

ANDRÉ RICARDO GOMES BEZERRA

**CAPACIDADE COMBINATÓRIA ENTRE PROGENITORES, CONTROLE
GENÉTICO E SELEÇÃO, VIA MODELOS MISTOS, DE POPULAÇÕES
SEGREGANTES DE SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal de
Viçosa, como parte das exigências do Programa
de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção
do título de *Doctor Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2017

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

B574c
2017 Bezerra, André Ricardo Gomes, 1988-
Capacidade combinatória entre progenitores, controle genético e seleção, via modelos mistos, de populações segregantes de soja / André Ricardo Gomes Bezerra. – Viçosa, MG, 2017.

xii, 79f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Tuneo Sedyama.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Soja - Melhoramento genético. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Fitotecnia. Programa de Pós-graduação em Fitotecnia. II. Título.

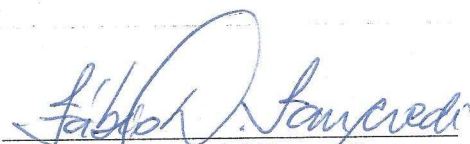
CDD 22 ed. 633.343

ANDRÉ RICARDO GOMES BEZERRA

**CAPACIDADE COMBINATÓRIA ENTRE PROGENITORES, CONTROLE
GENÉTICO E SELEÇÃO, VIA MODELOS MISTOS, DE POPULAÇÕES
SEGREGANTES DE SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal de
Viçosa, como parte das exigências do Programa
de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção
do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 03 de julho de 2017.


Fábio Daniel Tancredi


Gilberto Chohaku Sedyama


Cosme Damião Cruz
(Coorientador)


Felipe Lopes da Silva
(Coorientador)


Tuneo Sedyama
(Orientador)

A Deus pela cessão da vida, pelo maravilhoso amor e graça.

Aos meus Pais, Clarissimo Rodrigues Gomes (Dingo) e Maria Messias Bezerra Gomes, por terem sido carinhosos, incentivadores, amorosos e principalmente, por nunca questionarem minha capacidade. MINHA GRATIDÃO.

Aos meus irmãos Gildásio, José Marques, Leomarques, Maiza (minha segunda mãe), Mara e Almir, enfim, a toda minha família que sempre acreditou na educação como elemento formador do ser humano.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus, acima de tudo.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia e ao Departamento de Fitotecnia pela oportunidade de realização desse curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos, imprescindível para a realização do trabalho.

À Fundação MS, pelo reconhecimento e incentivo a qualificação profissional.

Ao professor Tuneo Sedyama, pela orientação, pelo empenho, pelos ensinamentos, pelos conselhos, pela amizade e confiança;

Aos professores Felipe Lopes da Silva e Cosme Damião Cruz, pela coorientação, e pelos preciosos e fundamentais comentários, que foram primordiais para o sucesso desta pesquisa.

Ao professor Pedro Crescêncio de Souza Carneiro pelas sugestões que contribuíram para o direcionamento da pesquisa.

Ao professor Marcos Deon Vilela de Resende, pelas preciosas contribuições no desenvolvimento de ferramentas estatísticas e computacionais que permitiram o enriquecimento do estudo.

À minha namorada Camilla pelo amor, carinho, amizade e, principalmente, pela paciência.

Aos meus amigos e colegas de trabalho Francisco Charles, Amilton Ferreira, Marcos Moraes, Daniele Piano Rosa, Danúbia Nobre, Guilherme de Sousa Paula, Alison Santos Waggner Gomes Palharini, Stênio Andrey Guedes Dantas e Haroldo Rodrigues pela contribuição incessante na realização deste trabalho e pela amizade que construímos durante a estadia em Viçosa.

Aos funcionários Tatiani e Lídia (Secretaria da Pós-Graduação), José Bernardo e José Cupertino (Laboratório de melhoramento genético de soja), Paulo Daniel (*In memoriam*,

Laboratório de sementes de soja), José Custódio (Laboratório de rotina de sementes) e Paulo Paiva (Coordenador do Campo Experimental Prof. Diogo Alves de Mello).

Aos amigos Paulo Ciclone e Marco Pereira (Iuiu), Thiago Rodrigues e Miquéias Oliveira, com quem dividi moradia durante boa parte da minha permanência em Viçosa.

Aos estagiários do Programa Soja, Sandro Ferreira, Thiago Rodrigues, João Pedro Storani, Rodrigo Viana, João Pedro Ambrósio, Rafaela Gatto, Júnior Cherigath, Lucas Ferreira, Joana Missio, Yuri Matsubara e Antônio Bizão, pelo companheirismo e amizade durante essa jornada.

A todos que de forma direta ou indireta contribuíram para a realização desse trabalho.

“Pensar é o trabalho mais pesado que há, e talvez seja essa a razão para tão poucos se dedicarem a isso”.

Henry Ford

“...os homens perdem a saúde para juntar dinheiro, depois perdem o dinheiro para recuperar a saúde. E por pensarem ansiosamente no futuro esquecem do presente de forma que acabam por não viver nem no presente nem no futuro. E vivem como se nunca fossem morrer...e morrem como se nunca tivessem vivido”.

Dalai Lama

BIOGRAFIA

ANDRÉ RICARDO GOMES BEZERRA, filho de Clarissimo Rodrigues Gomes e Maria Messias Bezerra Gomes, nasceu em Guanambi – Bahia, em 17 de maio de 1988.

No ano de 2005 concluiu o ensino médio em concomitância com o curso de Técnico Agrícola pela Escola Agrotécnica Federal Antônio José Teixeira, atual Instituto Federal de Educação Baiano, *Campus Guanambi*.

Iniciou o Curso de Engenharia Agrônômica em Setembro de 2006, na Universidade do Estado da Bahia – UNEB, *Campus IX*, em Barreiras-BA, concluindo em julho de 2011. Na Universidade desenvolveu e participou de vários projetos de pesquisa, ensino e extensão. Dentre eles, a implantação da Empresa Júnior do curso, onde ocupou o cargo de Diretor-Presidente até junho de 2011.

Em fevereiro de 2012, iniciou, na Universidade Federal de Viçosa, o curso de Mestrado no Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, submetendo-se à defesa de dissertação em 17 de julho de 2013. No mês de agosto do mesmo ano ingressou no curso de Doutorado pelo mesmo Programa de Pós-Graduação.

No mês de dezembro de 2016 foi aprovado, por meio de seleção pública, e contratado como pesquisador de Fitotecnia/Soja na Fundação MS, em Maracaju-MS.

Submeteu-se à defesa de Tese no dia 03 de julho de 2017.

SUMÁRIO

RESUMO	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS	3
CAPÍTULO 1 - CAPACIDADE COMBINATÓRIA ENTRE PROGENITORES DE SOJA PARA PRECOCIDADE E PRODUÇÃO DE GRÃOS	5
RESUMO	5
INTRODUÇÃO	6
MATERIAL E MÉTODOS	7
RESULTADOS E DISCUSSÃO	9
CONCLUSÕES	18
REFERÊNCIAS	18
CAPÍTULO 2 - CONTROLE GENÉTICO DA PRECOCIDADE E PRODUÇÃO DE GRÃOS EM SOJA POR MEIO DA METODOLOGIA DE HAYMAN	21
RESUMO	21
INTRODUÇÃO	22
MATERIAL E MÉTODOS	23
RESULTADOS E DISCUSSÃO	27
CONCLUSÕES	41
REFERÊNCIAS	41
CAPÍTULO 3 - SELEÇÃO ENTRE E DENTRO DE POPULAÇÕES SEGREGANTES DE SOJA VIA BLUP INDIVIDUAL SIMULADO (BLUPIS)	44
RESUMO	44
INTRODUÇÃO	44
MATERIAL E MÉTODOS	46
RESULTADOS E DISCUSSÃO	50
CONCLUSÕES	60
REFERÊNCIAS	61
CAPÍTULO 4 - ÍNDICE DE SELEÇÃO BLUP COM PROGENITORES E POPULAÇÕES F ₂ EM SOJA	64
RESUMO	64
INTRODUÇÃO	65
MATERIAL E MÉTODOS	66
RESULTADOS E DISCUSSÃO	69

CONCLUSÕES	77
REFERÊNCIAS	77

RESUMO

BEZERRA, André Ricardo Gomes, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2017. **Capacidade combinatória entre progenitores, controle genético e seleção, via modelos mistos, de populações segregantes de soja.** Orientador: Tuneo Sedyama. Coorientadores: Cosme Damião Cruz e Felipe Lopes da Silva.

A eficiência na escolha dos genitores que, ao serem cruzados, produzam híbridos e, posteriormente, populações segregantes promissoras, é fator determinante para o sucesso de um programa de melhoramento genético. Várias técnicas têm sido propostas com o intuito de aumentar a probabilidade de obtenção de populações segregantes superiores e os ganhos com a seleção nas primeiras etapas do programa de melhoramento. Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram: I) Determinar a capacidade geral e específica de combinação de seis progenitores de soja, visando identificar aqueles promissores e suas melhores combinações para o desenvolvimento de linhagens superiores para precocidade e produção de grãos, bem como, a melhor época de avaliação; II) Estudar os aspectos genéticos relacionados à precocidade e produção de grãos em gerações iniciais de soja, durante duas épocas do ano; III) Avaliar a adequação da metodologia BLUP individual simulado (BLUPIS) na seleção dentro de populações segregantes de soja; e IV) Descrever novos índices de seleção que podem ser aplicados nas situações em que são avaliados, simultaneamente, populações F_2 e seus progenitores, e prever o ganho genético pela seleção das melhores populações para precocidade e produção de grãos. Seis cultivares comerciais de soja ((MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR, SYN9078RR, TMG801 e MSOY9144RR) foram cruzadas em esquema de dialelo completo, sem recíprocos, obtendo-se assim 15 híbridos. Os seis progenitores e seus 15 híbridos (21 tratamentos) foram avaliados em casa de vegetação durante o inverno de 2014 e verão 2014/15. Um segundo experimento foi conduzido à campo, em Viçosa-MG, no ano agrícola 2014/2015, onde foram avaliados progenitores e suas populações segregantes (F_2), obtendo-se informações a nível de indivíduo. Na primeira parte do estudo observou-se que as interações capacidade geral de combinação x Época e capacidade específica de combinação x Época não podem ser desconsideradas na avaliação de cruzamentos dialélicos em soja. Os cruzamentos mais promissores para a extração de linhagens superiores são: RSF6563IPRO x MSOY9144RR e SYN9078RR x MSOY9144RR para dias para maturação, TMG123RR x MSOY9144RR e SYN9078RR x MSOY9144RR para número de dias para maturação, e RSF6563IPRO x SYN9078RR, MSOY6101 x MSOY9144RR e TMG123RR x TMG801 para produção de grãos. Na

segunda parte foi constatado que os efeitos gênicos aditivos e de dominância foram importantes no controle genético do número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos por planta. O número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos nas gerações F_1 , no inverno e verão, e F_2 no verão são determinados por alelos dominantes. Constatou-se dominância parcial preponderante para todos os caracteres na geração F_1 e sobredominância na geração F_2 . A terceira parte demonstrou que houve concordância plena entre as metodologias BLUP individual simulado (BLUPIS) e BLUP individual (BLUPI) apenas para a produção de grãos. O BLUPIS apresentou melhor desempenho quando empregada na seleção de caracteres de controle genético quantitativo. Além disso, quando comparado ao BLUP individual (BLUPI), apresenta a vantagem de não selecionar indivíduos nas famílias que apresentaram desempenho inferior à média geral. O BLUPIS contribui para a seleção de indivíduos em números representativos das melhores populações, como consequência, pode proporcionar substancial ganho para programas de melhoramento genético da soja. Por fim, na quarta etapa do estudo a aplicação de índices de seleção mostrou-se mais eficiente que a seleção baseada nos valores genéticos aditivos de população. A inclusão da informação dos progenitores e a variância dentro de população aumentou a expectativa de ganhos para todos os caracteres estudados. Os ganhos genéticos para a produção de grãos podem alcançar até 12% e 32%, com a seleção entre e dentro da população, via índice com informação de variabilidade dentro de população. A seleção entre populações pode proporcionar ganhos genéticos da ordem de 12% para redução do tempo florescimento e 7% para redução do tempo para a maturação. O índice que inclui os valores genotípicos de progenitores e de populações F_2 foi a melhor estratégia para aumentar os ganhos com a seleção.

ABSTRACT

BEZERRA, André Ricardo Gomes, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2017. **Combining ability of parents, genetic control and selection by mixed models in soybean segregating populations.** Adviser: Tuneo Sedyama. Co-Advisers: Cosme Damião Cruz and Felipe Lopes da Silva.

The efficiency in the choice of the parents whom, when crossed, produce hybrids and, later, promising segregating populations, is a determining factor for the success of a breeding program. Several techniques have been proposed with the aim of increasing the probability of obtaining superior segregating populations and the gains from selection in the first stages of the breeding program. In view of the above, the objectives of the present study were: I) To determine the general and specific combining ability of six soybean parents in order to identify those promising and their best combinations for the development of superior lines for precocity and grain production, as well as , the best time of evaluation; II) To study the genetic aspects related to the precocity and grain yield in initial generations of soybean, during two seasons of the year; III) To evaluate the suitability of the individual BLUP methodology (BLUPIS) in the selection within segregating soybean populations; and IV) To describe new selection indices that can be applied in the situations in which F2 populations and their progenitors are simultaneously evaluated, and to predict the genetic gain by selecting the best populations for precocity and grain yield. Six commercial soybean cultivars (MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR, SYN9078RR, TMG801 and MSOY9144RR) were crossed in complete, non-reciprocal diallel scheme, thereby obtaining 15 hybrids. The six parents and their 15 hybrids (21 treatments) were evaluated in a greenhouse during the winter of 2014 and summer of 2014/15. A second experiment was conducted in the field, in Viçosa-MG, in the crop season 2014/2015, where the parents and their segregating populations (F2) were evaluated, obtaining information at the individual level. In the first part of the study it was observed that the interactions general combining capacity x Time and specific capacity of combination x Epoch can not be disregarded in the evaluation of diallel crosses in soybean. The most promising crosses for the extraction of superior lines are: RSF6563IPRO x MSOY9144RR and SYN9078RR x MSOY9144RR for days for maturation, TMG123RR x MSOY9144RR and SYN9078RR x MSOY9144RR for number of days for maturation, and RSF6563IPRO x SYN9078RR, MSOY6101 x MSOY9144RR and TMG123RR x TMG801 for grain yield. In the second part, it was verified that the additive and dominance gene effects were important in the genetic control

of the number of days for flowering and maturation, and grain yield per plant. The number of days for flowering and maturation, and grain yield in F1, in the winter and summer, and F2 in summer are determined by dominant alleles. The preponderant partial dominance was found for all traits in the F1 generation and overdominance in the F2 generation. The third part showed that there was full agreement between BLUP individual and BLUPI methodologies (BLUPI) only for grain yield. The BLUPIS presented better performance when used in the selection of quantitative genetic control characters. Moreover, when compared to individual BLUP (BLUPI), it has the advantage of not selecting individuals in the families that presented performed below the general average. BLUPIS contributes to the selection of individuals in representative numbers of the best populations, as a consequence, it can provide substantial gain for soybean breeding programs. Finally, in the fourth stage of the study, the application of selection indexes proved to be more efficient than the selection based on the genetic additive values of the population. The inclusion of the parents' information and the variance within the population increased the expectation of gains for all the traits studied. Genetic gains for grain yield can reach up to 12% and 32%, with selection between and within the population, via index with variability information within population. The selection among populations can provide genetic gains of the order of 12% to reduce flowering time and 7% to reduce the time to maturation. The index that includes the genotypic values of parents and F2 populations was the best strategy to increase the gains with the selection.

INTRODUÇÃO GERAL

O melhoramento genético da soja é um processo contínuo de desenvolvimento de novas cultivares. Para tanto, os programas de melhoramento são assentados em objetivos gerais e específicos e visam a solução das limitações reais ou potenciais das cultivares frente aos fatores bióticos e abióticos que interferem na produção da cultura (ALMEIDA et al., 1999). De maneira geral, um programa de melhoramento começa com a seleção de parentais para realizar hibridações biparentais. Estas são realizadas para ampliar a variabilidade genética intraespecífica (BAENZIGER et al., 2006). Esse processo é comumente usado por melhoristas visando à recombinação gênica entre diferentes genótipos para a obtenção de plantas que reúnam melhores características agronômicas e/ou industriais.

A eficiência na escolha dos progenitores que, ao serem cruzados, produzam híbridos e, posteriormente, populações segregantes promissoras, é fator determinante para o sucesso de um programa de melhoramento. Várias técnicas têm sido propostas com o intuito de aumentar a probabilidade de obtenção de populações segregantes superiores e, dentre estas, o cruzamento dialélico tem sido amplamente utilizado para seleção de progenitores (DARONCH et al., 2014).

A partir do cruzamento dialélico é possível estimar a capacidade geral de combinação (CGC) e a capacidade específica de combinação (CEC). Altas estimativas da CGC, positivas ou negativas, indicam que o progenitor em questão é muito superior ou inferior aos demais progenitores do dialelo, baseado no comportamento médio dos cruzamentos (CRUZ et al., 2012). A CEC está relacionada as interações não aditivas, o que caracteriza a complementação entre os genitores, em relação às frequências dos alelos nos locos com alguma dominância, o que contribui para a indicação da combinação híbrida promissora.

A grande maioria dos caracteres de importância econômica, como a produção de grãos, em soja, é do tipo quantitativo, ou seja, há vários genes envolvidos no seu controle genético. Todavia, o efeito do ambiente é um grande perturbador nos estudos de caracteres quantitativos, necessitando assim, do acúmulo de informações para a obtenção de dados seguros para serem utilizados no melhoramento genético. Em relação à precocidade, na literatura é possível encontrar, até o momento, a descrição de dez genes que controlam o florescimento e a maturidade em soja (ZHAO et al., 2016). Logo, o conhecimento dos mecanismos de controle genético desses caracteres pode auxiliar o

melhorista a adotar as melhores estratégias de seleção. A análise dialélica segundo Hayman (1954) fornece informações sobre o mecanismo básico da herança do caráter em estudo, dos valores genéticos dos progenitores utilizados e dos limites teóricos de seleção.

A fase intermediária de um programa de melhoramento correspondente ao avanço das gerações de endogamia por métodos rotineiros, com a finalidade de desenvolver genótipos homozigotos (ALMEIDA et al., 1999). Todavia, o avanço das gerações de endogamia tem como desvantagens o aumento do número de anos de cada ciclo do programa de melhoramento e a demanda adicional de recursos humanos e financeiros. Essas limitações poderiam ser contornadas pela escolha eficaz dos parentais e pela avaliação e seleção dos genótipos promissores logo nas gerações iniciais (F_1 , F_2 e F_3). Desta forma, somente os genótipos selecionados seriam avançados até originarem linhagens superiores (LOPES et al., 2002).

Normalmente a seleção de genótipos é realizada com base nos valores fenotípicos, aos quais confundem os valores genotípicos e ambientais (PINHEIRO et al., 2013). Assim, o uso de metodologias com maior acurácia estatística é uma alternativa, principalmente quando se trabalha com características com ampla variabilidade genética (CARGNIN et al., 2008; ANDRADE et al., 2016). A melhor predição não viesada (BLUP), proposta por Handerson (1985) com uso de componentes de variância estimados via máxima verossimilhança restrita (REML) (Patterson e Thompson, 1971) representam potencial avanço no melhoramento de culturas anuais. O uso de modelos mistos do tipo REML/BLUP é fundamental para a predição de valores genéticos aditivos e genotípicos, tanto intra quanto interpopulacionalmente (RESENDE, 2000). Essa abordagem permite a predição acurada e não viesada dos valores genéticos, propicia informações específicas sobre o mérito da progênie e de indivíduos nas progênies, com vantagem para experimentos desbalanceados.

No melhoramento de plantas autógamas, como a soja, a seleção tem sido realizada a partir da avaliação de progênies $F_{2.4}$ ou gerações mais avançadas (RAMALHO et al., 2012). Além disso, os procedimentos de seleção têm tomando como referência apenas a última geração em que as progênies foram avaliadas. Segundo Resende et al. (2015) a seleção poderia ser feita usando a informação de gerações anteriores. Alguns índices foram propostos com esse objetivo (WRICKE e WEBER, 1986; RESENDE, 2002; RESENDE et al., 2015; 2016). Entretanto, não há referência de um índice específico para seleção de populações F_2 que, geralmente, tem sido realizada apenas com as informações de populações, ignorando-se as informações de progenitores.

