\hat{d}$ : estimador do desvio do heterozigoto em relação à média.

$C$  é a matriz do modelo, que corresponde na presente situação a:

$$C = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0,5 \\ 1 & 0 & 0,25 \\ 1 & 0,5 & 0,5 \\ 1 & -0,5 & 0,5 \\ 1 & 0,5 & 0,25 \\ 1 & -0,5 & 0,25 \end{bmatrix}$$

$N$  é a matriz associada ao número de plantas avaliadas, dada por:

$$N = \begin{bmatrix} n_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & n_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & n_5 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_6 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_8 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_9 \end{bmatrix}$$

Sendo  $n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6, n_7, n_8$  e  $n_9$  o número de plantas das populações  $P_1, P_2, F_1, F_2, F_3, F_1RC_{11}, F_1RC_{21}, F_2RC_{11}, F_2RC_{21}$  respectivamente.

$S$  é a matriz de variâncias associadas às populações, ou seja:

$$S = \begin{bmatrix} V_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_{F_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_{F_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_3} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_1RC_{11}} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_1RC_{21}} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_2RC_{11}} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_2RC_{21}} \end{bmatrix}$$

Em que  $V_{P_1}, V_{P_2}, V_{F_1}, V_{F_2}, V_{F_3}, V_{F_1RC_{11}}, V_{F_1RC_{21}}, V_{F_2RC_{11}}$  e  $V_{F_2RC_{21}}$  são as variâncias entre plantas das gerações/populações associadas às populações  $P_1, P_2, F_1, F_2, F_3, F_1RC_{11}, F_1RC_{21}, F_2RC_{11}, F_2RC_{21}$  respectivamente.

$Y$  é o vetor dos valores médios observados em cada população:

$$Y = \begin{bmatrix} \bar{P}_1 \\ \bar{P}_2 \\ \bar{F}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \bar{F}_3 \\ F_1 \bar{RC}_{11} \\ F_1 \bar{RC}_{21} \\ F_2 \bar{RC}_{11} \\ F_2 \bar{RC}_{21} \end{bmatrix}$$

Para o outro conjunto de dados, o procedimento foi o mesmo, exceto quanto ao número de linhas das matrizes que foi menor.

Os componentes da variância fenotípica ( $V_E$ ,  $V_A$  e  $V_D$ ) foram estimados pelo método dos quadrados mínimos ponderados iterativo, descrito por Ramalho et al. (2012b), Cruz, Regazzi e Carneiro (2012), novamente considerando apenas o experimento envolvendo  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $F_1RC_{11}$ ,  $F_1RC_{21}$ ,  $F_2RC_{11}$ ,  $F_2RC_{21}$ :

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

em que:

$\hat{\beta}$ : vetor das estimativas, isto é:

$$\hat{\beta} = \begin{bmatrix} \hat{V}_E \\ \hat{V}_A \\ \hat{V}_D \end{bmatrix}$$

$\hat{V}_E$ : variância ambiental;  $\hat{V}_A$ : variância genética aditiva; e  $\hat{V}_D$ : variância genética de dominância.

Y: vetor das variâncias estimadas a partir das observações das diferentes populações, isto é:

$$\begin{bmatrix} V_{P_1} \\ V_{P_2} \\ V_{F_1} \\ V_{F_2} \\ V_{F_{1RC}} \\ V_{F_{2RC}} \\ V_{F_3} \end{bmatrix}$$

A matriz C do modelo foi obtida por:

$$C = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ 1 & 1 & 2 \\ 1 & 2 & 1,5 \\ 1 & 1,5 & 0,75 \end{bmatrix}$$

A matriz N, de acordo com a matriz do modelo foi:

$$N = \begin{bmatrix} GL_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & GL_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & GL_{F_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & GL_{F_2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & GL_{F_1RC} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & GL_{F_2RC} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & GL_{F_3} \end{bmatrix}$$

Sendo que GL corresponde aos graus de liberdade associados a cada fonte de variação.

A matriz de ponderação S corresponde às variâncias observadas de cada população, sendo assim:

$$S = \begin{bmatrix} V_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_{F_1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_{F_2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_1RC} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_2RC} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & V_{F_3} \end{bmatrix}$$

Por meio das estimativas dos componentes de variância, foi obtida a herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) para todos os caracteres, segundo o estimador descrito por Bernardo (2010):

$$h_r^2 = \frac{\hat{V}_A}{\hat{V}_A + \hat{V}_D + \hat{V}_E}$$

Por meio dos resultados das análises de variância, foi obtida a estimativa da acurácia ( $rgg'$ ), como descrito por Ramalho, Ferreira e Oliveira (2012):

$$rgg' = \sqrt{1 - (1/F)}$$

As correlações fenotípicas dos caracteres dois a dois ( $r_{XY}$ ) foram obtidas tendo como referência a geração  $F_2$ , utilizando-se o estimador:

$$r_{XY} = \frac{COV_{XY}}{\sigma_X \cdot \sigma_Y}$$

Em que:

$COV_{XY}$  é a covariância entre a variável X e Y; sendo X : ECV e Y: PGGV;  $\sigma_X$  e  $\sigma_Y$  os desvios fenotípicos associados às variáveis X e Y respectivamente.

### 3.4 Avaliação das progênies

Utilizou-se o mesmo cruzamento e nesse caso tomou-se uma amostra das plantas colhidas nas gerações  $F_2$ ,  $F_3$  e  $F_4$ , sendo obtidas então, progênies  $F_{2,3}$ ,  $F_{3,4}$ ,  $F_{4,5}$ . Essas progênies foram avaliadas em experimento conduzido em fevereiro de 2014, novamente em Lavras.

### **3.4.1 Condução do experimento**

Inicialmente, foi conduzido um experimento em blocos casualizados com duas repetições. Foram utilizadas 32 progênies  $F_{2:3}$ , 30  $F_{3:4}$  e 32  $F_{4:5}$  além das seguintes testemunhas: RP1, Majestoso, Small White e Radiante. Foram semeadas 20 sementes por parcela, sendo duas sementes por cova. Após a emergência das plântulas foi realizado o desbaste. O espaçamento entre linhas foi de 60 centímetros e entre plantas de 30 centímetros, totalizando uma parcela de 3 metros. A semeadura ocorreu em Fevereiro de 2014. As plantas de cada parcela foram colhidas no ponto de maturidade e secadas ao sol, e as vagens retiradas.

### **3.4.2 Dados anotados**

Para a avaliação de progênies o procedimento para a medição da ECV foi o mesmo adotado para plantas individuais. No entanto, neste caso não houve separação de indivíduos. Foram tomadas aleatoriamente três vagens por parcela/progênie.

Para a avaliação PGGV, foram tomadas aleatoriamente 15 vagens por parcela. Foram feitas três repetições por parcela com 5 vagens, ou seja, seis repetições no total. O procedimento experimental foi semelhante ao descrito anteriormente, exceto que os rolos foram mantidos em câmara de nebulização do Departamento de Biologia. A umidade e temperatura foram controladas por termohigrômetro “datalogger de temperatura e umidade”, modelo HT-500.

### 3.4.3 Análise dos dados

Os dados foram submetidos à análise de variância, considerando o delineamento inteiramente ao acaso, segundo procedimento apresentado por Steel, Torrie e Dickey (1997).