Diante do exposto, os objetivos do presente trabalho foram:

- 1 - Determinar a capacidade geral e específica de combinação de seis progenitores de soja, visando identificar aqueles promissores e suas melhores combinações para o desenvolvimento de linhagens superiores para precocidade e produção de grãos, bem como, a melhor época de avaliação.
- 2 - Estudar os aspectos genéticos relacionados à precocidade e produção de grãos em gerações iniciais de soja, durante duas épocas do ano.
- 3 - Avaliar a adequação da metodologia BLUP individual simulado (BLUPIS) na seleção dentro de populações segregantes de soja.
- 4 - Descrever novos índices de seleção que podem ser aplicados nas situações em que são avaliados, simultaneamente, populações F₂ e seus progenitores, e prever o ganho genético pela seleção das melhores populações para precocidade e produção de grãos.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, A.C.B.; SILVA, A.J.; FERRAUDO, A.S.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; DI MAURO, A.O. Strategies for selecting soybean genotypes using mixed models and multivariate approach. *African Journal of Agricultural Research*, v. 11, n.1, p. 23-31, 2016.
- ALMEIDA, L.A; KIIHL, R.A.S.; MIRANDA, M.A.C.; CAMPELO, G.J.A. Melhoramento da soja para regiões de baixas latitudes. In: QUEIRÓZ, M.A.; GOEDERT, C.O.; RAMOS, S.R.R. (ed.). Recursos genéticos e melhoramento de plantas para o nordeste brasileiro. (on line). Versão 1.0. Petrolina-PE: Embrapa Semi-Árido / Brasília-DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 1999.
- BAENZIGER, P.S.; RUSSELL, W.K.; GRAEF, G.L.; CAMPBELL, B.T. Improving lives: 50 years of crop breeding, genetics, and cytology (C-1). *Crop Science*, v. 46, p. 2230-2244, 2006.
- CARGNIN, A.; SOUZA, M.A. de; FRONZA, V. Progress in breeding of irrigated wheat for the Cerrado region of Brazil. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 8, p.39-46, 2008.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. 4. ed. Viçosa: Editora UFV, 2012. v. 1, 514p.
- DARONCH, D.J.; PELUZIO, J.M.; AFFÉRI, F.S.; NASCIMENTO, M.O. Capacidade combinatória de cultivares de soja em F₂, sob condições de cerrado tocantinense. *Biosci. Journal*, v. 30, supplement 2, p. 688-695, 2014.

- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, v. 39, p. 789-809, 1954.
- HENDERSON, C.R. Best linear unbiased prediction of non-additive genetic merits in non-inbred populations. *J Anim Sci.*, v. 60, p.111-117, 1985.
- LOPES, A.C.A.; VELLO, N.A.; PANDINI, F.; ROCHA, M.M.; TSUTSUMI, C.Y. Variabilidade e correlações entre caracteres em cruzamentos de soja. *Scientia Agricola*, v. 59, n. 2, p.341-348, 2002.
- PATTERSON, H.D.; THOMPSON, R. Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika*, v. 58, p.545-554, 1971.
- PINHEIRO, L.C. de M.; GOD, P.I.V.G.; FARIA, V.R.; OLIVEIRA, A.G.; HASUI, A.A.; PINTO, E.H.G.; ARRUDA, K.M.A.; PIOVESAN, N.D.; MOREIRA, M.A. Parentesco na seleção para produtividade e teores de óleo e proteína de soja via modelos mistos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 48, p. 1246-1253, 2013.
- RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; SANTOS, J.B.; NUNES, J.A.R. Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas. 1ª ed, Lavras: Ed. UFLA, 2012. 522p.
- RESENDE, M.D.V. Análise estatística de modelos mistos via REML/BLUP na experimentação em melhoramento de plantas perenes. Colombo: Embrapa Florestas, 2000. 101p. (Embrapa Florestas. Documentos, 47).
- RESENDE, M.D.V. Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, 2002.
- RESENDE, M.D.V., RAMALHO, M.A.P.; GUILHERME, S.R.; ABREU, A.F.B. Multigeneration index in the within progenies bulk method for breeding of self-pollinated plants. *Crop Science*, v. 55, p. 1202–1211, 2015.
- WRICKE, G.; W.E. WEBER. Quantitative genetics and selection in plant breeding. Berlin: De Gruyter, 1986.
- ZHAO, C.; TAKESHIMA, R.; ZHU, J.; XU, M.; SATO, M.; WATANABE, S.; KANAZAWA, A.; LIU, B.; KONG, F.; YAMADA, T.; ABE, J. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus E9 is a leaky allele of FT2a, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biology*, v. 16, p. 1-15, 2016.

CAPÍTULO 1 - CAPACIDADE COMBINATÓRIA ENTRE PROGENITORES DE SOJA PARA PRECOCIDADE E PRODUÇÃO DE GRÃOS

RESUMO

O sucesso de um programa de melhoramento genético é condicionado pela eficiência na escolha dos progenitores que resultem em populações segregantes promissoras. Os cruzamentos dialélicos têm sido amplamente utilizados para seleção de progenitores. Objetivou-se com o presente trabalho determinar a capacidade geral e específica de combinação de seis progenitores de soja, visando identificar aqueles promissores e suas melhores combinações para o desenvolvimento de linhagens superiores para precocidade e produção de grãos, bem como, a melhor época de avaliação. Seis parentais (MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR, SYN9078RR, TMG801 e MSOY9144RR) e seus 15 híbridos (21 tratamentos) foram avaliados em blocos casualizados com seis repetições, durante o inverno de 2014 e verão 2014/2015. Cada parcela consistiu de um vaso de 3 dm³ com uma planta. Os dados do número de dias para florescimento, número de dias para maturação e produção de grãos (g/planta) foram analisados usando o método 2 de Griffing, modelo 1 (pais e híbridos F₁'s). Os resultados obtidos nas duas épocas foram contrastantes, com o verão sendo mais favorável à redução do número de dias para maturação e aumento da produção de grãos por planta. As interações dos efeitos genéticos x ambientes não podem ser desconsideradas da avaliação de cruzamentos dialélicos. Os progenitores RSF6563IPRO e SYN9078RR apresentaram as maiores estimativas de capacidade geral de combinação favoráveis a redução do número de dias para florescimento. Para número de dias para maturação, as maiores magnitudes foram observadas para os progenitores MSOY6101 e MSOY9144RR, com sinal negativo e positivo, respectivamente. O progenitor TMG123RR teve a maior estimativa da capacidade geral combinatória para a produção de grãos. As maiores estimativas de capacidade específica de combinação para dias para florescimento e para maturação e produção de grãos foram observadas, respectivamente, nos cruzamentos SYN9078RR x MSOY9144RR, TMG123RR x MSOY9144RR e MSOY6101 x MSOY9144RR durante o verão.

Palavras chave: *Glycine max*, maturação precoce, habilidade combinatória.

INTRODUÇÃO

O melhoramento genético da soja é um processo contínuo de desenvolvimento de novas cultivares. Os programas de melhoramento são fundamentados em objetivos gerais e específicos e visam a superação das limitações reais ou potenciais das cultivares frente aos fatores bióticos e abióticos que interferem na produção da soja (Almeida et al. 1999). De maneira geral, um programa de melhoramento começa com a seleção de progenitores para realizar hibridações biparentais. Estas são realizadas para ampliar a variabilidade genética intraespecífica (BAENZIGER et al., 2006). Esse processo é comumente usado por melhoristas visando a recombinação gênica entre diferentes genótipos para a obtenção de plantas que reúnam os melhores fenótipos das características de importância.

O sucesso de um programa de melhoramento genético é condicionado pela eficiência na escolha dos progenitores que, ao serem cruzados, produzam híbridos e, posteriormente, populações segregantes superiores aos progenitores em média e variância (LOPES et al., 2001; PIMENTEL et al., 2013; DARONCH et al., 2014). Todavia, para se ter sucesso na escolha dos progenitores os objetivos devem ser claros e focado em um ou poucos caracteres, visto que a seleção simultânea para vários caracteres é praticamente impossível (RAMALHO et al., 2012). Várias técnicas têm sido propostas com o intuito de aumentar a probabilidade de obtenção de populações segregantes superiores e, dentre estas, o cruzamento dialélico tem sido amplamente utilizado (PIMENTEL et al., 2013; DARONCH et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2014; BI et al., 2015).

A partir dos cruzamentos dialélicos é possível estimar a capacidade geral (CGC) e específica (CEC) de combinação. Altas estimativas da CGC, quando positivas, indicam que o progenitor em questão é superior aos demais progenitores do dialelo, baseado no comportamento médio dos cruzamentos, e quando o sinal é negativo espera-se o oposto (CRUZ et al. 2012). Em outras palavras, a CGC corresponde à performance média de um genitor qualquer em suas combinações híbridas e está associada a genes de efeitos principalmente aditivos, além dos efeitos epistáticos aditivos x aditivos (DARONCH et al., 2014). Os efeitos gênicos aditivos são responsáveis pela proporção do caráter transmitida a cada geração, desta forma, são também responsáveis pelo desempenho das linhas em homozigose (RAMALHO et al., 1988).

Já a CEC depende dos efeitos gênicos não aditivos, ou seja, de interação alélica de dominância, o que caracteriza a complementação entre os progenitores, em relação às frequências dos alelos nos locos com alguma dominância (DARONCH et al., 2014).

Além disso, a CEC denota a diferença dos híbridos em relação ao comportamento médio dos progenitores (FERREIRA et al., 2002).

Lopes et al. (2001) verificaram que, para a produção de grãos, os efeitos de alta CEC ocorreu em cruzamentos entre progenitores contrastantes em termos de magnitude e sinal da CGC. Além disso, a contribuição do parâmetro CEC mostrou ser importante para a expressão da heterose, divergência parental e predição do potencial dos cruzamentos no desenvolvimento de linhagens superiores. Estudando a mesma característica, Daronch et al. (2014) chegaram à conclusão de qual combinação seria a mais indicada para gerar populações segregantes. Segundo Bertan et al. (2007) é essencial que os parentais utilizados nos cruzamentos tenham grau suficiente de capacidade de combinação para gerar linhas recombinantes com frequência elevada de alelos favoráveis.

Diante do exposto, objetivou-se com o presente trabalho determinar a capacidade geral e específica de combinação de seis progenitores de soja, visando identificar aqueles promissores e suas melhores combinações para o desenvolvimento de linhagens superiores para precocidade e produção de grãos, bem como, a melhor época de avaliação.

MATERIAL E MÉTODOS

Seis cultivares comerciais de soja foram cruzados em esquema de dialelo completo, sem recíprocos, obtendo-se assim 15 híbridos. Os cultivares escolhidas são contrastantes e pertencem a grupos de maturidade relativa (GMR) (Alliprandini et al., 2009) que abrange toda a área brasileira cultivada com soja (Tabela 1).

Tabela 1 - Caracterização das cultivares de soja utilizadas como progenitores nos cruzamentos dialélicos, para avaliação da capacidade geral e específica de combinação em Viçosa-MG.

Genitor	Tipo de crescimento	GMR	NGV	Folha
MSOY6101 (P1)	Indeterminado	6.1	2 a 3	Oval pontiaguda
RSF6563IPRO (P2)	Indeterminado	6.3	2 a 3	Ovalada
TMG123RR (P3)	Determinado	7.4	3 a 4	Lanceolada
SYN9078RR (P4)	Indeterminado	7.9	2 a 3	Oval pontiaguda
TMG801 (P5)	Determinado	8.2	2 a 3	Oval pontiaguda
MSOY9144RR (P6)	Determinado	9.1	2 a 3	Oval pontiaguda

GMR = grupo de maturidade relativa; NGV = variação no número médio de grãos por vagem.

Os seis progenitores e seus 15 híbridos (21 tratamentos) foram avaliados em casa de vegetação no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, localizado no Campus Universitário, em Viçosa-MG (latitude 20° 45' Sul e longitude 42° 52' Oeste, a 663 metros acima do nível do mar). Os experimentos foram conduzidos em duas épocas. Sendo o primeiro semeado em maio de 2014, caracterizando o período de inverno ou entressafra. A segunda semeadura foi realizada em novembro de 2014, caracterizando o período de verão.

Foi adotado o delineamento em blocos casualizados com seis repetições. Cada parcela consistiu de um vaso de 3 dm⁻³ com uma planta. O substrato utilizado foi uma mistura de solo e esterco bovino na proporção 3:1. As correções de pH e fertilidade do substrato e demais tratamentos culturais obedeceram às recomendações técnicas para a cultura.

As sementes foram tratadas com fungicida e inoculadas com *Bradyrhizobium japonicum* e, posteriormente semeadas em bandejas (42 × 28 × 10 cm de comprimento largura e profundidade, respectivamente) contendo areia lavada. Após a emergência, os híbridos foram identificados, por meio de marcadores morfológicos como a cor do hipocótilo, cor da pubescência e tipo de folha trifoliolada. Híbridos em que pelo menos um dos progenitores apresentavam genes de resistência ao herbicida Roundap Ready®, RR1 e RR2, foram selecionados pela aplicação de 2,0 L ha⁻¹ de glifosato, usando pulverizador de CO₂ com pressão de 2,0 Bar e equipado com barra de 0,5 m com duas pontas do tipo leque (Teejet TTI11002), que resultou na aplicação de volume de calda de 200 L ha⁻¹, no estágio vegetativo cotiledonar (VC). Após a seleção as plântulas confirmadas como híbridas foram transplantadas para os vasos.

Foram contabilizados o número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos (g/planta). O número de dias para florescimento correspondeu ao número de dias decorrentes entre a emergência e o surgimento da primeira flor em qualquer nó da haste principal, e o número de dias para maturação correspondeu ao número de dias decorridos entre a emergência e maturidade fisiológica da planta (FEHR e CAVINESS, 1977).

Os dados foram submetidos a análises de variâncias individuais e conjunta (inverno e verão). Posteriormente foi processada a análise dialélica conforme proposta por Griffing (1956), método 2, modelo 1 (pais e híbridos F₁'s) para determinar a CGC e CEC. Essa metodologia é baseada no seguinte modelo estatístico:

$$\bar{Y}_{ijk} = m + A_k + g_i + g_j + s_{ij} + Ag_{ik} + Ag_{jk} + AS_{ij} + \bar{\epsilon}_{ijk} \quad (1)$$

onde m é a média geral do dialelo; A_k é o efeito do ambiente (época); g_i e g_j são os efeitos da capacidade geral de combinação dos progenitores i e j , respectivamente; s_{ij} é o efeito da capacidade específica de combinação entre os progenitores i e j ; s_{ii} é o efeito da capacidade específica de combinação do parental i com ele mesmo; ϵ_{ijk} é o erro experimental médio; os demais parâmetros correspondem as interações dos efeitos (g_i , g_j e s_{ij}) com épocas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Com base nos resultados obtidos nas análises de variâncias individuais (Tabela 2) foi verificada significância ($P < 0,01$) para as principais fontes de variação (progenitores, cruzamentos e contraste), com exceção para o efeito de cruzamentos para a produção de grãos no período de inverno e o contraste para o número de dias para florescimento no inverno.

As médias de dias para florescimento e maturação no verão foram 25 e 9% inferior àquelas obtidas no inverno, respectivamente. Por outro lado, a produção de grãos no verão foi aproximadamente 220% maior que a média observada no inverno. Neste caso, tal resultado é esperado, pois no inverno o número de horas de luz diária é decrescente, resultando em plantas mais baixas e com menor número de nós na haste principal. No presente estudo, a altura média de plantas e número de nós foi 147 cm e 17, no verão, e 100 cm e 13, no inverno, respectivamente.

Em relação a precisão experimental, os erros, as causas aleatórias das características número de dias para maturação e produção de grãos foram superiores no experimento de verão, enquanto para dias para florescimento foi observado o oposto. Embora o coeficiente de variação, para a produção de grãos, no inverno, tenha sido a maior magnitude observada, os demais valores observados neste estudo estão em concordância com outros resultados apresentados na literatura (LOPES et al., 2001; GAVIOLI et al., 2006; DARONCH et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2014).

Tabela 2 - Resumo das análises de variância individuais para número de dias para florescimento (DF) e maturação (DM) e produção de grãos (P) em soja, durante duas estações do ano de 2014 (inverno e verão), em Viçosa-MG.

FV	GL	DF		DM		P	
		Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
Repetições	5	124,36	55,12	10,69	70,82	35,03	174,90
Tratamentos	20	58,77**	206,21**	20,24**	180,56**	21,96**	71,37**
Progenitores (P)	5	102,18**	417,71**	11,13*	470,32**	35,74**	53,18*
Cruzamentos (F1)	14	47,05**	178,37**	21,81**	80,47**	14,49ns	53,09**
P vs F1	1	6,23ns	88,54*	46,33*	133,41*	57,28*	417,81**
Resíduo	100	17,82	16,27	4,37	23,05	10,54	17,52
Média geral		57,56	45,67	118,25	108,53	10,32	23,05
Média dos pais		57,15	46,78	119,21	110,42	9,26	19,68
Média dos híbridos		57,64	45,47	117,87	108,15	10,75	23,73
CV(%)		7,54	8,80	1,77	4,41	31,44	18,55

ns = não significativo; ** e *, significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

Pela análise de variância conjunta, para as duas épocas (Tabela 3), foi evidenciado que todas as fontes de variação foram significativas ($P < 0,01$) para dias para florescimento e maturação, excetuando o contraste (progenitores vs cruzamentos) para dias para florescimento e a interação contraste x épocas para número de dias para maturação. Para produção de grãos foi observada significância ($P < 0,01$) para as fontes de variação época, tratamentos, contraste (progenitores vs cruzamentos) e interação contraste x época.

Apesar da ausência de significância da interação cruzamentos x épocas, apresentada na análise conjunta (Tabela 3), pode-se afirmar, com base nos resultados das análises individuais (Tabela 2), que houve interação entre os cruzamentos e épocas estudadas. Na Tabela 2 é possível verifica que o quadrado médio de cruzamentos para a produção de grãos foi não significativo no inverno ($P > 0,05$) e significativo no verão ($P < 0,01$). A ocorrência dessa interação, foi também, uma das possíveis causas da ausência de significância da fonte de variação cruzamentos na análise conjunta. O coeficiente de variação experimental da análise conjunta comprova a boa precisão experimental citada anteriormente.

Tabela 3 - Resumo das análises de variância conjunta (inverno e verão) para dias para florescimento (DF) e maturação (DM) e produção de grãos (P) em soja, durante duas estações do ano de 2014 (inverno e verão), em Viçosa-MG.

FV	GL	DF	DM	P
Épocas (E)	1	8584,34**	5633,62**	9448,55**
Tratamentos (T)	20	187,43**	105,58**	70,64**
Progenitores (P)	5	392,51**	261,04**	12,22ns
Cruzamentos (F1)	14	130,73**	45,57**	20,82ns
P vs F1 (C)	1	23,89ns	168,49**	110,32**
T x E	20	77,58**	95,35**	22,68ns
P x E	5	127,38**	220,42**	16,61ns
F1 x E	14	94,69**	56,70**	20,55ns
C x E	1	82,89*	11,14ns	82,89*
Resíduo	200	17,05	13,71	14,03
Média		51,62	113,40	16,68
CV (%)		7,99	3,26	22,77

ns = não significativo; ** e *, significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F, respectivamente.

Pela análise dialélica foi constatado que houve significância das fontes de variação capacidade geral (CGC) e específica (CEC) para as características estudadas (Tabela 4). A significância desses parâmetros evidencia a existência de variabilidade dos efeitos gênicos aditivos e não aditivos entre os genótipos avaliados (GRAVINA et al., 2003; GAVIOLI et al., 2008). Ademais, para todas as características estudadas, a CGC apresentou magnitude dos quadrados médios superior a CEC, indicando a predominância de efeitos gênicos aditivos na determinação destas em detrimento dos efeitos não aditivos. Bonato e Vello (1999) concluíram que o principal componente de variação genética na determinação do tempo para florescimento é aditivo. Os resultados obtidos neste estudo corroboram com aqueles reportados por Daronch et al. (2014) e Bi et al. (2015). Todavia, para o número de dias para maturação, os resultados encontrados no presente estudo contrariam aqueles obtidos por Gavioli et al. (2008), em que não constataram a significância dos efeitos não aditivos ou de dominância sobre essa característica.

A CGC é de grande importância para os melhoristas que trabalham com plantas autógamas. A presença de variância genética aditiva contribuirá para o progresso da seleção e estará presente nas gerações subsequentes. Além disso, CGC ocorre principalmente devido a variância aditiva e variância epistática aditiva x aditiva, enquanto a CEC depende da presença da variância genética de dominância (OLIVEIRA et al., 2014).

Tabela 4 - Análise dialélica conjunta de duas épocas (inverno e verão) para dias para florescimento (DF) e maturação (DM) e produção de grãos (P) em soja, durante duas estações do ano de 2014 (inverno e verão), em Viçosa-MG.

FV	GL	DF	DM	P
Épocas (E)	1	8583,34**	5633,62**	9448,55**
Tratamentos (T)	20	187,43**	105,58**	70,64**
CGC	5	575,91**	238,77**	98,69**
CEC	15	57,97**	61,24**	61,26**
T x E	20	77,58**	95,35**	22,68ns
CGC x E	5	233,22**	274,92**	23,53ns
CEC x E	15	25,69ns	35,51**	22,42ns
Resíduo	200	17,05	13,71	14,03
CGC/CEC		9,93	3,89	1,61

ns = não significativo; ** e *, significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F, respectivamente. CGC = Capacidade geral de combinação; CEC = Capacidade específica de combinação.

Houve também interação entre os efeitos genéticos e época (CGC x E e CEC x E) para número de dias para maturação, e apenas CGC x E para dias para florescimento. Esses resultados indicam que, para estas características, pais e cruzamentos devem ser selecionados e recomendados a épocas específicas. Por outro lado, para a produção de grãos não houve significância para as interações. A ausência de significância das interações possibilita que pais e cruzamentos sejam selecionados e recomendados para as duas épocas. Embora, conforme apresentado na Tabela 2, a produção de grãos tenha sido muito mais favorecida no verão. Alguns trabalhos com soja têm demonstrado interação

entre os efeitos genéticos (CGC e CGE) e ambiente (Lopes et al. 2001; Lopes et al. 2002), mas é comum também encontrar relatos de ausência de interações (CHO e SCOTT, 2000).

Para interpretação da análise dialélica deve-se dar atenção aos valores de CGC com elevada magnitude, negativos ou positivos, que revelam se o genitor é inferior ou superior, respectivamente, aos demais progenitores do dialelo. Baseado nesses valores, os progenitores poderão ser incluídos em programas de melhoramento que visem o desenvolvimento de linhagens superiores aos seus progenitores (MIRANDA et al., 1996; DARONCH et al., 2014). Outro aspecto a ser levado em consideração é o sentido da seleção. No caso deste trabalho, por exemplo, é preferível valores negativos e significativos de CGC para dias para florescimento e maturação, pois o objetivo é precocidade. No caso da produção de grãos, valores positivos e de elevada magnitude são desejáveis para se obter ganhos nessa característica.

Na Tabela 5 são apresentadas as estimativas da CGC e CEC para as três características estudadas. Todos os progenitores apresentaram valores de CGC para dias para florescimento significativos em pelo menos uma época de estudo, exceto o TMG123RR. Os progenitores TMG801 e MSOY9144RR apresentaram valores positivos de alta magnitudes, ou seja, tendem a prolongar o tempo para florescimento. Por outro lado, RSF6563IPRO e SYN9078RR tiveram estimativas negativas de alta magnitude, que confere a estes a tendência de redução do tempo para florescimento. Outro aspecto a ser destacado é a interação do tipo complexa manifestada no progenitor MSOY6101. Durante o inverno MSOY6101 contribuiu para prolongar o florescimento, enquanto no verão contribuiu para redução do período vegetativo.

Para número de dias para maturação, verifica-se que os progenitores MSOY6101, TMG123RR, SYN9078RR e MSOY9144RR apresentaram valores de CGC significativos, embora apenas MSOY6101 foi significativo nas duas épocas estudadas, com sinal positivo no inverno (0,83) e negativo com alta magnitude no verão (-3,0). Esse comportamento indica que o genitor MSOY6101 possui tendência de redução do tempo de maturação em cultivo de verão. O comportamento do progenitor MSOY6101 no inverno foi oposto ao esperado, pois sob condições de dias curtos (inverno) esperar-se-á que este apresentasse florescimento precoce e, por conseguinte, menor número de dias para maturação, já que o mesmo pertence ao grupo de maturidade relativa 6.1 e é considerado como sendo de período juvenil curto. Embora já tenha conhecimento de que a combinação de alelos dominantes para alguns locos relacionados ao controle genético do tempo para florescimento em soja podem resultar no retardamento deste caráter e da maturação (ZHAO et al., 2016).

Tabela 5 - Estimativas da capacidade geral (CGC ou $\hat{g}_i$) e específica de combinação (CEC ou $\hat{s}_{ij}$) para número de dias para florescimento (DF) e maturação (DM) e produção de grãos em soja, durante duas estações do ano (inverno e verão).

Parentais	DF			DM			Produção de grãos		
	I	V	M	I	V	M	I	V	M
CGC									
P ₁	1,69*	-1,52*	0,09ns	0,83*	-3,00**	-1,08ns	-0,78ns	-0,80ns	-0,79ns
P ₂	-1,98*	-4,73**	-3,35**	0,58ns	-1,16ns	-0,29ns	-1,21*	-1,22ns	-1,21ns
P ₃	0,48ns	0,19ns	0,33ns	-0,87**	-1,20ns	-1,04ns	1,02ns	2,38**	1,70**
P ₄	-1,88*	-2,62**	-2,25**	-1,05**	-1,06ns	-1,06ns	-0,56ns	0,23ns	-0,17ns
P ₅	1,96*	3,77**	2,87**	0,68ns	0,34ns	0,51ns	0,60ns	-0,15ns	0,23ns
P ₆	-0,27ns	4,90**	2,31**	-0,18ns	6,09**	2,96**	0,92ns	-0,44ns	0,24ns
CEC									
S ₁₁	-1,49ns	-1,39ns	-1,44ns	-1,72*	-0,59ns	-1,16ns	-0,54ns	-2,27ns	-1,41ns
S ₂₂	-1,37ns	0,95ns	-0,21ns	0,94ns	1,04ns	1,00ns	-2,63*	-3,99**	-3,31*
S ₃₃	0,88ns	-0,88ns	-0,01ns	1,48*	0,61ns	1,05ns	-0,84ns	-2,33ns	-1,58ns
S ₄₄	-1,91ns	2,08ns	0,09ns	1,85*	1,16ns	1,50ns	-0,63ns	-2,46ns	-1,54ns
S ₅₅	0,25ns	2,62ns	1,44ns	1,57ns	0,84ns	1,21ns	-1,32ns	-2,95*	-2,14ns
S ₆₆	1,54ns	2,37ns	1,96ns	1,61*	6,69**	4,15*	-0,42ns	-3,27*	-1,85ns
S ₁₂	2,78ns	1,92ns	2,35ns	2,33*	0,70ns	1,51ns	0,07ns	0,33ns	0,20ns
S ₁₃	-0,35ns	2,33ns	0,99ns	-0,89ns	2,91ns	1,01ns	0,21ns	1,68ns	0,94ns
S ₁₄	2,48ns	3,98*	3,23*	2,16**	2,27ns	2,22ns	-0,46ns	-2,47ns	-1,46ns
S ₁₅	0,84ns	-4,58**	-1,87ns	0,24ns	-1,47ns	-0,62ns	0,43ns	0,31ns	0,37ns
S ₁₆	-2,76ns	-0,88ns	-1,82ns	-0,41ns	-3,21ns	-1,81*	0,85ns	4,69**	2,77ns
S ₂₃	-2,49ns	0,87ns	-0,81ns	-0,30ns	2,74ns	1,22ns	-0,91ns	-1,66ns	-1,28ns
S ₂₄	3,86*	-0,48ns	1,69ns	-2,46**	-0,32ns	-1,39ns	3,82**	3,50ns	3,66*
S ₂₅	-0,15ns	-0,88ns	-0,51ns	-0,18ns	0,03ns	-0,08ns	1,91ns	3,80*	2,85ns
S ₂₆	-1,25ns	-3,34*	-2,29ns	-1,33ns	-5,22**	-3,27*	0,38ns	2,01ns	1,19ns
S ₃₄	1,24ns	-0,23ns	0,50ns	-0,83ns	1,80ns	0,48ns	0,26ns	-1,26ns	-0,49ns
S ₃₅	-2,27ns	-1,29ns	-1,78ns	-1,56ns	-2,27ns	-1,91*	1,12ns	4,04*	2,59ns
S ₃₆	2,12ns	0,08ns	1,10ns	0,62ns	-6,41**	-2,89*	0,98ns	1,86*	1,42ns
S ₄₅	-0,75ns	-2,65ns	-1,70ns	-1,05ns	-2,75ns	-1,89ns	-0,90ns	2,45ns	0,77ns
S ₄₆	-3,02ns	-4,78**	-3,89*	-1,52ns	-3,32ns	-2,42*	-1,46ns	2,68ns	0,62ns
S ₅₆	1,81ns	4,17*	2,99ns	-0,58ns	4,77*	2,09ns	0,09ns	-4,71**	-2,31*

** e *, significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste t, respectivamente; ns = não significativo; I = inverno; V = verão; M = média; P₁ = MSOY6101; P₂ = RSF6563IPRO; P₃ = TMG123RR; P₄ = SYN9078RR; P₅ = TMG801; P₆ = MSOY9144RR.

No inverno os valores de CGC para número de dias para maturação dos progenitores MSOY6101, TMG123RR e SYN9078RR foram significativos, dos quais o MSOY6101 apresentou sinal positivo, enquanto TMG123RR e SYN9078RR tiveram sinais negativos, manifestando a tendência de redução do tempo para alcançar a maturidade fisiológica. O progenitor MSOY9144RR apresentou sinal positivo no verão, confirmando a maior magnitude (6,09) entre os valores de CGC e tendência de aumento do tempo para maturação. Considerando a análise conjunta, os progenitores MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR e SYN9078RR apresentaram valores negativos de CGC, embora não significativos. De maneira oposta, o MSOY9144RR foi mais tendencioso em prolongar o tempo para maturação, condizente com o comportamento de um cultivar de grupo de maturidade 9.1 e período juvenil longo, adaptada a regiões de baixas latitudes, como as regiões norte e nordeste do Brasil.

Para a produção de grãos, RSF6563IPRO e TMG123RR apresentaram CGC significativas, todavia, no primeiro caso, esta foi de sinal negativo, que é indesejável para a característica em questão, pois o objetivo é o aumento desta. Já o TMG123RR teve o valor de CGC de maior magnitude, tanto no valor médio (1,70) obtido da análise conjunta, quanto no verão (2,38). Os demais progenitores apresentaram valores de CGC não significativos e de baixas magnitudes. Estimativa muito baixa dos efeitos da CGC denota que a CGC do genitor com base nos seus cruzamentos não difere da média geral do dialelo (CRUZ et al., 2012).

De acordo com Cruz et al., (2012) o efeito da CEC é interpretado como o desvio de um híbrido em relação ao que seria esperado com base na CGC de seus progenitores. Logo, estimativas de CEC de baixa magnitude indicam que os híbridos, entre os progenitores em questão, comportam-se como o que era esperado com base na CGC dos progenitores, ao passo que altos valores absolutos de CEC demonstram que o comportamento de um cruzamento particular é relativamente melhor ou pior do que era esperado com base na CGC dos progenitores. Na prática, estima-se os efeitos gênicos não aditivos. Os maiores valores são para os genótipos mais dissimilares nas frequências dos genes com dominância, embora também podem ser influenciados pela frequência gênica média do dialelo (DARONCH et al., 2014).

Em termos da CEC, os híbridos MSOY6101 (1) x SYN9078RR (4) e TMG801 (5) x MSOY9144RR (6) no verão e RSF6563IPRO (2) x SYN9078RR (4) no inverno tenderam a retardar o florescimento, apresentando valores positivos e significativos. Enquanto para os cruzamentos MSOY6101 (1) x TMG801 (5), RSF6563IPRO (2) x

MSOY9144RR (6) e SYN9078RR (4) x MSOY9144RR (6) observou-se redução no tempo para o florescimento. Provavelmente os progenitores MSOY6101, RSF6563IPRO e SYN9078RR, que apresentaram valores negativos e de alta magnitude de CGC, foram os responsáveis pelo comportamento observado, tendo em vista que estes são sensíveis ao fotoperiodismo.

Os cruzamentos RSF6563IPRO (2) x SYN9078RR (4), MSOY6101 (1) x RSF6563IPRO (2) e MSOY6101 (1) x SYN9078RR (4) apresentaram as maiores magnitudes de CEC para o número de dias para maturação no inverno, respectivamente, entretanto apenas o primeiro cruzamento teve sinal negativo (Tabela 5). No verão, os cruzamentos RSF6563IPRO (2) x MSOY9144RR (6) e TMG123RR (3) x MSOY9144RR (6) apresentaram as maiores magnitudes e sinais negativos (-5,22 e -6,41), enquanto o efeito do cruzamento TMG801 x MSOY9144RR (4,77) teve sinal positivo. Os efeitos médios da CEC significativos e de altas magnitudes, obtidos a partir da análise conjunta estão relacionados aos cruzamentos RSF6563IPRO (2) x MSOY9144RR (6), TMG123RR (3) x MSOY9144RR (6), TMG123RR (3) x TMG801 (5) e MSOY6101 (1) x MSOY9144RR (6), SYN9078RR (4) x MSOY9144RR (6), em que todos foram negativos.

Para a produção de grãos os efeitos médios da CEC, obtidos na análise conjunta, compreenderam valores favoráveis ao aumento da característica apenas no cruzamento RSF6563IPRO x SYN9078RR (3,66). De maneira oposta, o cruzamento TMG801 x MSOY9144RR (-2,31) foi o maior efeito negativo, porém não significativo. Durante o inverno houve significância apenas para o cruzamento RSF6563IPRO x SYN9078RR (3,82), que também foi a maior magnitude observada. Apesar da ausência de significância da interação entre os efeitos de CEC com a época para essa característica, conforme resultados apresentados na Tabela 4, foi observada significância de CEC para alguns cruzamentos em época específica.

No verão, o efeito de maior magnitude foi 4,69 registrado para o cruzamento MSOY6101 x MSOY9144RR, seguido de 4,04 e 3,80 associados aos cruzamentos TMG123RR x TMG801 e RSF6563IPRO x TMG801, respectivamente, indicando forte relação de complementariedade entre esses progenitores. O cruzamento TMG801 x MSOY9144RR foi o único que apresentou efeito de CEC negativo e significativo, sendo este indesejável, pois inclina-se a diminuir a produção de grãos.

Em geral, são de interesse para o melhoramento combinações híbridas com elevadas estimativas de CEC e que envolvam pelo menos um dos progenitores com alto efeito de CGC. Assim, os cruzamentos RSF6563IPRO x MSOY9144RR e TMG123RR

x MSOY9144RR, podem ser promissores para a seleção de genótipos precoces, uma vez que essas combinações tiveram efeitos de CEC de alta magnitude e sinal negativo (-3,27 e -2,89) e o progenitor TMG123RR possui efeito de CGC significativa de magnitude satisfatória, comparada as demais obtidas no dialelo. Adicionalmente, o progenitor RSF6563IPRO contribui para a redução do período vegetativo, o que pode ser uma alternativa para a redução do tempo de maturação (GAVIOLI et al., 2008). Para a produção de grãos e, considerando que a soja é cultivada no verão, os cruzamentos MSOY6101 x MSOY9144RR, RSF6563IPRO x TMG801 e TMG123RR x TMG801 seriam mais adequados para o desenvolvimento de linhagens com média superior para essa característica.

O valor da CEC de cada progenitor com ele mesmo (S_{ii}) têm grande significado genético, tanto no seu sinal quanto na sua magnitude. Esse parâmetro é um indicador da diversidade do progenitor i em relação à média dos outros progenitores que compõem o dialelo. O sinal positivo de S_{ii} indica que a heterose manifestada nos híbridos do parental i pode ser negativa, enquanto o sinal negativo de S_{ii} pode ser evidência de heterose positiva (CRUZ et al., 2012).

Foi possível observar na Tabela 5 que a interação genótipos x épocas influenciou a magnitude e os sinais de S_{ii} . No verão o efeito de S_{ii} do progenitor MSOY9144RR para o número de dias para maturação foi muito maior em relação ao inverno. Além disso, como todos os progenitores apresentaram sinais de S_{ii} positivos, exceto o MSOY6101. Dessa forma, os híbridos, em sua maioria, apresentaram valores de S_{ij} negativos para o caráter. O mesmo resultado pode ser observado para a produção de grãos, em que os valores de S_{ii} foram todos negativos e os efeitos de S_{ij} positivos, em sua maioria. Outro aspecto relacionado à produção de grãos é que todos os progenitores apresentaram S_{ii} de maior magnitude no experimento de verão.

Os sinais positivos das estimativas de S_{ii} , relativos aos progenitores individualmente para número de dias para maturação, indicam a existência de desvios de dominância unidirecionais e, conseqüentemente, manifestação de heterose negativa nas combinações híbridas envolvendo os progenitores mais divergentes (SILVA et al., 2000). Para a produção de grãos, os sinais positivos de S_{ii} também indicam a existência de desvios unidirecionais de dominância, com manifestação de heterose positiva nos híbridos envolvendo progenitores divergentes. Os S_{ii} de maiores magnitudes (valores absolutos) foram apresentados pelos progenitores RSF6563IPRO (-3,31) e TMG801 (-2,14), fato que evidencia a maior divergência genética dos mesmos em relação à média dos outros progenitores envolvidos no dialelo, bem como maior heterose varietal manifestada no

híbrido destes (Tabela 5). Quando os valores de S_{ii} são positivos e negativos, como no caso do número de dias para florescimento, há evidência de dominância bidirecional (CRUZ E VENCOSKY, 1989).

Segundo Lopes et al. (2001) como as cultivares de soja são linhas endogâmicas, os altos valores de S_{ij} e S_{ii} tem importância prática se eles estiverem associados a genes complementares e a diversidade genética, em vez de efeitos de dominância e heterose.

CONCLUSÕES

As épocas de plantio apresentaram resultados contrastantes, com o verão sendo mais favorável à redução do número de dias para maturação e aumento da produção de grãos por planta.

As interações CGC x Época e CEC x Época não podem ser desconsideradas na avaliação de cruzamentos dialélicos em soja.

Os maiores valores absolutos e negativos de CGC foram observados nos progenitores RSF6563IPRO e SYN9078RR para o número de dias para florescimento, SYN9078RR e TMG123RR para número de dias para maturação, e os maiores valores positivos, para produção de grãos foram dos progenitores RSF6563IPRO e TMG123RR.

As maiores estimativas de CEC para dias para florescimento, maturação e produção de grãos ocorreram, respectivamente, nos cruzamentos SYN9078RR x MSOY9144RR, TMG123RR x MSOY9144RR e MSOY6101 x MSOY9144RR durante o verão.

Os cruzamentos mais promissores para a extração de linhagens superiores são: RSF6563IPRO x MSOY9144RR e SYN9078RR x MSOY9144RR para dias para florescimento, TMG123RR x MSOY9144RR e SYN9078RR x MSOY9144RR para número de dias para maturação, e RSF6563IPRO x SYN9078RR, MSOY6101 x MSOY9144RR e TMG123RR x TMG801 para produção de grãos no verão.

REFERÊNCIAS

ALLIPRANDINI, L.F.; ABATTI, C.; BERTAGNOLLI, P.F.; CAVASSIM, J.E.; GABE, H.L. KUREK, A.; MATSUMOTO, M.N.; OLIVEIRA, M.A.R.; PITOL, C; PRADO,

L.C.; STECKING, G. Understanding soybean maturity groups in Brazil. *Environment, cultivar classification and stability*. *Crop Science*, v. 48, p. 801-808, 2009.

ALMEIDA, L.A; KIIHL, R.A.S.; MIRANDA, M.A.C.; CAMPELO, G.J.A. Melhoramento da soja para regiões de baixas latitudes. In: QUEIRÓZ, M.A.; GOEDERT, C.O.; RAMOS, S.R.R. (eds). *Recursos genéticos e melhoramento de plantas para o nordeste brasileiro*. (on line). Versão 1.0. Petrolina-PE: Embrapa Semi-Árido / Brasília-DF: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 1999.