Para estimativa da herdabilidade no sentido amplo ( $h^2$ ) das progênes a partir da análise de variância, utilizaram-se as estimativas dos quadrados médios de progênes ( $QMP$ ) e erro ( $QME$ ), como descrito por Ramalho et al. (2012b):

$$h^2 = \frac{QMP - QME}{QMP}$$

Os erros associados à estimativa de  $h^2$  foram estimados utilizando a expressão de Knapp, Stroup e Ross (1985):

$$LI = \left\{ 1 - \left[ \left( \frac{Q_1}{Q_2} \right) F_{1-\alpha/2}(GL_{ERRO}; GL_{Progênie}) \right]^{-1} \right\}$$

$$LS = \left\{ 1 - \left[ \left( \frac{Q_1}{Q_2} \right) F_{\alpha/2}(GL_{ERRO}; GL_{Progênie}) \right]^{-1} \right\}$$

Sendo, LI: Limite inferior, LS: Limite superior;  $Q_1$ : Quadrado Médio de progênes;  $Q_2$ : Quadrado Médio do erro;  $\alpha$ : nível de probabilidade (5%);  $F$ : valor tabelado.

O ganho esperado com a seleção foi estimado considerando todas as progênes, utilizando a seguinte expressão (RAMALHO et al., 2012b):

$$GS = ds \times h^2$$

Em que:

$GS$ : Ganho esperado com a seleção;  $ds$ : Diferencial de seleção:  $ds = M_s - M_o$ ;  $M_s$ : Média dos indivíduos selecionados;  $M_o$ : Média geral de todas as progênies;  $h^2$ : Herdabilidade.

Estimou-se a correlação fenotípica ( $r_{XY}$ ) entre as médias das progênies para ECV (X) e PGGV (Y), utilizando o mesmo estimador descrito anteriormente.

Estimou-se a resposta correlacionada  $RC_{Y(X)}$  no caráter Y (PGGV) pela seleção das 10% melhores progênies com maior ECV (X), de maneira semelhante ao modelo proposto por Falconer e Mackay (1996):

$$RC_{Y(X)} = h_Y^2 \cdot ds_{Y(X)}$$

Em que  $ds$  de Y em X representa diferencial de seleção das progênies selecionadas pela ECV tendo como referência a PGGV delas,  $ds_{Y(X)} = M_{S_{Y(X)}} - M_{O_Y}$

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Avaliação de plantas individuais

Constatou-se para o caráter espessura da casca das vagens (ECV) pelo teste de F, nas duas épocas de avaliação, diferença significativa entre as populações ( $P \leq 0,01$ ), mostrando que em princípio ocorreu variação entre as diferentes populações avaliadas. Como era esperado na maioria das situações, a variância fenotípica dentro das populações segregantes foi maior que a dos genitores, entretanto o mesmo não ocorreu com relação à geração  $F_1$  (Tabela 1). As distribuições de frequência das gerações  $F_2$  e  $F_3$  mostram que a espessura da casca das vagens apresenta ampla variação e se ajustando a uma distribuição normal (Figura 1).

Tabela 1 Resumo da análise de variância para espessura da casca (valva) das vagens (ECV) (mm X 100). Semeadura em Fevereiro, e Julho 2013

FV	GL	ECV (mm X 100)		GL	ECV (mm X 100)	
		QM	F		QM	F
Rep	1	3,53	0,42**	1	136,44	15,76**
Populações	5	175,08	20,70**	8	149,26	17,24**
Erro	322	8,46		957	8,66	
$P_1$	17	1,55		23	1,32	
$P_2$	19	5,12		15	2,25	
$F_1$	33	6,09		28	4,47	
$F_2$	26	8,60		132	7,78	
$F_1RC_{11}$	66	4,78		70	3,85	
$F_1RC_{21}$	68	5,58		62	5,99	
$F_2RC_{11}$	-	-		122	7,87	
$F_2RC_{21}$	-	-		172	11,78	
$F_3$	-	-		343	9,99	
Acurácia (rgg')		97,55%			94,19%	

\*\*Teste de F significativo ao nível de 1% de probabilidade.

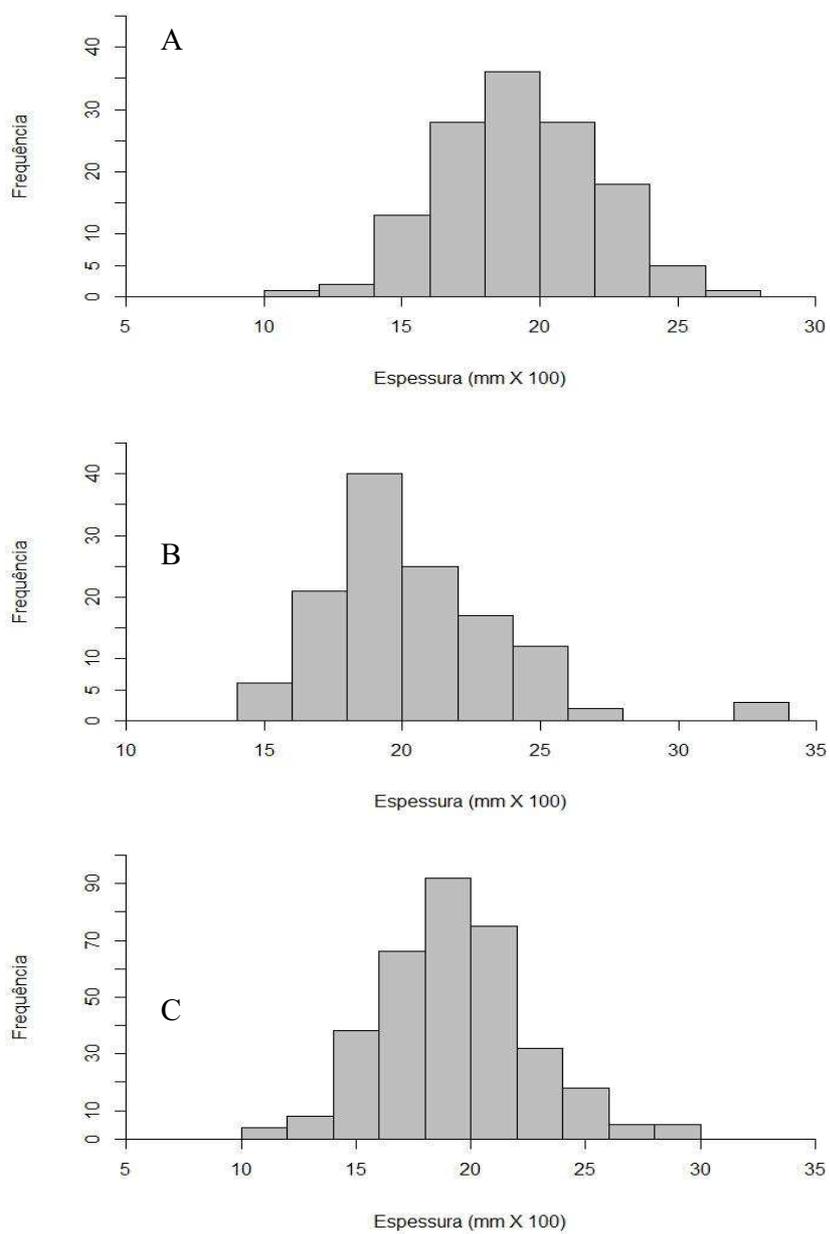


Figura 1 Distribuição de frequência do caráter espessura da casca das vagens (ECV). (A) Geração  $F_2$ , semeadura Fevereiro 2013. (B) Geração  $F_2$ , semeadura julho 2013. (C) Geração  $F_3$ , semeadura julho 2013

Observando as médias obtidas pelas diferentes gerações constata-se que os resultados foram muito semelhantes entre as gerações (Tabela 2). A espessura da vagem do P<sub>1</sub>, “Pérola” foi sempre inferior ao da “ESAL 686”, P<sub>2</sub>. A média da geração F<sub>1</sub> foi intermediária a dos genitores, e a geração F<sub>2</sub> foi semelhante à da F<sub>1</sub>. Condição essa que, em princípio, possibilita inferir a ausência de dominância na expressão do caráter.