BAENZIGER, P.S.; RUSSELL, W.K.; GRAEF, G.L.; CAMPBELL, B.T. Improving lives: 50 years of crop breeding, genetics, and cytology (C-1). *Crop Science*, v. 46, p. 2230-2244, 2006.

BERTAN, I.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, A.C. Parental selection strategies in plant breeding programs. *Journal of Crop Science and Biotechnology*, v. 10, p. 211-222, 2007.

BI, Y.; L, W.; XIAO, J.; LIN, H.; LIU, M.; LIU, M.; LUAN, X.; ZHANG, B.; XIE, X.; GUO, D.; LAI, Y. Heterosis and combining ability estimates in isoflavone content using different parental soybean accessions: wild soybean, a valuable germplasm for soybean breeding. *Plos One*, v. 10, n. 1, p.1-13, 2015.

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

CHO, Y.; SCOTT, R.A. Combining ability of seed vigor and seed yield in soybean. *Euphytica*, v. 112, p.145–150, 2000.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. v.1, 4 ed. Editora UFV, Viçosa, 2012. 514p.

CRUZ, C.D.; VENCOSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. *Revista Brasileira de Genética*, v. 12, p. 425-438, 1989.

DARONCH, D.J.; PELUZIO, J.M.; AFFÉRRI, F.S.; NASCIMENTO, M.O. Capacidade combinatória de cultivares de soja em F₂, sob condições de cerrado tocantinense. *Bioscience Journal*, v. 30, supplement 2, p. 688-695, 2014.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. *Stages on soybean development*. Ames: Iowa State University/Cooperative Extension Service, 1977. 11 p. (Special Report, 80).

FERREIRA, M.A.J.F.; BRAZ, L.T.; QUEIROZ, M.A.; CHURATA-MASCA, M.G.C.; VENCOSKY, R. Capacidade de combinação em sete populações de melancia. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 37, n. 7, p. 963-970, 2002.

GRAVINA, G.A.; SEDIYAMA, C.S.; MARTINS FILHO, S.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Diallel analysis for frogeye leaf spot resistance in soybean. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 38, n. 6, p. 673-680, 2003.

GAVIOLI, E.A.; PERECIN, D.; DI MAURO, A.O. Analysis of combining ability in soybean cultivars. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 8, p. 01-07, 2008.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, v. 9, p. 463-493, 1956.

LOPES, A.C.A.; VELLO, N.A.; PANDINI, F. Seed yield combining ability among soybean genotypes in two locations. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 1, n. 3, p. 221-228, 2001.

MIRANDA, J. E. C.; COSTA, C. P.; CRUZ, C. D. Análise dialélica em pimentão. I. Capacidade combinatória. *Revista Brasileira de Genética*, v. 11, p. 431-440, 1996.

OLIVEIRA, I.J.; VELLO, N.A.; VIEIRA, P.M.J.; WYMINERSKY, P.T. Diallel among soybean genotypes with high oil content and resistance to sudden death syndrome. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 57 n. 2, p. 178-186, 2014.

PIMENTEL, A.J.B.; RIBEIRO, G.; SOUZA, M.A.; MOURA, L.M.; ASSIS, J.C.; MACHADO, J.C. Comparação de métodos de seleção de genitores e populações segregantes aplicados ao melhoramento de trigo. *Bragantia*, Campinas, v. 72, n. 2, p.113-121, 2013.

RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; SANTOS, J.B.; NUNES, J.A.R. Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas. 1ª ed, Lavras: Ed. UFLA, 2012. 522p.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PEREIRA FILHO, I. Choice of parents for dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.) breeding. I. interaction of mean components by generation and by location. *Revista Brasileira de Genética*, v. 11, n. 2, p.391-400, 1988.

SILVA, S.A.G.; MORAIS, O.P.; RAVA, C.A.; COSTA, J.G.C. Método generalizado de análise de dialelos desbalanceados. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 35, n. 10, p.1999-2005, 2000.

ZHAO, C.; TAKESHIMA, R.; ZHU, J.; XU, M.; SATO, M.; WATANABE, S.; KANAZAWA, A.; LIU, B.; KONG, F.; YAMADA, T.; ABE, J. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus E9 is a leaky allele of FT2a, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biology*, v. 16, n. 20, 2016.

CAPÍTULO 2 - CONTROLE GENÉTICO DA PRECOCIDADE E PRODUÇÃO DE GRÃOS EM SOJA POR MEIO DA METODOLOGIA DE HAYMAN

RESUMO

A compreensão do controle genético envolvido nos caracteres de interesse agrônômico é de suma importância para o melhorista, visando planejar os procedimentos a serem adotados nos programas de melhoramento. Portanto, o presente trabalho tem como objetivo estudar os aspectos genéticos relacionados à precocidade e produção de grãos em gerações iniciais de soja, durante duas épocas do ano. Foram avaliados seis progenitores (MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR, SYN9078RR, TMG801 e MSOY9144RR) e seus 15 F_1 's em casa de vegetação durante o inverno e verão. Um segundo experimento foi conduzido no campo experimental Prof. Diogo Alves de Melo, localizado no campus da UFV, em Viçosa-MG, no ano agrícola 2014/2015, onde foram avaliados progenitores e suas populações segregantes (F_2). Em todos os experimentos as informações foram coletadas em plantas individuais. Os resultados evidenciaram que tanto os efeitos aditivos, quando os de dominância foram importantes no controle genético da precocidade e produção de grãos em soja. O número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos nas gerações F_1 e F_2 , no inverno e verão, é determinado por alelos dominantes. Para todos os caracteres estudados foi constatada dominância parcial preponderante na geração F_1 , e sobredominância na geração F_2 . Os genitores MSOY6101 e RSF6563IPRO tiveram a maior concentração de alelos favoráveis à redução do tempo para florescimento e maturação, e os genitores TMG123RR e SYN9078RR para a produção de grãos. A maior contribuição para o retardamento do número de dias para maturação, na geração F_2 foi proporcionada pelos progenitores TMG801 e MSOY9144RR.

Palavras chave: *Glycine max*, dias para florescimento, dias para maturação, rendimento de grãos, grau médio de dominância.

INTRODUÇÃO

Na maior região produtora de soja do Brasil, o Centro Oeste, a principal demanda dos produtores são cultivares produtivas e precoces, que possibilitem o cultivo da segunda safra ou safrinha. Portanto, o desenvolvimento de cultivares que reúnam em suas características precocidade e estabilidade produtiva, certamente contribuirá para o progresso da sojicultura brasileira.

A maioria dos caracteres de importância econômica nas diferentes espécies, como no caso da produção de grãos em soja, é do tipo quantitativo, ou seja, há vários genes envolvidos no seu controle genético. Todavia, o efeito do ambiente é um grande perturbador nos estudos de caracteres quantitativos, necessitando assim, quantificá-lo para que as informações obtidas sejam confiáveis para serem aplicadas no melhoramento genético.

Em relação a precocidade, na literatura é possível encontrar, até o momento, a descrição de dez genes que controlam o florescimento e a maturidade em soja: *E1* e *E2* (Bernard, 1971), *E3* (Buzzell, 1971), *E4* (Buzzell e Voldeng, 1980), *E5* (McBlain e Bernard, 1987), *E6* (Bonato e Vello, 1999a), *E7* (Cober e Voldeng, 2001), *E8* (Cober et al., 2010), *E9* (Kong et al., 2014) e *J* (Ray et al., 1995). Os alelos dominantes para *E6*, *E9* e *J* promovem o florescimento precoce, enquanto os alelos dominantes para os demais locos retardam o florescimento e a maturação (ZHAO et al., 2016). *E6* e *J* foram identificados em progênies oriundas de cruzamento entre uma cultivar padrão e outra com florescimento tardio e período juvenil longo, que causa retardamento do florescimento mesmo em dias curtos (BONATO e VELLO, 1999a; COBER et al., 2010). Bonato e Vello (1999a) verificaram que *E6* é o alelo que determina precocidade para o florescimento e maturidade, presente na cultivar Paraná, e que *e6* determina florescimento e maturação tardios em Paranagoiana e SS-1. Em outro trabalho, Bonato e Vello (1999b), observaram que o principal componente da variação genética na determinação do tempo para o florescimento é aditivo e que os alelos que condicionam o florescimento mais precoce exibem dominância parcial.

Há também o registro de três QTL's que atuam no controle genético do tempo para florescimento da soja, FT1, FT2 e FT3 (YAMANAKA et al., 2001). Esses QTL's correspondem aos locos *E1*, *E2* e *E3*, respectivamente, baseado nas posições no mapa genético e testes de alelismo (TSUBOKURA et al., 2014).

Diferentes mecanismos genéticos estão relacionados a insensibilidade fotoperiódica em soja. Pelo menos três genótipos multi-locus constituídos por várias

combinações alélicas dos genes *E1*, *E3* e *E4* e confere insensibilidade fotoperiódica nas cultivares de soja, mas conduz a diferentes respostas ao fotoperíodo durante o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo pós-floração. Um sistema de controle é atribuído ao genótipo duplo-recessivo, que codifica o fitocromo A (PHYA), proteínas GmPHYA3 e GmPHYA2, respectivamente. Os genes *E3* e *E4* são os principais controladores envolvidos não apenas nas respostas pré-floração, mas também após o florescimento (XU et al., 2013).

Apesar da importância do conhecimento dos mecanismos envolvidos no controle das características número de dias para a maturação e produção de grãos, poucos estudos têm sido feitos, até o presente momento, nas condições brasileiras. Nos últimos anos, observou-se crescente introdução de novas fontes genéticas ao germoplasma brasileiro, principalmente, oriundos da Argentina, de forma que, novos estudos são necessários. Tsubokuara et al. (2014) sugerem que existem genes que atuam no controle genético do florescimento em soja ainda não identificados. Nesse contexto, o presente trabalho teve como objetivo estudar os aspectos genéticos relacionados à precocidade e produção de grãos em gerações iniciais de soja, durante duas épocas do ano.

MATERIAL E MÉTODOS

Avaliação de progenitores e Fl's

Os experimentos foram conduzidos em duas épocas. Sendo o primeiro semeado em maio de 2014, caracterizando o período de inverno (ou entressafra). A segunda semeadura foi realizada em novembro de 2014, caracterizando o período de verão (safra). Seis parentais e seus 15 híbridos (21 tratamentos) foram avaliados em casa de vegetação no Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, localizado no Campus Universitário, Viçosa, Minas Gerais, Brasil. O fotoperíodo, da semeadura ao início do florescimento do progenitor mais precoce, foi praticamente constante no inverno, com variação de 10h54min a 10h56min e de 12h55min a 13h13min no verão (VIANELLO e ALVES, 2013).

Os progenitores escolhidos são cultivares comerciais, contrastantes e pertencem a grupos de maturidade relativa (GMR) que abrange toda a área brasileira cultivada com soja (Tabela 1), e com diferenças em relação ao número de dias para maturação se cultivados sob as mesmas condições (Figura 1).

Tabela 1 - Relação dos progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo, para estudo do controle genético da precocidade e produção de grãos, em Viçosa-MG.

Genitor	Tipo de cresc.	GMR	NGV	Folha
MSOY6101 (P1)	Indeterminado	6.1	2 a 3	Oval pontiaguda
RSF6563IPRO (P2)	Indeterminado	6.3	2 a 3	Ovalada
TMG123RR (P3)	Determinado	7.4	3 a 4	Lanceolada
SYN9078RR (P4)	Indeterminado	7.9	2 a 3	Oval pontiaguda
TMG801 (P5)	Determinado	8.2	2 a 3	Oval pontiaguda
MSOY9144RR (P6)	Determinado	9.1	2 a 3	Oval pontiaguda

GMR = grupo de maturidade relativa; NGV = variação no número médio de grãos por vagem.



Figura 1 - Representação de diferentes ciclos entre progenitores divergentes para tipo de crescimento e Grupos de Maturidade Relativa (GMR). MSOY6101, indeterminado e GMR = 6.1; TMG801, determinado e GMR = 8.2; e, F1, indeterminado, com maturação intermediária aos seus progenitores.

Foi adotado o delineamento de blocos casualizados com seis repetições. Cada parcela consistiu de um vaso de 3 dm⁻³ com uma planta. O substrato utilizado foi uma mistura de solo e esterco bovino na proporção 3:1. As correções de pH e fertilidade do substrato foram realizadas considerando a demanda para cultivo em vasos (Novais et al., 1991) e os demais tratos culturais foram os recomendados para a cultura. As sementes foram tratadas com fungicida e inoculadas com *Bradyrhizobium japonicum* (5,0 x 10⁹ células viáveis por ml) na dose de 100 ml para 50 kg de sementes.

Foram contabilizados o número de dias para florescimento, dias para maturação e a produção de grãos (g/planta). O número de dias decorridos entre a emergência e florescimento e entre a emergência e maturidade fisiológica da planta seguiu a escala proposta por Fehr e Caviness (1977).

Avaliação de progenitores e F₂

As 15 populações F₂ obtidas a partir da autofecundação dos F₁'s descritos acima foram avaliadas em campo. O experimento foi conduzido no Campo Experimental Prof. Diogo Alves de Melo, localizado no Campus Universitário, em Viçosa, Minas Gerais, no ano agrícola 2014/2015. Geograficamente está localizado a 20° 46' latitude sul e 42° 52' de longitude oeste. O clima da região é, conforme classificação de Köppen, do tipo Cwa, ou seja, clima subtropical úmido com inverno seco. A precipitação média é inferior a 60 mm em pelo menos um mês dessa estação do ano. Apresenta verão quente e a temperatura média do mês mais quente deverá ser superior a 22 °C (ALVARES et al., 2013). O fotoperíodo, da semeadura ao início do florescimento do progenitor mais precoce, variou de 12h52min a 13h13min.

Os tratamentos foram representados pelas 15 populações segregantes, seus seis progenitores (Tabela 1). O progenitor MSOY9144RR foi utilizado como borda lateral do experimento. O solo foi adubado com 200 kg ha⁻¹ do adubo formulado contendo 4% de N, 14% de P₂O₅ e 8% de K₂O.

A semeadura foi realizada em novembro de 2014, no delineamento de blocos casualizados, com três repetições. As populações e progenitores foram avaliadas em parcelas contendo três linhas com 6 m de comprimento, espaçadas a 0,7 m. Em cada parcela foram distribuídas 140 sementes, resultando numa densidade de semeadura de aproximadamente 8 sementes por metro linear. Todos os tratos culturais obedeceram às

recomendações técnicas para a cultura. Os caracteres avaliados neste experimento foram o número de dias para florescimento, dias para maturação e a produção de grãos (g/planta).

Análises estatísticas

Os dados foram submetidos a análises de variâncias individuais e, posteriormente, foram submetidos à análise dialélica pelo método proposto por Hayman (1954) e adaptação para F_2 proposta por Jinks (1956). O teste de suficiência do modelo aditivo-dominante foi realizado com base na análise de regressão linear da covariância entre progenitores e a r -ésima linha ($\hat{W}_i$) sobre a variância entre as linhas ($\hat{V}_i$) da tabela dialélica. Em que o coeficiente de regressão (b) é igualado à unidade ($H_0: b_1=1$) e, no caso de concordância, conclui-se pela validade da hipótese. No caso de falha, um segundo teste pode ser aplicado após a ponderação dos valores de $\hat{W}_i$ e $\hat{V}_i$, com a rotação de 45° dos eixos, em seguida testa-se o novo coeficiente de regressão ($H_0: b'_0=0$).

Os seguintes componentes genéticos foram estimados: $\hat{D}$, componente de variância devido aos efeitos aditivos; $\hat{H}_1$, componente da variância devido aos efeitos gênicos não aditivos; $\hat{H}_2$, componente da variância genética dos efeitos gênicos não aditivos, corrigida para a distribuição gênica, que é um indicador da assimetria dos genes com efeitos positivo e negativo; $\hat{h}^2$, componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e pais; $\hat{F}$, componente genético da covariância entre os efeitos gênicos aditivos e não aditivos, que é indicativo das frequências relativas de genes dominantes e recessivos entre os progenitores; $\hat{\epsilon}$, componente da variância ambiental. O teste estatístico dos componentes genéticos foi realizado por meio da estatística t , obtida pela divisão da estimativa do efeito pelo seu respectivo desvio-padrão (SINGH e CHAUDHARY, 1979).

Os parâmetros genéticos e não genéticos estimados foram: $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ = distribuição dos alelos entre os progenitores (simetria); $(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$ = grau médio de dominância; $\hat{W}_i + \hat{V}_i$ = concentração de alelos dominantes e recessivos nos progenitores; $(4\hat{D}\hat{H}_1)^{0,5} + \hat{F}/(4\hat{D}\hat{H}_1)^{0,5} - \hat{F}$ = relação média do número de genes dominantes e recessivos; $(\hat{Y}_R, \hat{Y}_D)$ = limites teóricos da seleção; $r(\hat{W}_i + \hat{V}_i, Y_{ij})$ = relação entre o efeito do gene e sua relação de dominância; $\hat{h}^2/\hat{H}_2$ = número de genes que exibem dominância; b = estimativa do coeficiente de regressão das covariâncias sobre as variâncias da tabela dialélica; h_R^2 = coeficiente de determinação no sentido restrito; e h_A^2 = coeficientes de

determinação no sentido amplo. Todos os procedimentos estatísticos foram realizados no programa Genes (CRUZ, 2013).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Resultados da avaliação dos F1's

A suficiência do modelo aditivo-dominante pode ser comprovada pelos resultados de dois testes, baseados na análise de regressão de $\widehat{W}_i$ em $\widehat{V}_i$. Os coeficientes de regressão obtidos para todos os caracteres em estudo variaram de 0,4783 a 1,01 (Tabela 2). Excepcionalmente, em um dos testes, os caracteres dias para maturação, durante o inverno, e produção de grãos por planta, durante o verão, diferiram de $b_1 = 1$. Desta forma, os resultados sugerem a presença da epistasia nesses dois casos, principalmente para a produção de grãos, onde a presença de interações epistáticas já foi relatada em outros trabalhos (BARONA et al., 2009; BARONA et al., 2012; YANG et al., 2013). Entretanto, após a ponderação, por meio da rotação dos eixos a 45°, não diferiram de $b_0 = 0$, que evidencia a significância do parâmetros genéticos.

Tabela 2 - Teste de suficiência do modelo aditivo-dominante com base na análise de regressão linear de $\widehat{W}_i$ em $\widehat{V}_i$ para os caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, avaliados em duas épocas do ano, em cruzamento dialélico de seis progenitores de soja e seus F1's, conforme metodologia proposta por Hayman (1954).

Caráter	Época	Regressão ($\widehat{W}_i = \hat{a} + \hat{b}\widehat{V}_i$)		
		$\hat{b} \pm \text{variância}$	$t(H_0:b_1=1)$	$F=t^2(H_0:b'_0=0)^{1/}$
Dias para florescimento	Inverno	0,8317±0,2882	-0,3135 ^{ns}	0,6188 ^{ns}
	Verão	1,0054±0,0096	0,0553 ^{ns}	0,0636 ^{ns}
Dias para maturação	Inverno	0,0980±0,0944	-2,9361*	0,9951 ^{ns}
	Verão	0,9619±0,0186	-0,2784 ^{ns}	3,6x10 ^{-11ns}
Produção (g/planta)	Inverno	0,4783±0,2133	-1,1296 ^{ns}	-0,0887 ^{ns}
	Verão	0,5336±0,0153	-3,7701*	6,9885 ^{ns}

^{1/}Teste F, com valores médios de $\widehat{W}_i$ e $\widehat{V}_i$, ponderados com a rotação de 45° dos eixos. ^{ns} = não-significativo. *, significativo a 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste F e pelo teste t.

Os componentes genéticos e ambientais estimados para os três caracteres estudados constam na Tabela 3. A significância do componente $\hat{D}$, que está associado aos efeitos aditivos, e sua superioridade em relação ao componente dos efeitos de dominância para todos os caracteres nas épocas avaliadas, sugere que os efeitos aditivos foram mais importantes no controle genético dos caracteres. Exceção dever ser dada ao número de dias para maturação no inverno e produção de grãos no verão, justamente os dois casos em que um dos testes de suficiência do modelo aditivo-dominante apresentou significância, os efeitos de dominância ($\hat{H}_1$, $\hat{H}_2$ e $\hat{h}^2$) foram mais importantes. Toledo e Kiihl (1982) estudando populações derivadas do cruzamento D72-7842 x Santa Rosa, sob condições de dias curtos (11 horas e 10 minutos a 12 horas e 30 minutos) durante o inverno, verificaram que os efeitos aditivos e de dominância foram importantes no controle do número de dias para florescimento em soja.