Tabela 2 Média da espessura da casca das vagens (ECV) (mm X 100) obtidas pelas diferentes populações avaliadas. Semeadura em Fevereiro e Julho, 2013

Gerações	ECV	
	(mm x 100)	(mm x 100)
P <sub>1</sub>	17,596	16,758
P <sub>2</sub>	23,072	22,387
F <sub>1</sub>	21,319	20,200
F <sub>2</sub>	20,434	19,288
F <sub>1</sub> RC <sub>11</sub>	17,144	17,107
F <sub>1</sub> RC <sub>21</sub>	19,535	18,822
F <sub>2</sub> RC <sub>11</sub>	-	17,763
F <sub>2</sub> RC <sub>21</sub>	-	20,437
F <sub>3</sub>	-	19,370

P<sub>1</sub> Pérola; P<sub>2</sub> ESAL 686

Os resultados da ECV foram bem consistentes entre as duas safras no que se refere à magnitude das estimativas dos componentes de médias. O ajuste do modelo aditivo-dominante foi alto, estimativas de R<sup>2</sup> superiores a 99,9%. Observou-se que o componente “d”, que estima o desvio do heterozigoto em relação à média não foi diferente de zero. Ou seja, não ocorre dominância na expressão do caráter. A estimativa de “a”, contribuição dos homozigotos em relação à média foi diferente de zero. O fato de a estimativa ter sido negativa é função de ter sido utilizado como P<sub>1</sub> o genitor de menor espessura (Tabela 3).

Tabela 3 Estimativas dos componentes genéticos de media do caráter espessura das cascas das vagens (ECV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

Componente Genético de média	ECV (1)		ECV (2)	
	Estimativa	Desvio Padrão	Estimativa	Desvio Padrão
$\hat{m}$	19,5280	0,253 **	19,225	0,1463 **
$\hat{a}$	-2,4020	0,235 **	-2,603	0,1611 **
$\hat{d}$	0,0058	0,487	-0,396	0,3570
$^1R^2$ (%)	99,92		99,91	

<sup>1</sup>Coefficiente de determinação do modelo; \*\* estimativa diferente de zero ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de t.

Nas estimativas dos componentes de variância para a ECV, nas duas épocas de avaliação, o modelo sem epistasia explicou grande parte da variação observada ( $R^2$  superior a 97%). As estimativas dos componentes de variância reforçam as obtidas com os componentes de médias, isto é, a variância de dominância ( $V_D$ ) não diferiu de zero ao passo que a variância aditiva ( $V_A$ ) foi diferente de zero. As estimativas das herdabilidades, no sentido restrito, foram de magnitude superior a 59%, indicando que o caráter, nas condições em que foi avaliado, mostrou uma herdabilidade mediana à alta (Tabela 4).

Tabela 4 Estimativa dos componentes de variância ambiental ( $V_E$ ), variância genética aditiva ( $V_A$ ), variância de dominância ( $V_D$ ), e herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) da Espessura das cascas das vagens (ECV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

Parâmetro	ECV (1)		ECV (2)	
	Estimativa	Desvio Padrão	Estimativa	Desvio Padrão
$\hat{V}_E$	4,7045	0,800**	1,7890	0,4089**
$\hat{V}_A$	6,8310	1,988*	5,1154	0,6464**
$\hat{V}_D$	-2,9355	1,683	1,7410	0,7921
<sup>1</sup> R <sup>2</sup> (%)	97,71		97,6	
$h_r^2$ (%)	79,0		59,2	

<sup>1</sup>Coefficiente de determinação do modelo;\*\* componente diferente de zero ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de t; \*componente diferente de zero ao nível de 7% de probabilidade pelo teste de t.

Com relação à porcentagem de germinação (PGGV) também foi constatada diferença entre as populações ( $P \leq 0,01$ ). Novamente como era esperado, a variância nas populações segregantes foi superior à dos genitores (Tabela 5). Nesse caso, contudo, a distribuição de frequência das gerações segregantes  $F_2$  e  $F_3$  não apresentou um bom ajuste à distribuição normal. Observa-se que os grãos ainda nas vagens das plantas apresentaram ampla variação na porcentagem de germinação de 0 a 100%, contudo, com maior concentração na classe de maior porcentagem (Figura 2).

Tabela 5 Resumo da análise de variância para o caráter porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

FV	GL	PGGV(1)		GL	PGGV(2)	
		QM	F		QM	F
Rep	2	2210	1,88	3	13158	12,11**
Trat	6	6717	5,73**	9	8459	7,77**
Erro	477	1173		1746	1086	
P <sub>1</sub>	25	233,91		43	87,81	
P <sub>2</sub>	29	1047,62		19	593,52	
F <sub>1</sub>	53	984,41		60	867,01	
F <sub>2</sub>	188	1277,02		229	919,02	
F <sub>1</sub> RC <sub>11</sub>	95	1310,03		137	858,20	
F <sub>1</sub> RC <sub>21</sub>	90	1231,04		123	1383,01	
F <sub>2</sub> RC <sub>11</sub>	-	-		217	1177,50	
F <sub>2</sub> RC <sub>21</sub>	-	-		317	1142,02	
F <sub>3</sub>	-	-		610	1149,03	

\*\*Teste de F significativo ao nível de 1% de probabilidade.

As médias das gerações F<sub>1</sub>, nas duas épocas de avaliação foram inferiores às dos genitores e da geração F<sub>2</sub>. Em princípio, esse resultado, ao contrário do que ocorreu com a espessura, indica a ocorrência de dominância. A estimativa de heterose da geração F<sub>1</sub>, em relação à média dos pais foi de -74,9% na semeadura realizada em Fevereiro de 2013 e de -37,1% na outra época de avaliação (Tabela 6). Deve ser ressaltado que a porcentagem média de germinação do genitor de menor espessura das vagens, Pérola (P<sub>1</sub>), foi superior à observada pela linhagem ESAL 686 (P<sub>2</sub>) com maior espessura das vagens.