Tabela 3 - Estimativas dos componentes genéticos e ambiental ($\pm$ Desvio-Padrão) dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, obtidos por meio da metodologia proposta por Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com os F1's.^{1/}

Componente	Caráter					
	Dias para florescimento		Dias para maturação		Produção (g/planta)	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
$\hat{D}$	14,1 $\pm$ 2,6*	64,3 $\pm$ 2,9*	1,1 $\pm$ 1,4	70,9 $\pm$ 5,6*	4,2 $\pm$ 1,5*	3,1 $\pm$ 2,0
$\hat{H}_1$	10,2 $\pm$ 6,5	12,9 $\pm$ 7,5	8,5 $\pm$ 3,5*	23,6 $\pm$ 14,4	1,5 $\pm$ 3,8	13,8 $\pm$ 5,2*
$\hat{H}_2$	9,2 $\pm$ 5,8	12,4 $\pm$ 1,9	5,9 $\pm$ 3,1	18,7 $\pm$ 12,8	1,8 $\pm$ 3,4	18,1 $\pm$ 4,6*
$\hat{h}^2$	-1,3 $\pm$ 3,9	1,5 $\pm$ 4,5	4,5 $\pm$ 2,1*	9,3 $\pm$ 8,6	5,0 $\pm$ 2,3*	41,6 $\pm$ 3,1*
$\hat{F}$	6,0 $\pm$ 6,3	15,3 $\pm$ 7,2*	0,30 $\pm$ 3,3	49,8 $\pm$ 13,8*	1,5 $\pm$ 3,7	-3,9 $\pm$ 4,9
$\hat{D} - \hat{H}_1$	3,9 $\pm$ 5,7	51,3 $\pm$ 6,6*	-7,4 $\pm$ 3,1*	47,3 $\pm$ 12,6*	2,7 $\pm$ 3,4	-10,7 $\pm$ 4,5*
ε	2,9 $\pm$ 1,0*	5,4 $\pm$ 1,2*	0,8 $\pm$ 0,5	7,7 $\pm$ 12,1*	1,8 $\pm$ 0,6*	5,8 $\pm$ 0,8*

$\hat{D}$ = componente de variância devido aos efeitos aditivos; $\hat{H}_1$ = componente da variância devido aos efeitos gênicos não aditivos; $\hat{H}_2$ = componente da variância genética dos efeitos gênicos não aditivos, corrigida para a distribuição gênica; $\hat{h}^2$, componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e pais; $\hat{F}$ = componente genético da covariância entre os efeitos gênicos aditivos e não aditivos; $\hat{D} - \hat{H}_1$ = componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos aditivos e dominantes; ε , componente da variância ambiental. ^{1/}Valores de t obtidos pela divisão da estimativa do efeito pelo seu respectivo desvio-padrão (SINGH e CHAUDHARY, 1979). ns = não-significativo. * = significativo (valores superiores a 1,96) a 5% de probabilidade.

A diferença entre as estimativas de $\hat{D} - \hat{H}_1$ também fornece informações a respeito do efeito gênico atuante sobre o caráter. Quando sua estimativa é negativa, predominam os efeitos gênicos de dominância, já estimativas positivas evidenciam a presença de efeitos gênicos aditivos.

Conforme constam na Tabela 3, os valores de $\hat{F}$, significativos e positivos para os caracteres dias para florescimento e dias para a maturação no verão, indicaram que os alelos dominantes foram mais frequentes que os recessivos no conjunto de progenitores estudado. A relação média do número de genes dominantes e recessivos (K_D/K_R) variou de 1,10 a 4,10 (Tabela 4). Os alelos dominantes dos locos *E1* a *E5*, nas condições de dias longos, são responsáveis pelo ciclo tardio, e os recessivos determinam maturação precoce. Sob condições de dias curtos a resposta é inversa (HARTWIG e KIIHL, 1979). Todavia, neste estudo foi verificado que na condição com maior comprimento do dia (verão) o número de dias decorrentes até o florescimento e maturação foram menores para todos os progenitores do dialelo, exceto para o progenitor MSOY9144RR (127,70) que é considerado de período juvenil longo (Tabela 6).

Tabela 4 - Estimativas dos parâmetros genéticos e não-genéticos dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, obtidos por meio da metodologia de Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com seus F_1 's.

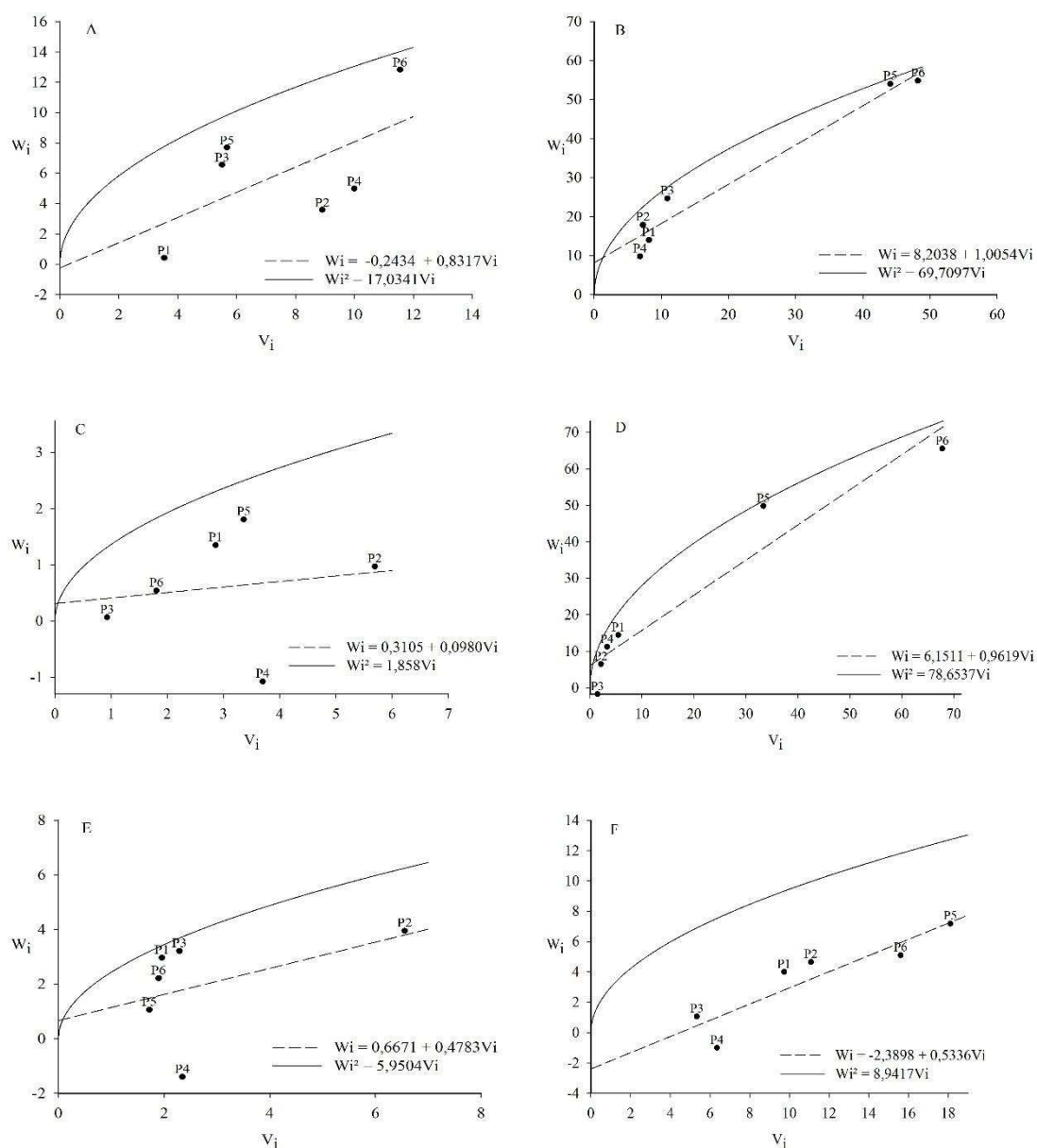
Parâmetro	Caráter					
	Dias para florescimento		Dias para maturação		Produção de grãos	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
$(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$	0,8518	0,4487	2,7413	0,5771	0,5986	2,1085
$\hat{H}_2/4\hat{H}_1$	0,2255	0,2402	0,1746	0,1982	0,3056	0,3290
K_D/K_R	1,6732	1,7212	1,1033	4,1023	1,8881	0,5395
$\hat{h}^2/\hat{H}_2$	-0,1363	0,1165	0,7663	0,4938	2,7439	2,2950
h_R^2	0,4613	0,7437	0,4337	0,5132	0,3433	0,1135
h_A^2	0,6965	0,8371	0,8134	0,6976	0,4794	0,5009

$(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$ = grau médio de dominância; $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ = distribuição dos alelos entre os progenitores (simetria); K_D/K_R = relação média do número de genes dominantes e recessivos; $\hat{h}^2/\hat{H}_2$ = número de genes que exibem dominância; h_R^2 = coeficiente de determinação no sentido restrito; e h_A^2 = coeficientes de determinação no sentido amplo.

As estimativas de grau médio de dominância $(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$, para os caracteres dias para florescimento nas duas épocas estudadas, dias para maturação no verão e produção de grãos no inverno indicam a existência de dominância parcial entre os alelos que atuam no controle gênico (Tabela 4). Este resultado, pode ser corroborado, por meio da análise gráfica, nos casos em que a reta de regressão de $\hat{W}_i$ em $\hat{V}_i$ intercepta o eixo das ordenadas acima do ponto de origem (Figura 2). Para o número de dias para maturação no inverno e produção de grãos no verão foi observada a existência de sobredominância. Resultados semelhantes foram obtidos por Bonato e Vello (1999a) para o número de dias para maturação, na análise dialélica entre as cultivares Paraná e suas variações naturais Paranagoiana, SS-1, e Pirapó 78, sob fotoperíodo de 13 horas e 31 minutos a 14 horas 23 minutos.

A razão $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ é um indicativo da distribuição dos alelos de efeitos favoráveis ou desfavoráveis nos progenitores. Quantos estes valores são próximo de 0,25 a distribuição dos alelos entre progenitores é considerada simétrica, o contrário é observado quando a relação é muito distante de 0,25. No caso do número de dias para florescimento os valores 0,2255 e 0,2402 para inverno e verão, respectivamente, evidenciam a distribuição simétrica dos alelos favoráveis ou desfavoráveis entre os progenitores (Tabela 4). Por outro lado, os valores observados para o número de dias para a maturação, 0,1746 e 0,1982 para inverno e verão, respectivamente, indicam a distribuição assimétrica dos alelos entre os progenitores. O mesmo resultado foi evidenciado, também, pela estimativa dos valores da relação alelos dominantes/recessivos (K_D/K_R), no qual constatou-se que, apenas para a produção de grãos no verão houve predominância de alelos recessivos, expresso pela razão 0,5395 (Tabela 4). Para os demais caracteres predominaram os alelos dominantes, com relação máxima para o número de dias para a maturação no verão (4,10).

As estimativas do número de genes ou blocos gênicos que exibem dominância ($\hat{h}^2/\hat{H}_2$), indicam a existência de pelo menos um gene, ou bloco gênico atuando no controle genético dos caracteres dias para florescimento e dias para a maturação, e três na produção de grãos. Todavia, deve-se ressaltar que este estimador subestima o número de genes que exibem pouca ou nenhuma dominância (CRUZ et al., 2012).



P1- MSOY6101

P2- RSF6563IPRO

P3- TMG123RR

P4- SYN9078RR

P5- TMG801

P6- MSOY9144RR

Figura 2 - Regressões de $\widehat{W}_i$ em $\widehat{V}_i$ e distribuição dos progenitores de soja para os caracteres número de dias para florescimento no (A e B), números de dias para maturação (C e D) e produção de grãos (E e F) avaliados no inverno e verão, em esquema dialélico com seus F_1 's, em Viçosa-MG, 2015.

Os coeficientes de determinação no sentido amplo (h_A^2), nos caracteres dias para florescimento (0,6965 no inverno e 0,8371 no verão), dias para maturação (0,8134 no inverno e 0,6976 no verão) e produção de grãos (0,4794 no inverno e 0,5009 no verão); e restrito (h_R^2), dias para florescimento (0,4613 no inverno e 0,7437 no verão), dias para

maturação (0,4337 no inverno e 0,5132 no verão) e produção de grãos (0,3433 no inverno e 0,1135 no verão) evidenciam que os efeitos aditivos estão, predominantemente, envolvidos no controle genético desses caracteres (Tabela 4).

A correlação $r(\widehat{W}_i + \widehat{V}_i, \bar{Y}_{ii})$ indica se os genes que atuam sobre o caráter são recessivos ou dominantes. Verifica-se na Tabela 5 que, para a o número de dias para florescimento essa correlação foi nula no inverno (-0,0992) e positiva de alta magnitude no verão (0,9566). Portanto, têm-se que os alelos dominantes contribuem para a redução do tempo para florescimento e que o progenitor MSOY6101 foi o que apresentou a maior concentração de alelos dominantes no inverno. Como pode ser visualizado na Figura 2A, o progenitor MSOY6101 se localiza mais próximo da extremidade inferior da reta da regressão de $\widehat{W}_i$ em $\widehat{V}_i$, enquanto o progenitor MSOY9144RR, com maior concentração de alelos recessivos, situa-se na extremidade oposta. Os demais progenitores ocuparam posição intermediária, indicando que estes apresentaram desvios de dominância bidirecionais, ou seja, possuem alelos que contribuem para redução do tempo para florescimento e alelos que prolongam o período vegetativo.

Durante o verão, os progenitores MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR e SYN9078RR apresentaram a maior concentração de alelos dominantes e os progenitores TMG801 e MSOY9144RR apresentaram maior concentração de alelos recessivos (Figura 2B). Pode-se chegar às mesmas conclusões por meio da análise da soma $\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$ apresentadas na Tabela 6. De acordo com Cruz et al. (2012), as progênies oriundas de progenitores com maior número de genes dominantes apresentam variância ($\widehat{V}_i$) mínima entre si e covariância mínima entre progenitor-progênie ($\widehat{W}_i$). Por outro lado, progenitores com alto número de alelos recessivos produzem progênies com elevada variância e covariância. Desta forma, a soma $\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$ é um indicativo da concentração relativa dos alelos dominantes e recessivos nos progenitores.

Tabela 5 - Estimativas das correlações entre os valores médios dos progenitores ($\bar{Y}_{ii}$) e da soma da covariância, entre médias dos genitores e médias da r-ésima linha, e da variância entre médias da r-ésima linha ($\hat{W}_i + \hat{V}_i$), valores esperados das coordenadas ($\hat{W}_R; \hat{V}_R$) e ($\hat{W}_D; \hat{V}_D$) e do valor predito para o progenitor com máxima concentração de alelos dominantes ($\hat{Y}_R; \hat{Y}_D$), para seis progenitores de soja, avaliados com seus F1's em esquema dialélico, no inverno e verão.

Caráter	Parâmetros genéticos				
	$r(\hat{W}_i + \hat{V}_i, \bar{Y}_{ii})$	$(\hat{W}_R; \hat{V}_R)$	$(\hat{W}_D; \hat{V}_D)$	Equação de predição	Limite ($\hat{Y}_R; \hat{Y}_D$)
DF	I	-0,0992	(20,7222; 25,2088)	$Y_{ii} = 57,996802 - 0,062505(W_i + V_i)$	(55,1259; 58,0116)
	V	0,9566	(59,8246; 51,3412)	$Y_{ii} = 36,674279 + 0,201647(W_i + V_i)$	(59,0905; 38,8529)
DM	I	0,7129	(18,6423; 187,0459)	$Y_{ii} = 117,494421 + 0,46829(W_i + V_i)$	(213,8161; 117,6675)
	V	0,8763	(75,0621; 71,6346)	$Y_{ii} = 104,112215 + 0,145942(W_i + V_i)$	(125,5215; 105,1734)
Prod	I	-0,5645	(11,7323; 23,1324)	$Y_{ii} = 11,299922 - 0,425135(W_i + V_i)$	(-3,5223; 10,9635)
	V	-0,5747	(18,8779; 39,8558)	$Y_{ii} = 22,874422 - 0,219448(W_i + V_i)$	(9,9854; 23,2295)

DF = dias para florescimento; DM = dias para maturação; Prod = produção (g/planta); I = inverno; V = verão.

Para o número de dias para maturação têm-se resultado similar ao número de dias para florescimento. As correlações entre $\hat{W}_i + \hat{V}_i$ e $\bar{Y}_{ii}$, tanto no inverno (0,7129) quanto no verão (0,8763), evidenciam que os alelos dominantes contribuíram para a redução do tempo de maturação da planta (Tabela 5). No inverno os progenitores TMG123RR e MSOY9144RR apresentaram maior concentração de genes dominantes, enquanto o progenitor RSF6563IPRO teve maior concentração de alelos recessivos e os demais apresentaram desvios de dominância bidirecionais (Figura 2C). Por outro lado, durante o verão, a maior concentração de alelos dominantes foi observada nos progenitores MSOY6101, RSF6563IPRO, TMG123RR e SYN9078RR, e maior concentração de alelos recessivos no progenitor MSOY9144RR (Figura 2D).

Em relação à produção de grãos, a correlação (r) de -0,5645 e -0,5747 para inverno e verão, respectivamente, indica que genes dominantes atuam para aumentar a expressão do caráter, todavia, não é de forma exclusiva (Tabela 5). Os progenitores MSOY6101, TMG123RR, SYN9078RR, TMG801 e MSOY9144RR foram os que manifestaram o maior número de alelos dominantes no inverno e apenas TMG123RR e SYN9078RR no verão (Figuras 2E e 2F), sendo os mais favoráveis para obtenção de linhagens superiores. As maiores concentrações de alelos recessivos foram observadas nos progenitores RSF6563IPRO no inverno e TMG801 e MSOY9144RR no verão.

Conforme os limites teóricos de seleção preditos, o progenitor com máxima homozigose dominante para o número de dias para florescimento deverá apresentar $\widehat{W}_i + \widehat{V}_i (= \widehat{W}_D + \widehat{V}_D)$ igual a -0,2372 no inverno e 10,80 no verão. Os progenitores MSOY6101 ($\widehat{W}_i + \widehat{V}_i = 3,97$) e SYN9078RR ($\widehat{W}_i + \widehat{V}_i = 16,65$), no verão e inverno, respectivamente, que apresentaram os menores valores de $\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$, ainda estão distantes dos valores preditos (Tabelas 5 e 6). A redução desse caráter pode ser alcançada com a maior concentração de alelos dominantes, e o menor período vegetativo esperado ($\widehat{Y}_D$) é 58,01 e 38,85 no inverno e verão, respectivamente.

Para o número de dias para a maturação o progenitor com máxima homozigose dominante deverá apresentar $\widehat{W}_D + \widehat{V}_D = 0,3695$ no inverno e $\widehat{W}_D + \widehat{V}_D = 7,27$ no verão. Neste caso, os progenitores que mais se aproximaram dos valores preditos foram TMG123RR e RSF6563IPRO. Então, o menor período da emergência à maturação, no inverno e verão, teve a expectativa de 117,67 e 105,17, respectivamente. Na produção de grãos é esperado que o progenitor com máxima concentração alelos dominantes apresente a soma $\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$ igual a 0,7914 e -1,62, no inverno e verão, respectivamente. Como os progenitores SYN9078RR, no verão; SYN9078RR e TMG123RR, no inverno, foram os mais próximos, estes foram também os mais promissores para aumentar essa característica.

Tabela 6 - Valores da soma da covariância entre médias dos genitores e médias da r-ésima linha, e da variância entre médias da r-ésima linha ($\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$) e média dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção por planta, obtidos por meio da metodologia de Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com seus F1's no inverno e verão.

Progenitor	$\widehat{W}_i + \widehat{V}_i^{1/}$					
	Dias para florescimento		Dias para maturação		Produção (g/planta)	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
MSOY6101	3,97	22,20	4,21	19,89	4,97	13,74
	(59,40)	(41,40)	(118,20)	(102,20)	(8,22)	(18,70)
RSF6563IPRO	12,50	25,17	6,66	8,61	10,51	15,75
	(52,17)	(37,30)	(120,40)	(107,50)	(5,27)	(16,10)
TMG123RR	12,07	35,56	0,992	-0,306	5,50	6,40
	(59,33)	(45,30)	(118,00)	(107,00)	(11,53)	(25,00)
SYN9078RR	14,98	16,65	2,62	14,49	0,9502	5,35
	(51,83)	(42,70)	(118,00)	(107,80)	(8,57)	(20,60)
TMG801	13,37	98,16	5,17	83,18	2,78	25,30
	(61,67)	(56,00)	(121,17)	(110,00)	(10,22)	(19,30)
MSOY9144RR	24,39	103,05	2,35	133,32	4,11	20,71
	(58,83)	(58,00)	(119,50)	(127,70)	(11,75)	(18,40)

^{1/}Valores entre parênteses referem-se a média fenotípica.

Resultados da avaliação da F2

Os resultados do teste de suficiência do modelo aditivo-dominante para a análise dialélica, baseada na avaliação dos progenitores e a geração F₂, são apresentados na Tabela 7. Foi possível observar que, apenas para a produção de grãos por planta houve significância do coeficiente de regressão ($P < 0,0149$). Entretanto, após a rotação dos eixos a 45°, não houve rejeição da hipótese $H_0: b'_0 = 0$, baseado em um novo teste. Conforme abordado nos resultados anteriores para o dialelo com os pais e F₁'s, falhas nas pressuposições do modelo aditivo-dominante sugerem a ocorrência de epistasia no

controle do caráter e, pelo fato de ter sido avaliadas populações segregantes, há de se considerar, também, a ocorrência de ligação fatorial.

Tabela 7 - Teste de suficiência do modelo aditivo-dominante com base na análise de regressão linear de $\hat{W}_i$ em $\hat{V}_i$ para os caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, em cruzamento dialélico de seis progenitores de soja, avaliados com a F_2 , conforme metodologia proposta por Hayman (1954).

Caráter	Regressão ($\hat{W}_i = \hat{a} + \hat{b}\hat{V}_i$)		
	$b \pm$ Variância	$t(H_0:b_1=1)$	$F=t^2(H_0:b'_0=0)^{1/}$
Dias para florescimento	$0,9129 \pm 0,1288$	-0,2424 ^{ns}	0,2362 ^{ns}
Dias para maturação	$0,6535 \pm 0,0780$	-1,2404 ^{ns}	0,2179 ^{ns}
Produção (g/planta)	$-0,3538 \pm 0,1039$	-4,1994*	0,5070 ^{ns}

^{1/}Teste F, com valores médios de $\hat{W}_i$ e $\hat{V}_i$, ponderados com a rotação 45° dos eixos. ^{ns} = não-significativo. *, significativo a 1% de probabilidade, pelo teste F e pelo teste t. b = coeficiente de regressão.

Na Tabela 8 constam os parâmetros genéticos estimados para os estudados. Apenas para número de dias para florescimento e número de dias para maturação, foi verificada significância dos componentes genéticos associados aos efeitos gênicos aditivos ($\hat{D}$) e não aditivos ($\hat{H}_1$ e $\hat{H}_2$), evidenciando que ambos atuam no controle genético destes caracteres. Para a produção de grãos, os efeitos de dominância ($\hat{H}_1$ e $\hat{h}^2$) foram significativos ($P < 0.05$), portanto estes efeitos foram mais importantes na determinação do caráter. As estimativas $\hat{D} - \hat{H}_1$ negativas e de alta magnitude, também reforçam a presença de efeitos gênicos de dominância sobressaindo os aditivos para todas as variáveis estudadas.

Para todos os caracteres, foi constatada a presença de sobredominância entre os genes que os controlam, assim, esses resultados diferem daqueles predominantes na análise com os F_1 's (Tabela 9 e Figura 3). Outro aspecto importante é que a distribuição dos alelos entre os progenitores ($\hat{H}_2/4\hat{H}_1$), foram próximas a 0,25 nos três caracteres, confirmando a distribuição simétrica destes. Ademais, os valores de simetria, estimados para dias para florescimento, com base nos progenitores e gerações F_2 foram próximos aqueles estimados a partir dos progenitores e F_1 's.

Tabela 8 - Estimadores dos componentes genéticos e ambiental ($\pm$ Desvio-Padrão) dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, obtidos por meio da metodologia de Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com a F_2 .

Componente	Caráter		
	Dias para florescimento	Dias para maturação	Produção (g/planta)
$\hat{D}$	53,55 $\pm$ 8,51*	82,67 $\pm$ 21,12*	8,87 $\pm$ 33,64
$\hat{H}_1$	260,36 $\pm$ 35,29*	549,99 $\pm$ 87,54*	651,42 $\pm$ 139,47*
$\hat{H}_2$	227,96 $\pm$ 77,22*	501,16 $\pm$ 191,55*	565,34 $\pm$ 305,19
$\hat{h}^2$	11,07 $\pm$ 21,22	50,65 $\pm$ 52,64	315,51 $\pm$ 83,86*
$\hat{F}$	55,61 $\pm$ 39,86	37,84 $\pm$ 98,89	38,99 $\pm$ 157,55
$\hat{D} - \hat{H}_1$	-208,81 $\pm$ 18,97*	-467,32 $\pm$ 47,07*	-642,55 $\pm$ 74,99*
ε	0,7949 $\pm$ 3,21	1,91 $\pm$ 7,98	21,01 $\pm$ 12,72

$\hat{D}$ = componente de variância devido aos efeitos aditivos; $\hat{H}_1$ = componente da variância devido aos efeitos gênicos não aditivos; $\hat{H}_2$ = componente da variância genética dos efeitos gênicos não aditivos, corrigida para a distribuição gênica; $\hat{h}^2$, componente quadrático determinado pela diferença de média entre híbridos e pais; $\hat{F}$ = componente genético da covariância entre os efeitos gênicos aditivos e não aditivos; $\hat{D} - \hat{H}_1$ = componente que expressa a diferença entre efeitos gênicos aditivos e dominantes; ε , componente da variância ambiental. ^{1/}Valores de t obtidos pela divisão da estimativa do efeito pelo seu respectivo desvio-padrão (SINGH e CHAUDHARY, 1979). ns = não-significativo. * = significativo (valores superiores a 1,96) a 5% de probabilidade.

A relação entre alelos dominantes/recessivos (K_D/K_R) e a estimativa do número de genes ou blocos gênicos que exibem dominância ($\hat{h}^2/\hat{H}_2$) também foram semelhantes aos obtidos com análise dos progenitores e F_1 's (Tabelas 4 e 9). Os resultados indicam a predominância de alelos dominantes e que um gene ou bloco gênico atua no controle dos caracteres em estudo.

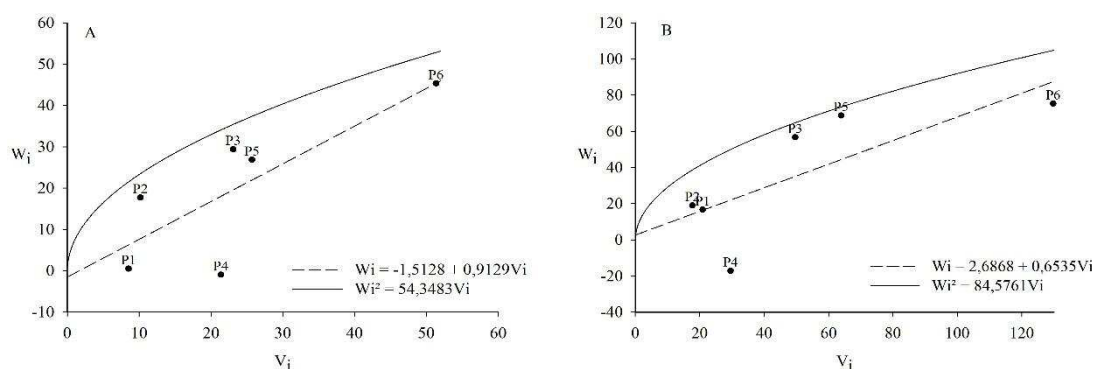
Os coeficientes de determinação no sentido amplo (h_A^2), em todos os caracteres foram superiores aos estimados na F_1 , confirmando a quase totalidade da variabilidade fenotípica, como sendo de natureza genotípica. Foi observado, também, que 56,96% e 39,58% da variabilidade do número de dias para florescimento e dias para maturação, respectivamente, ocorreu em função dos efeitos gênicos aditivos (Tabela 9). Para a produção de grãos o coeficiente de determinação no sentido restrito foi inferior ao observado nos F_1 's, embora esteja dentro do esperado para caracteres quantitativos e a geração avaliada.

Tabela 9 - Estimativas dos parâmetros genéticos e não-genéticos dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção de grãos por planta, obtidos por meio da metodologia de Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com a geração F₂.

Parâmetro	Caráter		
	Dias para florescimento	Dias para maturação	Produção (g/planta)
$(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$	1,1025	1,2897	4,2849
$\hat{H}_2/4\hat{H}_1$	0,2189	0,2278	0,2170
K_D/K_R	1,6160	1,1947	1,6901
$\hat{h}^2/\hat{H}_2$	0,0486	0,1011	0,5581
h_R^2	0,5696	0,3958	0,0375
h_A^2	0,9891	0,9890	0,8896

$(\hat{H}_1/\hat{D})^{0,5}$ = grau médio de dominância; $\hat{H}_2/4\hat{H}_1$ = distribuição dos alelos entre os progenitores (simetria); K_D/K_R = relação média do número de genes dominantes e recessivos; $\hat{h}^2/\hat{H}_2$ = número de genes que exibem dominância; h_R^2 = coeficiente de determinação no sentido restrito; e h_A^2 = coeficientes de determinação no sentido amplo.

A correlação entre os valores médios dos progenitores ($\bar{Y}_{ii}$) e da soma da covariância, entre médias dos genitores e médias da r-ésima linha, e da variância entre médias da r-ésima linha ($\hat{W}_i + \hat{V}_i$) foram positivas e de alta magnitude para o número de dias para florescimento (0,9767) e dias para maturação (0,9515), e negativa para a produção de grãos (-0,6394). Assim como na análise com F₁, permitiu inferir que os genes dominantes contribuíram para a redução do tempo para florescimento e maturação das plantas (Tabela 10). Os progenitores MSOY6101 e RSF6563IPRO foram os que mais contribuíram para o florescimento precoce das plantas e os mesmos progenitores somados ao progenitor SYN9078RR, foram os que mais contribuíram para a redução do tempo de maturação das plantas. Com maior concentração de alelos recessivos, o progenitor MSOY9144RR foi o de maior contribuição para o retardamento do florescimento e maturação (Figura 3).



1- MSOY6101
2- RSF6563IPRO
3- TMG123RR

4- SYN9078RR
5- TMG801
6- MSOY9144RR

Figura 3 - Regressões de $\widehat{W}_i$ em $\widehat{V}_i$ para os caracteres número de dias para florescimento (A) e números de dias para maturação (B) para progenitores de soja avaliados com suas progênes F₂, em Viçosa-MG, 2015.

Tabela 10 - Estimativas das correlações entre os valores médios dos progenitores ($\bar{Y}_{ii}$) e da soma da covariância, entre médias dos genitores e médias da r-ésima linha, e da variância entre médias da r-ésima linha ($\widehat{W}_i + \widehat{V}_i$), valores esperados das coordenadas ($\widehat{W}_R; \widehat{V}_R$) e ($\widehat{W}_D; \widehat{V}_D$) e do valor predito para o genitor com máxima concentração de alelos dominantes ($\widehat{Y}_R; \widehat{Y}_D$), para seis progenitores de soja, avaliados com a geração F₂ em esquema dialélico completo.

Caráter	Parâmetros genéticos				
	$r(\widehat{W}_i + \widehat{V}_i, \bar{Y}_{ii})$	($\widehat{W}_R; \widehat{V}_R$)	($\widehat{W}_D; \widehat{V}_D$)	Equação de predição	Limite ($\widehat{Y}_R; \widehat{Y}_D$)
DF	0,9767	(61,0038; 68,4745)	(-1,4762; 0,0401)	$\bar{Y}_r = 40,2164 + 0,2286(\widehat{W}_i + \widehat{V}_i)$	(69,8172; 39,8878)
DM	0,9515	(126,6777; 189,7371)	(2,7450; 0,0891)	$\bar{Y}_r = 117,3001 + 0,1192(\widehat{W}_i + \widehat{V}_i)$	(155,0228; 117,6380)

DF = dias para florescimento; DM = dias para maturação.

O progenitor com máxima homozigose dominante deverá apresentar $\widehat{W}_D + \widehat{V}_D$ igual a -1,48 para dias para florescimento e, 2,74 para dias para a maturação, cujos progenitores mais próximos são, respectivamente, MSOY6101 e SYN9078RR (Tabela 11). Então, os limites teóricos para seleção foram 38,89 a 69,81 para número de dias para florescimento e 117,64 a 155,02 para número de dias para maturação (Tabela 10). Em

comparação aos resultados obtidos a partir da análise dos progenitores e seus F_1 's, o limite inferior de dias para florescimento foi semelhante àquele obtido no verão e de dias para a maturação muito próximo daquele estimado para o inverno. Os limites superiores não foram tão próximos, porém, se mantiveram dentro do espaço paramétrico.

Tabela 11 - Valores da soma da covariância entre médias dos progenitores e médias da r -ésima linha, e da variância entre médias da r -ésima linha ($\hat{W}_i + \hat{V}_i$) e média dos caracteres dias para florescimento, dias para maturação e produção por planta, obtidos por meio da metodologia proposta por Hayman (1954), para seis progenitores de soja cruzados em esquema de dialelo completo e avaliados com a geração F_2 .

Progenitor	Caráter					
	Dias para florescimento		Dias para maturação		Produção (g/planta)	
	$W_i + V_i$	Média	$W_i + V_i$	Média	$W_i + V_i$	Média
MSOY6101	9,02	44,68	37,65	121,11	59,92	57,36
RSF6563IPRO	27,91	44,15	36,76	121,34	72,22	56,13
TMG123RR	52,50	52,19	106,36	129,69	19,28	55,08
SYN9078RR	20,44	44,53	12,39	121,56	30,21	59,85
TMG801	52,61	51,93	132,71	128,48	56,95	58,61
MSOY9144RR	96,71	63,07	205,16	144,93	92,16	44,68

Alelos dos dez locos descritos até o presente momento, em conjunto com o fotoperíodo (Cober et al., 1996) e temperatura (Cober et al., 2001), regulam o tempo para florescimento e maturidade em soja. Por ser uma planta de dias curtos, sob condições não indutivas, dias longos (> 14 h) e temperaturas elevadas (25 a 30 °C) os alelos dominantes E atrasam a floração, com a exceção do loco E6. Temperaturas mais baixas atenuam o efeito retardante dos alelos E sob fotoperíodos não indutivos (COBER et al., 2001).

Neste estudo, os resultados foram obtidos em cultivares de soja que se desenvolveram sob condições fotoperiódicas variando de 10 horas e 54 minutos no inverno a 13 horas e 13 minutos no verão, o que caracteriza fotoperíodo não indutivo. Portanto, os resultados diferem daqueles obtidos por Bernard (1971), Buzzell (1971), Buzzell e Voldeng (1980) e McBlain e Bernard (1987), que constataram serem os alelos dominantes os responsáveis pelo controle do ciclo tardio em condições de dias longos. No entanto, corroboram com os resultados obtidos por Hartwig e Kiihl (1979), Ray et al.

(1995), Bonato e Vello (1999b) e Zhao et al. (2016) para o loco E9/e9, sob condições fotoperiódicas próximas de 14 horas.

No caso da produção de grãos, o fato do caráter ser quantitativo não constitui impedimento para a análise via metodologia de Hayman (1954), desde que a espécie seja diploide, como o caso da soja, e atenda as pressuposições do modelo. Todavia, a presença de interações epistáticas no controle genético do caráter produção de grãos torna-se um perturbador no ajuste do modelo aditivo-dominante. Portanto é necessário a realização de novos estudos para determinar a eficiência da metodologia no estudo de caracteres dessa natureza. Outra opção a ser considerada é a transformação da escala dos dados e a realização de um novo teste de suficiência do modelo.

CONCLUSÕES

Os efeitos gênicos aditivos e de dominância foram importantes no controle genético do número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos por planta. O número de dias para florescimento e maturação, e produção de grãos nas gerações F₁, no inverno e verão, e F₂ no verão são determinados por alelos dominantes. Constatou-se dominância parcial preponderante para todos os caracteres na geração F₁ e sobredominância na geração F₂.

Os progenitores MSOY6101 e RSF6563IPRO tiveram a maior concentração de alelos favoráveis à redução do tempo para florescimento e maturação, e os progenitores TMG123RR e SYN9078RR para a produção de grãos. A maior contribuição para o retardamento do ciclo na geração F₂ foi proporcionada pelos progenitores TMG801 e MSOY9144RR.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C.A., STAPE, J.L., SENTELHAS, P.C., DE MORAES, G., LEONARDO, J., SPAROVEK, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorologische Zeitschrift, 22(6), 711-728.
- BARONA, M.A.A.; COLOMBARI FILHO, J.M.; SANTOS, V.S.; GERALDI, I.O. Epistatic effects on grain yield of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. Crop Breeding Applied and Biotechnolog, v. 12, p. 231-236, 2012.

BARONA, M.A.A; COLOMBARI FILHO, J.M.; GERALDI, I.O. Epistasia para a produção de grãos em soja. *Bragantia*, v. 68, p. 313-318, 2009.

BERNARD, R.L. Two major genes for time of flowering and maturity in soybeans. *Crop Science*, v. 11, p. 242-244, 1971.

BONATO, E.R.; VELLO, N.A.; E6, a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans. *Genetics and Molecular Biology*, v. 22, p. 229-232, 1999a.

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

BUZZELL, R.I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent-daylength conditions. *Canadian Journal of Genetic Cytology*, v. 13, p. 703-707, 1971.

BUZZELL, R.I.; VOLDENG, H.D. Inheritance of insensitivity to long day-length. *Soybean Genetics Newsletter*, v. 7, p. 26-29, 1980.

COBER, E.R.; MOLNAR, S.J.; CHARETTE, M.; VOLDENG, H.D. A new locus for early maturity in soybean. *Crop Science*, v. 50, p. 524-527, 2010.

COBER, E.R.; VOLDENG, H.D. A new soybean maturity and photoperiod sensitivity locus linked to E1 and T. *Crop Science*, v. 41, p. 698-701, 2001.

COBER, E.R.; TANNER, J.W.; VOLDENG, H.D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, near isogenic soybean lines. *Crop Science*, v. 36, p. 601-605, 1996.

CRUZ, C.D. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Scientiarum Agronomy*, v. 35, p. 271-276, 2013.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. v.1, 4 ed. Editora UFV, Viçosa, 2012. 514p.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E. Stages on soybean development. Iowa State University/Cooperative Extension Service, Ames, 1977. 11p. (Special Report, 80).

HARTWIG, E.; KIIHL, R.A.S. Identification and utilization of a delayed flowering character in soybeans for short-day conditions. *Field Crops Research*, v. 2, p. 45-51, 1979.

HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, v. 39, p. 789-809, 1954.

JINKS, J.L. The F2 and backcross generations from a set of diallel crosses. *Heredity*, v. 10, p. 1-30, 1956.

KONG, F.; NAN, H.; CAO, D.; LI, Y.; WU, F.; WANG, J.; LU, S.; YUAN, X.; COBER, E.R.; ABE, J.; LIU, B. A new dominant gene E9 conditions early flowering and maturity in soybean. *Crop Science*, v. 54, p. 2529-2535, 2014.

MCBLAIN, B.A.; BERNARD, R.L. A new gene affecting the time of maturity in soybean. *Journal of Heredity*, v. 78, p. 160-162, 1987.

NOVAIS, R.F.; NEVES, J.C.L.; BARROS, N.F. Ensaio em ambiente protegido. In: OLIVEIRA, A.J.; GARRIDO, W.E.; ARAUJO, J.D; LOURENÇO, S. (Coord.) Métodos de pesquisa em fertilidade do solo. EMBRAPA, Brasília, 1991. 392p.

RAY, J.D.; HINSON, K.; MANKONO, E.B.; MALO, F.M. Genetic control of a long-juvenile trait in soybean. *Crop Science*, v. 35, p. 1001-1006, 1995.