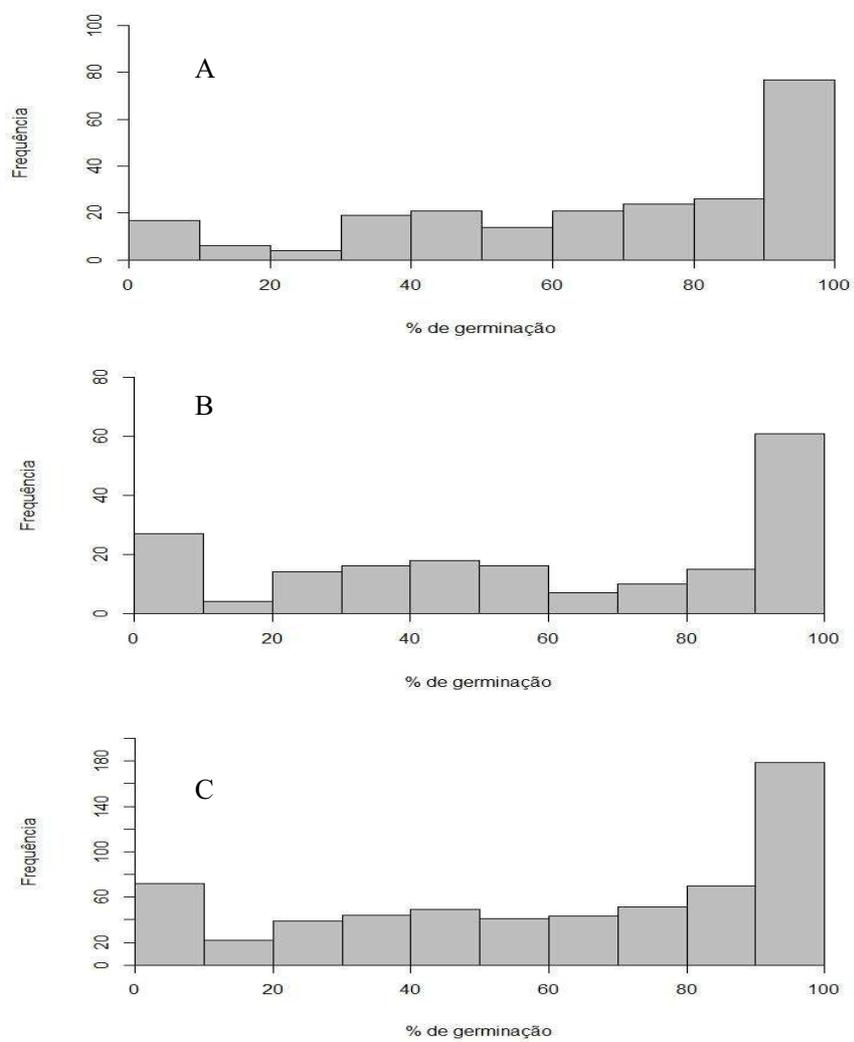


Figura 2 Distribuição de frequência do caráter Porcentagem de Germinação. (A) Geração F<sub>2</sub>, sementeira Fevereiro 2013. (B) Geração F<sub>2</sub>, sementeira julho 2013. (C) Geração F<sub>3</sub>, sementeira julho 2013

Tabela 6 Média da porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV) obtida pelas diferentes populações avaliadas. Semeadura em Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

Gerações	GL	PGGV(1)		GL	PGGV(2)	
		Média %			Média %	
P <sub>1</sub>	25	88,325		43	96,519	
P <sub>2</sub>	29	71,983		19	67,932	
F <sub>1</sub>	53	45,825		60	59,956	
F <sub>2</sub>	188	60,487		229	69,056	
F <sub>1</sub> RC <sub>11</sub>	95	57,561		137	75,855	
F <sub>1</sub> RC <sub>21</sub>	90	53,382		123	59,670	
F <sub>2</sub> RC <sub>11</sub>	-	-		217	62,589	
F <sub>2</sub> RC <sub>21</sub>	-	-		317	63,487	
F <sub>3</sub>	-	-		610	62,689	

P<sub>1</sub> Pérola; P<sub>2</sub> ESAL 686

Para esse caráter, quando se utilizou componentes de médias, o modelo aditivo dominante explicou a maior parte da variação  $R^2$  superior a 97%. Nesse caso, tanto o componente de média “a” como “d” foram diferentes de zero (Tabela 7). As estimativas dos componentes de variância foram coerentes com o que ocorreu com os componentes de média, isto é, tanto  $V_A$ , como  $V_D$  foram expressivas. Vale ressaltar que a estimativa da herdabilidade para esse caráter foi de pequena magnitude nas duas épocas de avaliação (Tabela 8).

Tabela 7 Estimativas dos componentes de média do caráter Porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

Componente Genético de média	PGGV (1)		PGGV (2)	
	Estimativa	Desvio Padrão	Estimativa	Desvio Padrão
$\hat{m}$	78,2612	2,7846 **	73,230	1,3374 **
$\hat{a}$	8,2016	2,7404 **	18,391	1,4548 **
$\hat{d}$	-37,1106	5,2105 **	-17,632	3,5453 **
$^1R^2(\%)$	99,71		97,34	

<sup>1</sup>Coefficiente de determinação do modelo,\*\* componente diferente de zero ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de t

Tabela 8 Estimativa dos componentes de variância ambiental ( $V_E$ ), variância genética aditiva ( $V_A$ ), variância de dominância ( $V_D$ ), e herdabilidade no sentido restrito ( $h_r^2$ ) do caráter porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Semeadura Fevereiro (1) e Julho (2), 2013

Parâmetro	PGGV (1)		PGGV (2)	
	Estimativa	Desvio Padrão	Estimativa	Desvio Padrão
$\hat{V}_E$	826,178	112,952**	254,583	45,536**
$\hat{V}_A$	13,000	323,262	289,492	72,974**
$\hat{V}_D$	437,822	302,050	659,134	103,478**
$^1R^2(\%)$	97,53		95,9	
$h_r^2 (\%)$	1,0		24,1	

<sup>1</sup>Coefficiente de determinação do modelo,\*\* componente diferente de zero ao nível de 1% de probabilidade pelo teste de t.

Utilizando apenas os dados da geração  $F_2$ , a correlação fenotípica entre a ECV e a PGGV foi de pequena magnitude e não significativa ( $r = 0,03$  NS, para a semeadura em fevereiro e  $r = 0,08$  NS, em julho).

## 4.2 Avaliação de Progênie

Os resultados das análises de variância para a ECV são apresentados na Tabela 9. Veja que a acurácia seletiva foi superior a 80%. Ocorreu diferença significativa ( $P \leq 0,01$ ) entre as progênie. Como foram avaliadas uma amostra de progênie das gerações  $F_{2:3}$ ,  $F_{3:4}$  e  $F_{4:5}$ , constatou-se que o teste de F também foi significativo ( $P \leq 0,01$ ) para o efeito de progênie dentro de cada geração. A distribuição de frequências das médias das progênie, independente das gerações comprova a existência de variação entre as progênie para esse caráter (Figura 3).

A média da ECV das progênie foi intermediária entre os dois genitores, Pérola e ESAL 686. Observou-se também que as testemunhas avaliadas apresentaram grande variação com relação à ECV. Na análise de variância constatou-se que ocorreu diferença entre os tipos de progênie, contudo, as medidas obtidas entre as gerações foram semelhantes.

As estimativas das herdabilidades para a ECV, quando se avaliou progênie, foram semelhantes às encontradas nas avaliações utilizando indivíduos ( $h^2 = 69,1\%$ ). Considerando a média de todas as progênie, a estimativa da herdabilidade foi de 62%, sendo o limite inferior da estimativa positivo, indicando, com 95% de probabilidade, que ela deve ser diferente de zero. Quando se considerou os diferentes tipos de progênie separadamente, as estimativas da herdabilidade foram semelhantes às obtidas quando se considerou todas as progênie (Tabela 10). O ganho esperado com a seleção, considerando 10% das progênie com maior ECV foi de 15,2%.

Com relação à PGGV, o resultado da análise de variância foi semelhante ao da espessura da casca das vagens. Chama atenção a estimativa da acurácia ( $rgg' = 88\%$ ) que pode ser considerada elevada, o que contribui para se ter estimativas de herdabilidade superiores ( $h^2 = 77\%$ ) às obtidas quando se utilizou

plantas individuais ( $h^2 = 12,55$ ) (Tabela 9). A distribuição de frequências médias mostra variação na porcentagem de germinação das progênies de 0 a 70% (Figura 3). Os dois genitores apresentaram porcentagem de germinação semelhante, ao contrário do que era esperado. Vê-se, contudo, que as outras testemunhas diferiram acentuadamente com relação à porcentagem de germinação (Tabela 10).

Para PGGV, o ganho esperado com a seleção considerando as 10% progênies com menor PGGV foi de -60,5%. Utilizando os dados médios para todas as progênies foi estimada a correlação entre a ECV e a PGGV ainda nas vagens. Nesse caso, a estimativa foi superior à relatada com plantas individuais ( $r = -0,5$ ). Isso contribuiu para uma resposta correlacionada com seleção nas 10% progênies com maior ECV de -39,69% para o PGGV. O resultado inferior ao obtido pela seleção direta no caráter, porém ainda expressivo (Tabela 11).

Tabela 9 Resumo da análise de variância para espessura da casca das vagens (ECV) (mm X 100) e porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens de feijão (PGGV) das progênies e das testemunhas. Lavras, 2014

FV	GL	ECV (mm X 100)		GL	PGGV (%)	
		QM	F		QM	F
Tratamentos	98	10,62	2,95**	99	1439,52	4,71**
Entre Tipos	2	11,55	3,21**	2	824,46	2,70**
Entre Progênies	92	9,39	2,61**	93	1326,63	4,34**
F <sub>2:3</sub>	31	10,18	2,83**	31	968,11	3,17**
F <sub>3:4</sub>	28	9,99	2,78**	29	1868,51	6,12**
F <sub>4:5</sub>	31	7,93	2,20**	31	1210,64	3,96**
Entre Test,	5	18,76	5,21**	5	2737,10	8,96**
Test vsProg	1	82,11	22,80**	1	5454,89	17,85**
Erro	99	3,60		100	305,56	
Acurácia (rgg')		81			88	

Tabela 10 Médias e estimativas da herdabilidade ( $h^2$ ) e seus limites inferior (LI) e superior (LS) para espessura das cascas das vagens (ECV) (mm X 100) e da porcentagem de germinação dos grãos (PGGV) nas vagens de feijão das progênes e das testemunhas avaliadas. Lavras, 2014

Geração	ECV				PGGV			
	Média	$h^2$	LI	LS	Média	$h^2$	LI	LS
Progênes	16,25	0,62	0,43	0,74	26,24	0,77	0,66	0,85
F <sub>2:3</sub>	16,69	0,65	0,40	0,81	26,51	0,68	0,46	0,83
F <sub>3:4</sub>	16,24	0,64	0,37	0,81	28,25	0,84	0,72	0,91
F <sub>4:5</sub>	15,83	0,55	0,23	0,76	23,97	0,75	0,57	0,86
Testemunhas	13,56				39,40			
Pérola (P <sub>1</sub> )	11,47				40,78			
ESAL686 (P <sub>2</sub> )	18,25				50,43			
RP1	15,11				22,08			
Majestoso	11,63				24,95			
Small White	10,00				76,29			
Radiante	14,89				21,85			

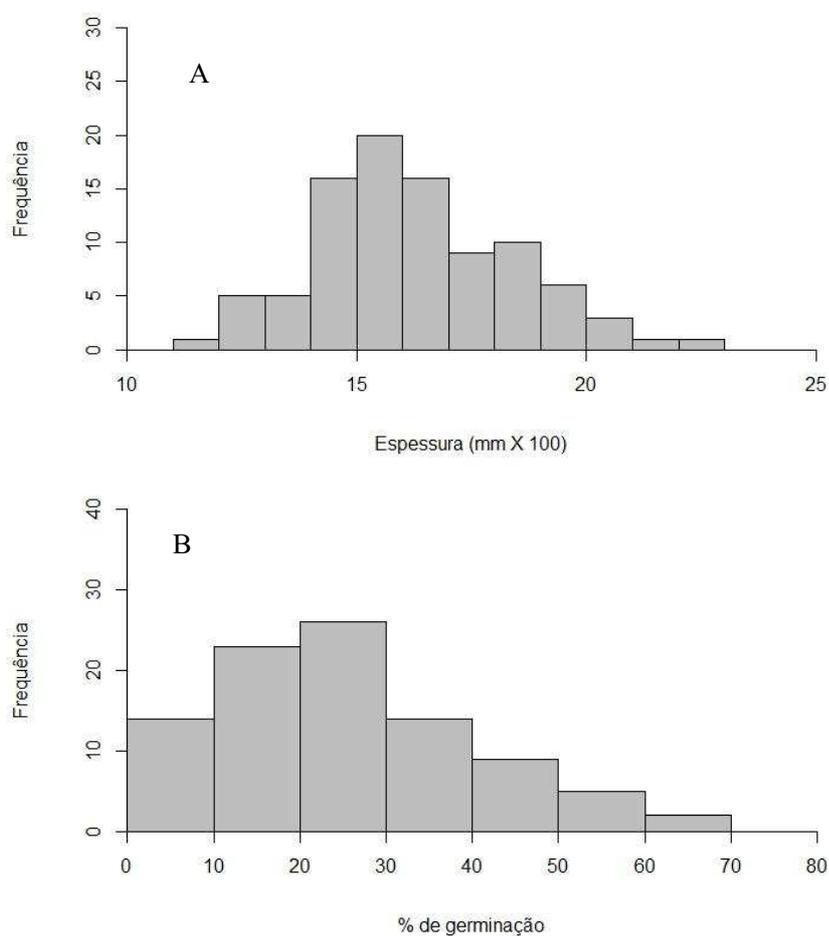


Figura 3 Distribuição de frequências das médias das progênies, independente da geração avaliada. (A) espessura da casca das vagens e (B) Porcentagem de Germinação. Lavras, 2014

Tabela 11 Estimativas do Ganho esperado com a seleção (GS) e Resposta correlacionada ( $RC_{Y(X)}$ ) obtida para os caracteres espessura da casca das vagens (ECV) e porcentagem de Germinação dos grãos ainda nas vagens (PGGV). Lavras, 2014

Índices avaliados	Caráter sob seleção		
	ECV (mm X 100)	PGGV(%)	ECV/PGGV
Média das progênies (Mo)	16,25	26,19	26,19
Média selecionada	20,23	5,61	12,69
$h^2$	62%	77%	
GS	2,47	-15,85	-10,40
GS%	15,2	-60,5	-39,69*

\* Resposta correlacionada da Seleção efetuada no ECV e Ganho em PGGV.