SINGH, R.K.; CHAUDHARY, B.D. Biometrical methods in quantitative genetic analysis. Kalyani Publishers, New Delhi, 1979. 304p.

TOLEDO, J.F.F.; KIIHL, R.A.S. Análise do modelo genético envolvido no controle de dias para o florescimento em soja. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 17, p. 623-631, 1982.

TSUBOKURA, Y.; WATANABE, S.; XIA, Z.; KANAMORI, H.; YAMAGATA, H.; KAGA, A.; KATAYOSE, Y.; ABE, J.; ISHIMOTO, M.; HARADA, K. Natural variation in the genes responsible for maturity loci E1, E2, E3 and E4 in soybean. *Annals of Botany*, v. 113, p. 429-441, 2014.

VIANELLO, R.L., ALVES, A.R. Meteorologia básica e aplicações. 2 ed. Editora UFV, Viçosa, 2013. 460p.

XU, M.; XU, Z.; LIU, B.; KONG, F.; TSUBOKURA, Y.; WATANABE, S.; XIA, Z.; HARADA, K.; KANAZAWA, A.; YAMADA, T.; ABE, J. Genetic variation in four maturity genes affects photoperiod insensitivity and PHYA-regulated post-flowering responses of soybean. *BMC Plant Biology*, v. 13, p. 1-14, 2013.

YAMANAKA, N.; NINOMIYA, S.; HOSHI, M.; TSUBOKURA, Y.; YANO, M.; NAGAMURA, Y.; SASAKI, T.; HARADA, K.; An informative linkage map of soybean reveals QTLs for flowering time, leaflet morphology and regions of segregation distortion. *DNA Research*, v. 8, p. 61-72, 2001.

YANG, Z.; XIN, D.; LIU, C.; JIANG, H.; HAN, X.; SUN, Y.; QI, Z.; HU, Z.; CHEN, Q. Identification of QTLs for seed and pod traits in soybean and analysis for additive effects and epistatic effects of QTLs among multiple environments. *Molecular Genetics Genomics*, v. 288, p. 651-667, 2013.

ZHAO, C.; TAKESHIMA, R.; ZHU, J.; XU, M.; SATO, M.; WATANABE, S.; KANAZAWA, A.; LIU, B.; KONG, F.; YAMADA, T.; ABE, J. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus E9 is a leaky allele of FT2a, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biology*, v. 16, p. 1-15, 2016.

CAPÍTULO 3 - SELEÇÃO ENTRE E DENTRO DE POPULAÇÕES SEGREGANTES DE SOJA VIA BLUP INDIVIDUAL SIMULADO (BLUPIS)

RESUMO

O emprego de metodologias com maior acurácia estatística na seleção de genótipos pode proporcionar ganhos substanciais aos programas de melhoramento genético. O objetivo desse estudo foi avaliar a adequação da metodologia BLUP individual simulado (BLUPIS) na seleção dentro de populações segregantes de soja. Quinze populações segregantes foram avaliadas a campo, durante a safra 2014/2015. Dados das características produção de grãos (g/planta), dias para florescimento e maturação (Ciclo), estes dois últimos subdividido em ciclo precoce e ciclo tardio. As avaliações foram obtidas a nível individual. Foi considerado 200, o número de indivíduos selecionados na melhor família para cada característica. O desempenho do BLUPIS em relação ao BLUP individual (BLUPI) foi comparado por regressão linear simples. Para todas as características estudadas, os percentuais de indivíduos selecionados nas três melhores populações variaram de 67% a 92% do total de indivíduos selecionados. A eficiência de seleção de populações seguida da seleção de indivíduos via BLUPIS em relação à seleção individual foi de 4,66, 1,46 e 1,46 para os caracteres produção de grãos, dias para florescimento e ciclo, respectivamente. Houve concordância plena entre as metodologias BLUP individual simulado (BLUPIS) e BLUP individual (BLUPI) apenas para a produção de grãos. A seleção das melhores populações seguida da seleção aleatória de indivíduos dentro das populações foi mais eficiente que a seleção individual para todos os caracteres estudados. O BLUPIS contribui para a seleção de indivíduos em números representativos das melhores populações, como consequência, pode aumentar os ganhos dos programas de melhoramento genético da soja.

Palavras chave: *Glycine max*, seleção individual, REML/BLUP, produção de grãos.

INTRODUÇÃO

Nos programas de melhoramento genético da soja, a seleção de genótipos é realizada com base nos valores fenotípicos, aos quais confundem os valores genotípicos e ambientais (PINHEIRO et al., 2013). Assim, o uso de metodologias com maior acurácia

estatística é uma alternativa, principalmente quando se trabalha com características com ampla variabilidade genética (CARGNIN et al., 2008; ANDRADE et al., 2016). A melhor predição não viesada (BLUP), proposta por Henderson (1975) com uso de componentes de variância estimados via máxima verossimilhança restrita (REML) (Patterson e Thompson, 1971) representam potencial avanço no melhoramento de culturas anuais.

O uso de modelos mistos do tipo REML/BLUP é fundamental para a predição de valores genéticos aditivos e genotípicos, tanto intra quanto interpopulacionalmente (RESENDE, 2000). Essa abordagem permite a predição acurada e não viesada dos valores genéticos, propicia informações específicas sobre o mérito da progênie e de indivíduos nas progênies, com vantagem para experimentos desbalanceados. Além disso, considera até mesmo o ambiente da repetição onde está localizado o indivíduo (RESENDE, 2007). Segundo Resende (2004), o emprego do BLUP maximiza a acurácia seletiva, minimiza o erro de predição, fornece valores genéticos não viciados, maximiza o ganho genético por ciclo de seleção e a probabilidade de seleção do melhor entre dois ou mais genótipos.

O método REML/BLUP tem sido amplamente usado no melhoramento de culturas perenes como eucalipto (Rocha et al., 2007), café (Pereira et al. 2013) e *Jatropha curcas* (SPINELLI et al., 2015). Apesar da menor frequência de uso no melhoramento de espécies anuais, o método já foi empregado em algumas culturas como amendoim (Luz et al., 2010), triticale (Gowda et al., 2013), trigo (Pimentel et al., 2014) e milho pipoca (VIANA et al., 2014).

No melhoramento da soja também há relatos acerca da utilização de REML/BLUP na predição de valores genéticos. Panter e Allen (1995) estudaram a precisão da metodologia BLUP em relação aos quadrados mínimos na identificação de linhas superiores. Além disso, estudaram os ganhos em precisão no método BLUP pela inclusão das informações dos parentais, e verificaram que, devido ao elevado relacionamento genético entre os cruzamentos, as informações dos parentais pouco contribuíram para aumentar a precisão do BLUP. De acordo com Pinheiro et al. (2013) a inclusão da matriz de parentesco resultou na seleção de progênies diferentes e em maior acurácia na predição dos valores genéticos. Andrade et al. (2016) empregaram a metodologia BLUP e técnicas multivariadas para selecionar genótipos de soja derivados de cruzamentos entre soja convencional e transgênica. Segundo os autores, a combinação entre as metodologias contribuiu para a seleção de genótipos de alta performance para serem avançados no programa de melhoramento.

Cruzamentos entre parentais superiores, seguido da seleção das melhores populações segregantes, que pode ser acompanhada da seleção de indivíduos ou não, é

um procedimento clássico no melhoramento da soja. Em virtude do grande número de populações avaliadas anualmente, o melhorista deve concentrar seus esforços naquelas notadamente superiores. O método ótimo para a seleção seria através dos valores genotípicos preditos pelo BLUP individual que pode usar simultaneamente informações de família e nível individual para seleção (RESENDE, 2002). Todavia, a obtenção dos dados a nível de indivíduo requer tempo e recursos.

Sob estas condições, um método prático de seleção proposto por Resende e Barbosa (2006) para cana-de-açúcar, poderia ser usado no melhoramento da soja para maximização do ganho. O método de seleção chamado BLUP individual simulado (BLUPIS), objetiva promover a determinação dinâmica do número de indivíduos selecionados por família, considerando o BLUP como efeito genotípico de família. Adicionalmente, segundo os autores, o método não depende da avaliação de plantas individuais dentro da parcela, indica o número de indivíduos a serem selecionados para cada população, o número total de indivíduos a serem avaliados e o número de famílias envolvidas com os indivíduos selecionados.

Diante do exposto, o objetivo desse estudo foi avaliar a adequação da metodologia BLUPIS na seleção dentro de populações segregantes de soja.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção dos dados fenotípicos

Foram utilizadas 15 populações F₂ oriundas de cruzamentos biparentais, realizados no Programa de melhoramento genético da soja, da Universidade Federal de Viçosa, no município de Viçosa, Minas Gerais, Brasil, na safra 2013/2014.

O experimento foi conduzido no Campo Experimental Prof. Diogo Alves de Melo, localizado no Campus Universitário, em Viçosa, Minas Gerais, no ano agrícola 2014/2015. Geograficamente está localizado a 20° 46' latitude sul e 42° 52' de longitude oeste. O clima da região é, conforme classificação de Köppen, do tipo Cwa, ou seja, clima subtropical úmido com inverno seco. A precipitação média é inferior a 60 mm em pelo menos um mês dessa estação do ano. Apresenta verão quente e a temperatura média do mês mais quente deverá ser superior a 22 °C.

Os tratamentos foram representados por 15 populações segregantes obtidas a partir de cruzamento dialélico completo balanceado e seus seis genitores (Tabela 1). O solo foi

adubado com 200 kg ha⁻¹ com uma fórmula contendo 4% de N, 14% de P₂O₅ e 8% de K₂O.

Tabela 1 - Relação das populações segregantes de soja, com seus respectivos cruzamentos e número de indivíduos F₂ avaliados quanto aos caracteres produtividade de grãos, dias para florescimento e ciclo, em Viçosa na safra 2014/2015.

População	Parentais	Número de indivíduos F ₂ avaliados
1	MSOY6101 x RSF6563IPRO	236
2	MSOY6101 x TMG123RR	265
3	MSOY6101 x SYN9078RR	197
4	MSOY6101 x TMG801	211
5	MSOY6101 x MSOY9144RR	262
6	RSF6563IPRO x TMG123RR	187
7	RSF6563IPRO x SYN9078RR	235
8	RSF6563IPRO x TMG801	226
9	RSF6563IPRO x MSOY9144RR	211
10	TMG123RR x SYN9078RR	209
11	TMG123RR x TMG801	240
12	TMG123RR x MSOY9144RR	221
13	SYN9078RR x TMG801	213
14	SYN9078RR x MSOY9144RR	188
15	TMG801 x MSOY144 RR	222
Total		3323

A semeadura foi realizada em novembro de 2014, no delineamento de blocos casualizados, com três repetições. Populações e cultivares foram avaliadas em parcelas contendo três linhas com 6 m de comprimento, espaçadas a 0,7 m. Em cada parcela foram distribuídas 140 sementes, resultando numa densidade de semeadura de aproximadamente 8 sementes por metro linear. Todos os tratamentos culturais obedeceram às recomendações técnicas para a cultura.

As características avaliadas a nível individual foram produção de grãos (g/planta), número de dias para florescimento e ciclo (dias). O número de dias para o florescimento correspondeu ao período (dias) decorrido entre a emergência da plântula e o surgimento

da primeira flor na haste principal; o ciclo correspondeu ao número de dias decorridos entre a emergência da plântula e maturação plena (plantas com 95% de vagens que tenha atingido a cor de vagem madura). Para o número de dias para florescimento e ciclo a seleção foi praticada nos dois sentidos, ou seja, para seleção de plantas precoces e tardias.

Procedimentos para análise dos dados

Os dados foram analisados usando máxima verossimilhança restrita/melhor predição linear não viesada (REML/BLUP). O REML foi utilizado para estimar os componentes de variância e o BLUP foi utilizado para predizer os valores genotípicos. O modelo descrito a seguir foi utilizado para estimar o efeito genotípico de cada população, necessários para aplicar o método de seleção BLUP individual simulado (BLUPIS):

$$y = Xf + Za_1 + Wa_2 + Ta_3 + e$$

em que y é o vetor de dados, f é o vetor dos efeitos assumidos como fixos somados à média geral, a_1 é o vetor dos efeitos do fator aleatório 1, a_2 é o vetor dos efeitos do fator aleatório 2, a_3 é o vetor dos efeitos do fator aleatório 3, e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos. Este modelo se baseia na soma dos efeitos de população F_2 mais os efeitos de indivíduo dentro de população. Além disso, é possível obter a estimativa da variabilidade genética média dentro de população (σ_{gd}^2) e da correspondente herdabilidade (h_{adpop}^2), conforme Resende et al. (2016), a serem utilizados para obtenção dos valores de BLUP individual (BLUPI).

O BLUP individual simulado (BLUPIS) estima o número de indivíduos (n) a ser selecionado em cada família (k) baseado na seguinte equação proposta por Resende e Barbosa (2006):

$$n_k = \frac{\hat{g}_k}{\hat{g}_j} n_j$$

onde $\hat{g}_k$ corresponde ao valor genotípico associado a população k e n_j é igual ao número de indivíduos selecionados na melhor população. Neste trabalho foi considerado 200 indivíduos selecionados na melhor população, para cada característica, com o objetivo de obter o melhor desempenho do método BLUPIS em comparação ao BLUPI (SILVA et

al., 2015). O método elimina automaticamente as populações com efeito genotípico negativo, ou seja, aquelas abaixo da média geral do experimento.

O valor genotípico de cada indivíduo dentro da família, utilizado no método de seleção BLUPI, foi predito pelo ajuste do seguinte modelo:

$$y = Xr + Zg + Wp + e$$

onde, y é o vetor de dados r é o vetor dos efeitos de repetição (assumidos como fixos) somados à média geral, g é o vetor dos efeitos genotípicos de populações (assumidos como aleatórios), p é o vetor dos efeitos de parcela, e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos (RESENDE, 2007). A seleção dos indivíduos pelo procedimento BLUPI foi realizada a partir da classificação do valor genotípico de todos os indivíduos avaliados, tomando como base o mesmo número de genótipos indicados para a seleção por meio do método BLUPIS.

As análises estatísticas foram realizadas usando o software SELEGEN-REML/BLUP (RESENDE, 2007).

Para o método BLUPI o ganho de seleção foi obtido a partir da média dos valores genéticos aditivos dos indivíduos selecionados. Neste caso, a seleção baseada na informação de população e indivíduo, com o ordenamento dos melhores indivíduos do experimento equivalente a seleção massal. No caso do BLUPIS é considerado primeiramente a seleção das melhores populações, com informação dentro, obtida por meio de amostragem. O ganho de seleção com a metodologia BLUPIS foi estimado por meio da técnica de reamostragem *bootstrap*, onde o número de indivíduos a ser selecionado, em cada população, foi amostrado mil vezes, ao nível de 95% de significância.

Para a comparação da eficiência entre os dois métodos, foi realizada análise de regressão linear simples, sugerida por Silva et al. (2015), como segue:

$$Y_i = \beta_0 + \beta_1 X_i + \varepsilon_i$$

em que Y_i é o número de indivíduos selecionados pelo método BLUPI na i -ésima população; X_i é o número de indivíduos indicados para seleção pelo método BLUPIS na i -ésima população; β_0 é o intercepto; β_1 é o coeficiente de regressão e ε_i é o

erro aleatório. As análises de regressão foram realizadas usando o software Genes (CRUZ, 2013).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

De acordo com a análise de deviance houve significância dos efeitos de genótipos, parcelas e progenitores para as características dias para florescimento e ciclo ($P < 0,05$). Para a produção de grãos houve significância dos efeitos de genótipos ($P < 0,10$) e parcelas ($P < 0,05$). Portanto, os respectivos componentes de variância aditiva e coeficientes de herdabilidades foram estatisticamente diferentes de zero, o que demonstra existência de variabilidade genética e possibilidade de ganhos com a seleção para todos os caracteres. Além disso, como pode ser observado na Tabela 2, o coeficiente de endogamia devido à diferenciação entre populações (F_{ST}) para a produção de grãos foi de 0,75, numa escala de zero a um. De acordo com Resende et al. (2016), o F_{ST} fornece o grau de diferenciação ou divergência entre as populações, então, alta magnitude deste parâmetro indica grande divergência genética.

O coeficiente de determinação dos efeitos de parcela ($C2_{\text{parc}}$) é considerado uma medida da qualidade experimental e quantifica a variação ambiental entre parcelas dentro de blocos. Seus baixos valores observados (0,55 a 1,96%) indicam baixa variabilidade entre parcelas dentro de blocos e, conseqüentemente, baixa correlação ambiental entre plantas dentro da parcela. Assim, como verificado por Pimentel et al. (2014), a contribuição expressiva da variância fenotípica, observada dentro de parcela, para a variância fenotípica total ratifica esse resultado e mostra que a maioria da variação ambiental encontra-se dentro de parcelas.

Os parâmetros genéticos estimados para as características produção de grãos, dias para florescimento e ciclo são apresentados na Tabela 2. De maneira geral, as estimativas de herdabilidade restrita da F_2 entre populações ($h^2_{aF_2}$) e herdabilidade média restrita dentro de população (h^2_{adpop}), para a produção de grãos foram de baixas magnitudes. Isto é razoável considerando que se trata de populações F_2 , onde ainda é manifestado grande efeito de dominância, sob tais circunstâncias o coeficiente associado a variância aditiva (σ_a^2) é sempre igual à unidade.

Tabela 2 - Estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos para as características produção (g/planta), dias para florescimento e ciclo (dias) para 15 populações segregantes de soja em Viçosa, safra 2014/2015.

Parâmetros ¹	Produção (g/planta)	Dias para florescimento	Ciclo (dias)
σ_{aF2}^2	25,0436	20,9175	41,5420
σ_{parc}^2	46,8270	1,5187	4,4566
σ_{ap}^2	33,3078	61,7667	132,3619
σ_e^2	1174,8720	40,5887	68,1459
σ_f^2	1246,7426	63,0250	114,1445
σ_{fp}^2	1255,0069	103,8741	204,9644
h_{aF2}^2	0,0201	0,3319	0,3639
h_{ap}^2	0,0265	0,5946	0,6458
CVg(%)	8,8552	8,9382	4,9556
CVe(%)	60,6522	12,4509	6,3471
C2parc(%)	0,5500	1,9600	1,8500
F _{ST}	0,7519	0,3387	0,3139
σ_{a0}^2	16,6539	30,8833	66,1809
σ_{ad}^2	4,1321	20,4246	45,4099
h_{adpop}^2	0,0035	0,5032	0,6664
σ_{at}^2	29,1757	41,3421	86,9519
h_{at}^2	0,0234	0,6560	0,7618
h_{mp}^2	0,7124	0,9504	0,9458
$r_{\hat{a}ai}$	0,1417	0,5761	0,6033
$r_{\hat{a}apop}$	0,9453	0,9980	0,9976
$r_{\hat{a}aed}$	0,6604	0,8400	0,8806
Média geral	56,5131	51,1685	130,0606

¹Variância aditiva (σ_{aF2}^2); variância ambiental entre parcelas (σ_{parc}^2); variância aditiva dos progenitores (σ_{ap}^2); variância residual (σ_e^2); variância fenotípica individual (σ_f^2); variância fenotípica dos progenitores (σ_{fp}^2); herdabilidade individual no sentido restrito da F2 (h_{aF2}^2); herdabilidade individual no sentido restrito dos progenitores (h_{ap}^2); coeficiente de variação genética entre populações (CVg); coeficiente de variação ambiental (CVe); coeficiente de determinação dos efeitos de parcela (C2parc); coeficiente de endogamia devido à diferenciação entre populações (F_{ST}); variância genética aditiva original da população de progenitores (σ_{a0}^2); variância genética média dentro de população (σ_{ad}^2); herdabilidade média restrita dentro de população (h_{adpop}^2); variância genética total (σ_{at}^2); herdabilidade total (h_{at}^2); herdabilidade média de população (h_{mp}^2); acurácia da seleção individual ou massal ($r_{\hat{a}ai}$); acurácia da seleção de populações ($r_{\hat{a}apop}$) e acurácia da seleção combinada entre e dentro ($r_{\hat{a}aed}$).

Segundo Pimentel et al. (2014), herdabilidades individuais de baixa magnitude dentro de populações podem ser interpretadas como informação adicional às herdabilidades entre populações, quando o método BLUP individual é usado. Assim, as herdabilidades individuais dentro de populações obtidas para dias para florescimento e

ciclo total apresentaram magnitude considerável. Esses valores podem contribuir para maior ganho com o BLUP individual, em comparação ao BLUP de populações.