## 5 DISCUSSÃO

Na condução de um trabalho dessa natureza, o primeiro questionamento é como avaliar o caráter espessura da casca das vagens do feijoeiro, uma vez que não foi encontrado nenhum relato publicado de como proceder. No trabalho de Yuste-Lisbona et al. (2014) foi mencionado que eles mediram a espessura da casca de feijão vagem, além de o objetivo ser bem diferente, uma vez que nesse caso, as vagens são consumidas ainda imaturas, não foi mencionado qual o procedimento utilizado. Nesse trabalho foi empregado um micrômetro externo digital, cuja precisão é de 0,002mm. Embora o aparelho seja bem preciso, a pressão adotada em cada medição deve ser o mais uniforme possível.

Para melhorar a precisão foi realizado um trabalho preliminar em que se avaliaram quatro linhagens de feijão, e de cada linhagem foi considerado número variável de vagens, de uma a quatro, as duas faces das vagens (valvas) e diferentes posições nas vagens, extremidades e o centro. Constatou-se que o número de vagens, a posição e as faces não afetaram a acurácia das estimativas. Por essa razão, nesse trabalho optou-se por utilizar três vagens por planta com uma medição na posição central por vagem. Quando se utilizou progênies, foram tomadas aleatoriamente três vagens por parcela. As acurácias obtidas nos experimentos ( $rgg' = 97,55\%$ ;  $94,19\%$  para plantas individuais e  $81\%$  para progênies) foram altas (Tabelas 1 e 9).

Para o caráter ECV, quando foram avaliadas plantas individuais, o ajuste do modelo aditivo-dominante foi alto, com  $R^2$  superior a  $99,9\%$  em ambas as safras (Tabela 3). A estimativa do componente  $a$ , que mede o desvio do homozigoto em relação à média, foi sempre diferente de zero e a estimativa do componente  $d$ , que é a contribuição do heterozigoto, foi nula nas duas safras. Nesse caso, além de  $d$  não ter sido diferente de zero, a frequência alélica é de meio e, portanto, como apenas o componente  $a$  diferiu de zero, pode-se inferir

pela predominância de efeito aditivo no controle do caráter (BERNARDO, 2010; RAMALHO et al., 2012b) (Tabela 3). O predomínio dos efeitos aditivos obtidos pode ser confirmado com as estimativas dos componentes de variância, em que, variância aditiva ( $V_A$ ) foi diferente de zero e o mesmo não ocorreu com a variância de dominância ( $V_D$ ). Adicionalmente, a distribuição de frequência ECV das gerações segregantes  $F_2$  e  $F_3$  apresentou ótimo ajuste à distribuição normal (Figura 1). Na literatura não foi encontrado nenhum relato a respeito do controle genético desse caráter.

Quando foram avaliadas plantas individuais, para a ECV, as estimativas de herdabilidade ( $h^2$ ) foram superiores a 59% (Tabela 4). Esse resultado condiz com estimativas de herdabilidade obtidas para alguns caracteres de feijão vagem, entre eles espessura, cuja estimativa de ( $h^2$ ) foi superior a 50% (YUSTELISBONA et al., 2014).

Com relação à porcentagem de germinação de sementes dos feijões dentro das vagens, na literatura já existiam alguns relatos (PRYKE, 1978a; PRYKE, 1978b; ZERBINATTI et al., 2005; LIMA; RAMALHO; ABREU, 2012). O que se questiona nesse caso é qual seria o tempo ideal de exposição das vagens às condições de alta umidade. Isso porque se esse tempo for pequeno corre-se o risco de não possibilitar a ocorrência de germinação. Se forem muitos dias, a germinação é quase completa e não discriminaria os genótipos. É preciso salientar que no germinador e/ou câmara de nebulização a umidade é mais expressiva do que sob condições de campo. Isto porque, mesmo a colheita coincidindo com precipitação/chuva, a alta umidade quase sempre não é contínua como ocorre em laboratório. Quando se consulta as Regras para Análise de Sementes (RAS) (BRASIL, 2009), o indicado para a primeira leitura do teste de germinação para feijão (*Phaseolus vulgaris*) é após cinco dias em germinador a 25°C, e a leitura final após 9 dias. Sendo assim, optou-se por avaliar a porcentagem de germinação ao sétimo dia quando o teste foi conduzido

em germinadores a 25°C e foram avaliadas plantas individuais. Já quando se avaliaram progênies em câmara de nebulização, com temperatura média de 19,6°C e 97,7% de Umidade Relativa, optou-se por fazer um acompanhamento com as testemunhas. Desse modo, a cada dia abria-se um rolo contendo testemunha e verificava-se a porcentagem de germinação. Adotando-se essa estratégia, conclui-se que, para esse caso, o dia de leitura seria o sexto. A estratégia adotada, sobretudo quando se avaliou progênies, foi eficiente. Houve discriminação das progênies com alta acurácia (Tabela 9). Na literatura foram encontrados relatos utilizando linhagens de feijão em que também ocorreu variação expressiva na PGGV (ZERBINATTI et al., 2005; LIMA; RAMALHO; ABREU, 2012).

Para o caráter PGGV, quando avaliadas plantas individuais, o modelo aditivo dominante, mais uma vez explicou grande parte da variação ( $R^2$  superior a 97%). Nesse caso, tanto o componente  $a$  como  $d$  foram diferentes de zero. A estimativa de heterose ( $h$ ) foi relativamente alta ( $h$  superior a -37%). Como  $h$  foi negativa, infere-se que a dominância foi no sentido de reduzir a expressão do caráter. Na primeira época de avaliação, apenas o componente de variância ambiental ( $V_E$ ) foi diferente de zero, fato que pode ser explicado pela grande magnitude dos erros associados. Já na segunda época, há maior coerência com os resultados dos componentes de média, e nesse caso tanto  $V_A$  como  $V_D$  foram diferentes de zero. Para esse caráter a estimativa de herdabilidade ( $h^2$ ) da primeira época de avaliação foi muito baixa ( $h^2 = 1\%$ ), já a segunda estimativa foi maior ( $h^2 = 24,1\%$ ), mas continuou baixa para a avaliação de plantas individuais. Infere-se que a avaliação desse caráter a partir das vagens de plantas individuais apresenta baixa precisão (Tabela 8).

A viviparidade em feijão foi pouco estudada, sendo que nos estudos já realizados, como comentado, não foram observadas informações do controle genético do caráter. Com a cultura do milho as pesquisas são mais numerosas e

foram identificados diferentes genes envolvidos com a expressão da viviparidade. Esses genes atuam de diferentes modos, sobretudo por meio da produção do hormônio ácido abscísico (ABA) (WILSON; RHODES; DICKINSON, 1973; MCCARTY et al., 1991; KARSSSEN, 1995; NEUFFER; COE; WESSLER, 1997; SUZUKI et al., 2006). No trigo há uma crescente preocupação com a germinação precoce dos grãos, pois também acarreta perdas econômicas expressivas. Sabe-se que para essa cultura, a principal resistência à viviparidade está associada à quebra de dormência das sementes. Contudo, apesar dos vários trabalhos publicados, ainda são incipientes as informações a respeito do controle genético. Há então uma preocupação para entendimento do controle genético desse caráter (BAILEY et al., 1999; FLINTHAM, 2000; GROOS et al., 2002; LI et al., 2004; GUBLER; MILLAR; JACOBSEN, 2005; TAN et al., 2006; RIKIISHI; MAEKAWA, 2010; LAN et al., 2012; ZHANG et al., 2014).

Utilizando-se progênies, as avaliações da ECV mostraram resultados bem coincidentes com os obtidos com plantas individuais. Como já mencionado a acurácia foi alta, superior a 80%, indicando precisão na avaliação. Mais uma vez observou-se ocorrência de variação para o caráter, o que pode ser comprovado pela distribuição de frequências independente da geração (Figura 3). Depreende-se, portanto, que para o caráter em questão, tanto a avaliação de plantas individuais como a avaliação de progênies possibilitam estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos com boa precisão.

Como foram utilizados diferentes tipos de progênies ( $F_{2:3}$ ,  $F_{3:4}$ ,  $F_{4:5}$ ) poder-se-ia estimar os componentes de variância genética e de dominância. No entanto, o número de progênies em cada geração foi relativamente pequeno e optou-se por não obter essas estimativas e utilizar apenas as estimativas de herdabilidade. A  $h^2$  nesse caso, considerando todas as progênies, foi de 62%. Nessa condição, se fossem escolhidas as 10% melhores progênies com maior

espessura das vagens, o ganho esperado com a seleção seria de 15,2%. Infelizmente não houve oportunidade de se avaliar uma possível ligação genética ou pleiotropia entre a espessura da casca das vagens e o tamanho dos grãos. O que seria uma restrição em se obter linhagens tolerantes à alta umidade no momento da colheita, com tamanho de grãos que atendesse às diferentes exigências do consumidor.

No caso de porcentagem de germinação o emprego de progênes mostrou-se mais eficiente que o de plantas individuais, acurácia superior a 88%. Uma das razões é que nesse caso dispunha-se de mais vagens e foi possível utilizar cinco vagens por parcela com três repetições. Em trabalho semelhante envolvendo 95 linhagens de feijão, sendo utilizadas dez vagens por parcela, a acurácia da porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens foi semelhante à obtida no presente trabalho, ou seja, de 62,44% (LIMA; RAMALHO; ABREU, 2012). O ganho esperado com a seleção envolvendo todas as progênes e selecionando as 10% com menor PGGV foi de -60,5%.

Um dos objetivos desse trabalho era verificar qual dos dois caracteres avaliados possibilitaria maior eficiência na seleção. A estimativa da correlação entre eles foi praticamente nula quando se empregou plantas individuais e maiores com progênes ( $r = -0,5$ ). Em função desse último resultado, pode-se inferir que quanto maior a espessura de casca das vagens, menor é a germinação. A resposta correlacionada pela seleção em ECV e ganho esperado em PGGV foi inferior à diretamente realizada no caráter, mas ainda expressiva.

Do exposto, considerando que nas duas metodologias tem-se dificuldade semelhante de avaliação, a utilização do teste de germinação nas vagens, em princípio, se mostrou mais promissora. Infelizmente a dificuldade é grande em mostrar que esse caráter reflete a tolerância à alta umidade sob condição de campo, sobretudo pela dificuldade de se ter precisão nas avaliações nessa última condição.

## 6 CONCLUSÕES

O controle genético da espessura da casca das vagens é devido a alelos com efeito predominante aditivo, já a porcentagem de germinação dos grãos ainda nas vagens mostrou tanto efeitos aditivos como dominantes.

A precisão na avaliação de espessura da casca das vagens utilizando plantas individuais ou com progênes é semelhante,  $h^2$  acima de 60%. A porcentagem de germinação dos grãos nas vagens é menos precisa quando se utiliza plantas individuais ( $h^2 = 12,55\%$ ) do que se empregando progênes ( $h^2 = 77\%$ ).

Utilizando progênes constatou-se que existe associação negativa ( $r = -0,5$ ) entre a espessura da casca das vagens e a porcentagem de germinação. Isso contribui para que a resposta correlacionada pela seleção em ECV fosse inferior ao ganho direto no caráter PGGV, porém mesmo assim expressiva.

## REFERÊNCIAS

ARANTES, L. O.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Genetic control of incompatibility in crosses of andean and mesoamerican common bean cultivars. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 3, p. 978-980, maio/jun 2008.

ARAUJO, G. A. de A.; FERREIRA, A. C. de B. Manejo do solo e plantio. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Ed.). **Feijão**. 2. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2006. p. 87-114.

ARAUJO, P. A. et al. Mapping of a novel viviparous unstable mutante of maize. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 20, n. 1, p. 71-74, Mar. 1997.

BAILEY, P. C. et al. Genetic map locations for orthologous *vp1* genes in wheat and rice. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 98, n. 2, p. 281-284, Feb. 1999.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2. ed. Woodbury: Stemma, 2010.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M. **Seeds: physiology of development and germination**. New York: Plenum, 1994.

BITOCCHI, E. et al. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of American**, Washington, v. 109, n. 14, p. E788-E796, Apr. 2012.

BLACK, M.; BEWLEY, J. D.; HALMER, P. **The encyclopedia of seeds: science, technology and uses**. Wallingford: CAB International, 2006.

BOESEWINKEL, F. D.; BOUMAN, F. The seed: structure and function. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Dekker, 1995. p. 1-24.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Regras para análise de sementes**. Brasília: Mapa, 2009.

BROUGHTON, W. J. et al. Beans (*Phaseolus*spp.) – model food legumes. **Plant and Soil**, The Hague, v. 252, n. 1, p. 55-128, May 2003.

COMAI, L. et al. Expression of a Brassica napus malate synthase gene in transgenic tomato plants during the transition from late embryogeny to germination. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 98, n. 1, p. 53-61, Jan. 1992.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira de grãos: sexto levantamento: safra 2013/2014**. Brasília: Conab, 2014.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético: volume 1**. 4. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2012.

DEBOUCK, D. G.; GEPTS, P. Origin, Domestication and Evolution of the Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: SCHOONHOVEN, A.; VOYSEST, O. **Common beans: research for crop improvement**. Colombia: CIAT, 1991. p. 7-53.

DEBOUCK, D. G.; HIADALGO, R. Morfología de la planta de frijol comum. In: LÓPEZ, M.; FERNANDÉZ, F.; SCHOONHOVEN, A. **Frijol: investigación y producción**. Colombia: CIAT. 1985. p. 7-42.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. Malaya: Pearson, 1996.

FLINTHAM, J. E. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat. **Seed Science Research**, Wallingford, v. 10, n. 1, p. 43-50, Mar. 2000.

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**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 451-468, Oct./Dec. 1986.

GEPTS, P.; BLISS, F. A. Phaseolin variability among wild and cultivated Common Beans (*Phaseolus vulgaris*) from Colombia. **Economic Botany**, Bronx, v. 40, n. 4, p. 469-478, Oct./Dec. 1986.

GROOS, C. et al. Study of the relationship between pre-harvest sprouting and grain color by quantitative trait loci analysis in a white X red grain bread- wheat cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 104, n. 1, p. 39-47, Jan. 2002.

GUBLER, F.; MILLAR, A. A.; JACOBSEN, J. V. Dormancy release, ABA and pre- harvest sprouting. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 8, n. 2, p. 183-187, Apr. 2005.

GUTIERREZ, L. et al. Combined networks regulating seed maturation. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 12, n. 7, p. 294-300, July 2007.

KARSSSEN, C. M. Hormonal regulation of seed development, dormancy, and germination studied by genetic control. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Dekker, 1995. p. 333-350.

KERMODE, A. R. Regulatory mechanisms involved in the transition from seed development to germination. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 9, n. 2, p. 155-195, 1990.

KNAPP, S. J.; STROUP, W. W.; ROSS, W. M. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 1, p. 192-194, Jan. 1985.

KOINANGE, E. M. S.; SINGH, S. P.; GEPTS, P. Genetic control of domestication syndrome in common-bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1037-1045, July 1996.

LAN, X. J. et al. Identification of seed dormancy on chromosome 2BS from wheat cv. **African Journal of Agricultural Research**, Netherlands, v. 7, n. 46, p. 6191–6196, Dec. 2012.

LI, C. D. et al. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison. **Functional & Integrative Genomics**, Berlin, v. 4, n. 2, p. 84–93, May 2004.

LIMA, K. L.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Seleção de linhagens de feijão com tolerância a alta umidade no momento da colheita. **Ciência e Agrotecnologia**. Lavras, v. 37, n. 2, p. 152-158, mar./abr. 2012.

MARCOS-FILHO, J. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: Editora da Fealq, 2005.

MCCARTY, D. R. et al. The viviparous I developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. **Cell**, Cambridge, v. 66, n. 5, p. 895-905, Sept. 1991.

NANNI, L. et al. Nucleotide diversity of a genomic sequence similar to SHATTERPROOF (PvSHP1) in domesticated and wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 123, n. 8, p. 1341-1357, Dec. 2011.

NEUFFER, G. N.; COE, E. H.; WESSLER, S. R. **Mutants of maize**. New York: Cold Spring Harbor Laboratory, 1997.

PRYKE, P. I. Dormancy failure in bean seeds. **Annual Report**, New York, n. 21, p. 24-25, Mar. 1978a.

PRYKE, P. I. The genetic base of vivipary in *Phaseolus vulgaris*. **Annual Report**, New York, n. 21, p. 40-41, Mar. 1978b.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: Editora da UFLA, 2012b.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Genética na agropecuária**. 5. ed. rev. Lavras: Editora da UFLA, 2012a.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. de. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 3. ed. Lavras: Editora da UFLA, 2012.

RIKIISHI, K.; MAEKAWA, M. Characterization of a novel wheat (*Triticum aestivum* L.) mutant with reduced seed dormancy. **Journal of Cereal Science**, v. 51, n. 3, p. 292–298, May 2010.

SANTOS, J. B.; GAVILANES, M. L. Botânica. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Ed.). **Feijão**. 2. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2006. p. 41-65.

SETIA, R. C.; SETIA, N.; MALIK, C. P. The podwall structure and function in relation to seed development in some legumes. **Phyton**, Áustria, v. 27, n. 2, p. 205-220, Nov. 1987.

SHII, C. T. et al. Expression of developmental abnormalities in hybrids of *Phaseolus vulgaris* L. interaction between temperature and allelic dosage. **The Journal of Heredity**, Washington, v. 71, n. 4, p. 218-222, 1980.

SINGH, S. P. Bean genetics. In: SCHOONHOVEN, A.; VOYSEST, O. **Common beans: research for crop improvement**. Colombia: CIAT, 1991. p. 199-286.

SINGH, S. P.; GUTIERREZ, J. A. Geographical distribution of the DL1 and DL2 genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. **Euphytica**, Wageningen, v. 33, n. 2, p. 337-345, June 1984.

SOCIEDADE NACIONAL DE AGRICULTURA. **Safra de feijão é insuficiente para atender o consumo**. Rio de Janeiro: Sociedade Nacional de Agricultura, 2011. Disponível em: <<http://sna.agr.br/safra-de-feijao-e-insuficiente-para-atender-ao-consumo/>>. Acesso em: 20 mar. 2014.

SOUZA, C. M. A. de.; QUEIROZ, D. M. de.; PINTO, F. de A. de C. Colheita de feijão. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J.; BOREM, A. (Ed.). **Feijão**. 2. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2006. p. 530-571.

STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H.; DICKEY, D. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3. ed. Boston: McGraw Hill, 1997.

SUZUKI, M. et al. The maize viviparous 15 locus encodes the molybdopterin synthase small subunit. **The Plant Journal**, Oxford, v. 45, n. 2, p. 264-274, Jan. 2006.

TAN, M. K. et al. Genetics of grain dormancy in a white wheat. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 57, n. 11, p. 1157-1165, Oct. 2006.

TEKRONY, T. M.; EGLI, D. B. Accumulation of seed vigour during development and maturation. In: ELLIS, R. H. et al. (Ed.). **Basic and applied aspects of seed biology**. Dordrecht: Kluwer Academic, 1997. p. 369-384.

THOMAS, T. L.; VIVEKANANDA, J.; BOGUE, M. A. ABA regulation of gene expression in embryos and mature plants. In: DAVIES, W. J.; JONES, H. G. (Ed.). **Abscisic acid physiology and biochemistry**. Oxford: Bios Scientific, 1991. p. 125-135.

VIEIRA, E. H. N.; RAVA, C. A. **Sementes de feijão**: produção e tecnologia. Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2000.

WANDER, A. E. Cultivo do feijão irrigado na região Noroeste de Minas Gerais. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2005.

WILSON, G. F.; RHODES, A. M.; DICKINSON, D. B. Some physiological effects of viviparous genes *vp*, and *vp5* on developing maize kernel's. **Plant Physiology**, Washington, v. 52, n. 4, p. 350-356, Oct. 1973.

YUSTE-LISBONA, F. J. et al. Genetic variation underlying pod size and color traits of common bean depends on quantitative trait loci with epistatic effects. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 33, n. 4, p. 939-952, Apr. 2014.

ZERBINATTI, P. C. G. et al. Germinação das sementes nas vagens em diferentes genótipos de feijoeiro do grupo comercial cores. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 8., 2005, Goiânia. **Anais...** Santo Antônio do Goiás: Embrapa, 2005. p. 470-473.

ZHANG, Y. et al. Cloning of seed dormancy genes (*TaSdr*) associated with tolerance to pre-harvest sprouting in common wheat and development of a functional marker. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 127, n. 4, p. 855-866, Apr. 2014.

ZIMMER, P. D. Fundamentos da qualidade da semente. In: PESKE, S. T.; VILLELA, F. A.; MENEGHELLO, G. E. **Sementes**: fundamentos científicos e tecnológicos. 3. ed. rev. e ampl. Pelotas: Editora da UFPEL, 2012. p. 105-160.