A acurácia da seleção individual (massal), considerando a classificação de Resende e Duarte (2007), foi baixa para a produção de grãos e moderada para dias para florescimento e ciclo, evidenciando que a possibilidade de ganho com seleção individual para a produção de grãos é baixa. Considerando a seleção de populações as acurácias foram muito altas para os três caracteres e, portanto, possibilita a obtenção de maiores ganhos com a seleção. Para a seleção combinada, entre e dentro de populações a acurácia seletiva foi moderada para a produção de grãos e alta para o número de dias para florescimento e ciclo total. Esses resultados mostraram que a seleção entre e dentro proporcionou maiores ganhos que a seleção individual, baseado na seleção dos melhores indivíduos. A eficiência de seleção, obtida pela razão entre a acurácia de seleção entre e dentro e acurácia de seleção individual, foi de 4,66, 1,46 e 1,46 para os caracteres produção de grãos, dias para florescimento e ciclo, respectivamente. Em outras palavras, é possível obter ganhos adicionais de até 400% com a combinação da informação de população e indivíduo em comparação à seleção individual.

A seleção combinada, entre e dentro pelo método BLUPIS, para a produção de grãos determinou a seleção de 649 (19,53%) indivíduos distribuídos nas dez melhores populações (8, 6, 10, 15, 1, 9, 4, 7, 3 e 13), ou seja, aquelas populações que apresentaram efeito genotípico positivo (Tabela 3). Pelo método BLUPI a seleção do mesmo número de indivíduos envolveu sete das melhores populações (8, 6, 10, 15, 1, 9 e 4). De acordo com Resende e Barbosa (2006) o valor genotípico, que corresponde à soma do efeito genotípico e a média geral, é o melhor parâmetro para descrever a superioridade de um determinado cruzamento. Logo, espera-se que nestas famílias encontram-se os melhores indivíduos.

Do número total de indivíduos selecionados pelo método BLUPI, 622 (95,84%) pertencem às três melhores populações (8, 6 e 10), enquanto os quase 5% restantes foram selecionados nas outras quatro populações. Esses resultados evidenciam a baixa contribuição do método BLUPI para a manutenção da variabilidade genética entre os indivíduos selecionados. O que é indesejável para um programa de melhoramento, que ao obter suas linhagens elites precisar recombiná-las para dar continuidade ao programa.

Tabela 3 - Valores dos efeitos genotípicos ($\hat{g}_j$), valor genotípico de população individual ($\mu + \hat{g}_j$) em ordem decrescente, e número de indivíduos selecionados usando BLUPIS e BLUPI, para a característica produção de grãos (g/planta), em populações segregantes de soja.

População	$\hat{g}_j$	$\mu + \hat{g}_j$	BLUPIS	BLUPI
8	5,5618	62,0749	200	226
6	5,5128	62,0259	198	187
10	2,2515	58,7646	81	209
15	1,1583	57,6714	42	18
1	1,1078	57,6209	40	6
9	1,0077	57,5207	36	2
4	0,6326	57,1457	23	1
7	0,4499	56,9630	16	0
3	0,2004	56,7135	7	0
13	0,1764	56,6895	6	0
12	-0,1325	56,3806	0	0
11	-0,5695	55,9436	0	0
14	-2,3762	54,1369	0	0
5	-6,5374	49,9757	0	0
2	-8,4435	48,0696	0	0
Total			649	649
GS(%)			2,39 [2,21; 2,57] ^{1/}	8,73

^{1/}Intervalo de confiança ao nível de 95% de probabilidade, estimado pelo método de reamostragem *bootstrap*, na seleção aleatória, em cada população, do número de indivíduos estabelecidos pelo método BLUPIS, com mil repetições.

No procedimento BLUPIS, mais de 70% dos indivíduos selecionados foram distribuídos entre as três populações com destacado efeito genotípico em relação às demais. Esses resultados sugerem que os genitores envolvidos nestes cruzamentos apresentaram alta capacidade específica de combinação, devido a complementariedade proporcionada pela presença de alelos favoráveis à característica. Outro aspecto relevante é que, essas três populações compartilham como progenitor a cultivar RSF6563IPRO, sugerindo que tal progenitor possui certa capacidade geral combinatória e, portanto, possui alelos favoráveis a produção de grãos não encontrados nos outros progenitores.

Os ganhos estimados com a seleção a partir das duas metodologias BLUPIS (2,39%) e BLUPI (8,73%), foram superiores aos obtidos por Barros et al. (2016) ao praticar a seleção em genótipos de soja na geração F3 com diferentes capacidades de ramificação lateral. Porém, foram inferiores aos ganhos obtidos por Reis et al. (2000) e

Costa et al. (2008). Nestes estudos, os autores selecionaram progênies nas gerações F₃ e F₅ que, pelo fato de avançarem por mais gerações de endogamia, exploraram maior fração da variância aditiva total (1,5 ~ 1,8) que, por sua vez, possibilita a obtenção de maiores ganhos com a seleção.

As populações 7, 1, 6, 2, 8, 9 e 3 tiveram valores de efeito genotípico ($\hat{g}_j$) negativos para a característica dias para florescimento precoce (Tabela 4). Nesse caso, estas populações apresentaram potencial para redução dessa característica, o que pode ser uma alternativa para a redução do ciclo total (GAVIOLI et al., 2008). Por outro lado, as populações que tiveram valores genotípicos positivos (4, 5, 12, 10, 11, 14, 13, e 15) são aquelas com maior tempo médio para o florescimento. Uma vantagem comparativa do BLUPIS em relação ao BLUPI é que este elimina automaticamente famílias com efeito genotípico negativo, considerando o sentido da seleção, ou seja, aquelas que apresentam efeito genotípico abaixo da média do experimento. De acordo com Resende e Barbosa (2006) isto é razoável, pois, a probabilidade de obtenção de um indivíduo superior em uma destas famílias é considerada muito baixa. Logo, a seleção de indivíduos por este método pode apresentar substancial ganho para o melhoramento da característica em questão.

Foram selecionados 751 indivíduos para florescimento precoce, que corresponde a intensidade ou pressão de seleção de 22,60% (Tabela 4). Pelo método BLUPIS estes indivíduos foram selecionados nas oito populações que apresentaram efeito genotípico negativo, já no método BLUPI o mesmo número de indivíduos foi selecionado em 14 populações, incluindo aquelas que apresentaram efeito genotípico favorável ao retardamento do florescimento.

Quando a seleção foi praticada no sentido contrário, ou seja, para prolongar o tempo para florescimento, foram selecionados 447 (13,45%) indivíduos de oito populações no método BLUPIS e 14 populações pelo método BLUPI (Tabela 4). Considerando esta última, dos 447 indivíduos selecionados, aproximadamente 10% foram selecionados em quatro populações que apresentaram efeito genotípico favorável ao florescimento precoce e, portanto, tendem a reduzir o ganho de seleção.

Tabela 4 - Valores dos efeitos genotípicos ($\hat{g}_j$), valor genotípico de população individual ($\mu + \hat{g}_j$) em ordem decrescente, e número de indivíduos selecionados usando BLUPIS e BLUPI, para a característica dias para florescimento, separado em precoce e tardio, em populações segregantes de soja.

População	$\hat{g}_j$	$\mu + \hat{g}_j$	BLUPIS	BLUPI
Dias para florescimento precoce				
7	-6,5889	44,5795	200	158
1	-6,0996	45,0689	185	158
6	-3,9700	47,1985	121	80
2	-3,8559	47,3126	119	72
8	-2,0190	49,1495	61	72
9	-1,7796	49,3889	54	67
3	-0,3643	50,8042	11	19
4	0,5014	51,6699	0	29
5	0,6851	51,8536	0	33
12	1,1757	52,3442	0	17
10	1,3299	52,4984	0	19
11	1,3369	52,5054	0	17
14	4,0810	55,2495	0	6
13	4,5165	55,685	0	4
15	11,0507	62,2192	0	0
Total			751	751
GS(%)			0,42 [-2,20; 1,54] ^{1/}	14,80
Dias para florescimento tardio				
15	11,0507	62,2192	200	169
13	4,5165	55,6850	82	47
14	4,0810	55,2495	74	45
11	1,3369	52,5054	24	31
10	1,3299	52,4984	24	18
12	1,1757	52,3442	21	29
5	0,6851	51,8536	12	44
4	0,5014	51,6699	9	17
3	-0,3643	50,8042	0	14
9	-1,7796	49,3889	0	23
8	-2,0190	49,1495	0	6
2	-3,8559	47,3126	0	0
6	-3,970	47,1985	0	2
1	-6,0996	45,0689	0	1
7	-6,5889	44,5795	0	1
Total			447	447
GS(%)			14,95 [11,98; 17,94] ^{1/}	25,18

^{1/}Intervalo de confiança ao nível de 95% de probabilidade, estimado pelo método de reamostragem *bootstrap*, na seleção aleatória, em cada população, do número de indivíduos estabelecidos pelo método BLUPIS, com mil repetições.

Os resultados obtidos para o ciclo total foram semelhantes aqueles obtidos para o número de dias para florescimento. Das 15 populações estudadas, oito (2, 1, 7, 6, 10, 11, 8 e 5) apresentaram efeitos genotípicos negativos, portanto, favoráveis à seleção para redução do número de dias decorrentes entre a emergência e completa maturação das plantas (Tabela 5). O método BLUPIS estabeleceu a seleção de 19,47% (647) do número total de indivíduos, distribuídos em oito populações, enquanto a seleção deste mesmo número de indivíduos pelo BLUPI envolveu apenas três populações. A seleção dos 647 indivíduos nas três melhores populações, inicialmente parece ser vantajosa, pois proporciona elevado ganho genético, 5,7% contra 1,19% obtido com a seleção aleatória via BLUPIS. Todavia, recai sobre essa estratégia a menor acurácia seletiva já apresentada e a baixa contribuição para a manutenção da variabilidade genética no programa de melhoramento.

Na seleção para prolongamento do ciclo (ciclo tardio), foram selecionados 330 (9,93%) indivíduos em sete populações 15, 13, 14, 3, 4, 12, e 9 (Tabela 5). No entanto, com a seleção baseada no método BLUPI, o mesmo número de plantas foi selecionado em seis das 15 populações, incluindo duas populações (5 e 8) que tiveram efeito genotípico favorável à maturação precoce. Analogamente ao exposto para o número de dias para florescimento, o número de populações envolvidas na seleção remeteria a ideia de contribuição para a alta variabilidade genética entre as famílias a serem avançadas para próxima geração. Contudo, o avanço desses indivíduos traria grandes problemas ao melhorista, por estar selecionando, também, populações que contribuem para diminuir a média da característica. Além disso, a segregação dentro de famílias demandaria mais mão de obra para a realização de uma nova etapa de seleção para ciclo durante a próxima geração.

Na seleção para ciclo, tanto precoce quanto tardio, os ganhos obtidos com a seleção via BLUPI (5,70 e 11,39%) foram superiores aos ganhos via BLUPIS (1,19 e 3,49%). Entretanto, é preciso ressaltar que na seleção via BLUPI para ciclo precoce, todos os indivíduos selecionados pertenciam às três melhores populações; e para ciclo tardio essa relação foi de 98%. Logo, é compreensível a superioridade dos ganhos com a seleção pelo BLUPI, embora estes sejam de difícil alcance devido à inviabilidade da avaliação individual de plantas nos programas de melhoramento genético da soja.

Tabela 5 - Valores dos efeitos genotípicos ($\hat{g}_j$), valor genotípico de população individual ($\mu + \hat{g}_j$) em ordem decrescente, e número de indivíduos selecionados usando BLUPIS e BLUPI, para a característica ciclo (dias), separado em precoce e tardio, em populações segregantes de soja.

População	$\hat{g}_j$	$\mu + \hat{g}_j$	BLUPIS	BLUPI
Ciclo precoce				
2	-8,9744	121,0862	200	262
1	-7,8287	122,2319	174	204
7	-7,6261	122,4345	170	181
6	-1,6286	128,4320	36	0
10	-1,2295	128,8311	27	0
11	-0,8498	129,2108	19	0
8	-0,6023	129,4583	10	0
5	-0,2757	129,7850	10	0
9	0,3810	130,4416	0	0
12	0,3948	130,4554	0	0
4	0,7391	130,7997	0	0
3	0,7483	130,8090	0	0
14	4,3600	134,4206	0	0
13	4,8312	134,8918	0	0
15	17,5607	147,6213	0	0
Total			647	647
GS(%)			1,19 [-0,88; 1,55] ^{1/}	5,7
Ciclo tardio				
15	17,5607	147,6213	200	222
13	4,8312	134,8918	55	64
14	4,3600	134,4206	50	38
3	0,7483	130,8090	9	1
4	0,7391	130,7997	8	0
12	0,3948	130,4554	4	0
9	0,3810	130,4416	4	0
5	-0,2757	129,7850	0	1
8	-0,6023	129,4583	0	4
11	-0,8498	129,2108	0	0
10	-1,2295	128,8311	0	0
6	-1,6286	128,4320	0	0
7	-7,6261	122,4345	0	0
1	-7,8287	122,2319	0	0
2	-8,9744	121,0862	0	0
Total			330	330
GS(%)			3,49 [2,88; 4,06] ^{1/}	11,39

^{1/}Intervalo de confiança ao nível de 95% de probabilidade, estimado pelo método de reamostragem *bootstrap*, na seleção aleatória, em cada população, do número de indivíduos estabelecidos pelo método BLUPIS, com mil repetições.

Para as três características estudadas o número de indivíduos selecionados por população decresceu progressivamente de 200 na população com maior efeito genético, até zero na população com efeito genético nulo. Os resultados refletem a importância do procedimento BLUPIS em alocar dinamicamente o número de indivíduos selecionados por população, em detrimento da seleção baseada no efeito genético individual. Silva et al. (2015) verificaram que a metodologia BLUPIS tem grande aplicação na seleção de clones em cana-de-açúcar, quando comparada a outros procedimentos de seleção.

As populações em que foram selecionados a maioria dos indivíduos para dias para florescimento e ciclo total precoce foram as mesmas (1, 2, 6, e 7), mudando apenas a ordenação destas (Tabelas 4 e 5). A população 2, proveniente do cruzamento MSOY6101 x RSF6563IPRO apresentou o maior efeito genotípico para redução do número de dias decorrente entre a emergência e a maturação. Porém, esta mesma população teve o quarto maior efeito genotípico para a redução do número de dias para florescimento. Esse resultado sugere que esta população apresenta menor tempo médio entre o florescimento e a completa maturação da planta.

Quando a seleção das características dias para florescimento e ciclo foi realizada com o objetivo de retardá-las, as populações que forneceram os maiores números de indivíduos foram 13, 14 e 15. Estas populações são provenientes de cruzamentos que envolvem os três parentais de ciclo tardio entre o grupo de progenitores estudado. A característica de florescimento tardio é conhecida como período juvenil longo, e é determinada pelo efeito de dois loci de genes recessivos e pela ação de genes modificadores (CARPENTIERI-PÍPOLO et al., 2000). Portanto, a seleção de indivíduos dentro de populações com alto efeito genotípico poderá resultar em maiores ganhos para a característica.

A eficiência do método BLUPIS em relação ao BLUPI foi comparada por meio de regressão linear. Os métodos foram considerados equivalentes estatisticamente se $\hat{\beta}_0 = 0$ e $\hat{\beta}_1 = 1$ e coeficiente de determinação (R^2) do modelo superior a 70%.

Os parâmetros de regressão estimados ($\hat{\beta}_0$ e $\hat{\beta}_1$) com suas respectivas probabilidades estatísticas e os coeficientes de determinação são apresentados na Tabela 6. Estes foram estatisticamente iguais a zero e a unidade, respectivamente, em cinco situações. Para a produção de grãos, ambos os parâmetros foram diferentes de zero e igual a um, respectivamente, comprovando a concordância entre as duas metodologias. Ademais, o valor de R^2 (80,76%) evidencia a boa adequação do modelo na explicação da relação entre o número de indivíduos selecionados pelas duas metodologias. Nos outros casos, apenas os parâmetros $\hat{\beta}_0$ para as características dias para florescimento tardio, ciclo

precoce e ciclo tardio foram considerados estatisticamente iguais a zero. Desta forma, não houve concordância ótima entre as metodologias para as características dias para florescimento tardio e precoce, e ciclo tardio e precoce, mesmo com os níveis elevados de ajuste de regressão obtidos.

Tabela 6 - Estimativas das constantes ($\hat{\beta}_0$) e coeficientes de regressão linear ($\hat{\beta}_1$), p-valores (P) com as hipóteses $H_0: \beta_0 = 0$ e $H_0: \beta_1 = 1$ e os coeficientes de determinação (R^2), associados a regressões entre o número total de genótipos a serem selecionados em cada população de soja por meio de BLUP individual (BLUPI) e o número total de genótipos a serem selecionados em cada família via BLUP individual simulado (BLUPIS), para as características produção de grãos, ciclo precoce e tardio.

Caraterísticas	$\hat{\beta}_0$	$\hat{\beta}_1$	$P(\beta_0 = 0)$	$P(\beta_1 = 1)$	R^2
Produção de grãos	-6,1264	1,1416	0,6245	0,6205	80,76
Dias floresc. Prec.	15,5974	0,6885	0,0044	0,0001	92,80
Dias floresc. tardio	7,7980	0,7399	0,0664	0,0017	90,76
Ciclo precoce	-9,7539	1,2280	0,0758	0,0026	96,87
Ciclo tardio	-2,3618	1,1074	0,1715	0,0001	99,07

A correlação entre as duas metodologias foi alta para todos os caracteres estudados (0,8987 a 0,9953). Todavia, o número de indivíduos selecionados por população em cada metodologia apresentou diferentes proporcionalidades e, portanto, a regressão apresentou inclinação diferente de 45° ou $\beta_1 \neq 1$. Apesar da não concordância ótima entre as metodologias estudadas, o procedimento BLUPIS é o mais indicado na determinação do número de indivíduos a serem avançados num programa de melhoramento de soja. Pelos resultados obtidos ficou evidente que a metodologia BLUPIS prioriza as populações com efeito genotípico positivo em detrimento daquelas que apresentaram valores abaixo da média do experimento. Outro fato importante é que a seleção que leva em consideração a informação de seleção é mais acurada. Adicionalmente, para todas as características estudadas, os números de indivíduos selecionados nas três melhores populações variaram de 67% a 92% do total de indivíduos selecionados. Deste modo, espera-se que os indivíduos selecionados apresentem alto desempenho, já que a probabilidade de encontrar genótipos superiores é maior nas melhores populações (RESENDE e BARBOSA, 2006).

Com base no conceito de tamanho populacional efetivo de famílias S1 que é dado por $N_{ef} = [n/n+0,5]$, onde N_{ef} máximo equivale a 1, quando n tende ao infinito, pode-se garantir a seleção do melhor genótipo com a seleção de 50 plantas dentro da melhor família ($n_j = 50$) (PETERNELLI e RESENDE, 2015). Assim, acredita-se que 50 plantas

propiciam 99% da representatividade máxima de uma família S1 de irmãos completos e meio-irmãos.

De acordo com Resende e Barbosa (2006) o BLUPIS é indicado para o melhoramento genético de espécies cuja obtenção de dados a nível de família é operacionalmente mais fácil que a nível individual. Sendo, portanto, adequado para programas de melhoramento de cana-de-açúcar, espécies forrageiras e espécies anuais autógamas (soja, arroz, feijão, trigo e cevada), especialmente para características de baixa herdabilidade.

A eficiência do método BLUPIS no melhoramento de estilosantes foi validada por Resende et al. (2006). Entretanto, os autores ressaltam que o método deve ser aplicado usando os efeitos genotípicos preditos via BLUP e não os valores genotípicos, e muito menos a média fenotípica de cada família. Além de induzir ao erro, a determinação do número de indivíduos da melhor família, com base nestas duas últimas estatísticas tornaria o método semelhante à seleção massal. Brasileiro et al. (2016) reportaram que a seleção de famílias seguida da seleção individual por BLUPIS, em cana-de-açúcar, foi mais eficiente que a seleção massal para a identificação dos melhores genótipos e que esta deve ser empregada rotineiramente para assegurar a seleção dos melhores genótipos.

A implementação do método BLUPIS nos programas de melhoramento da soja poderia ser realizada por meio da condução das populações F_2 com quatro repetições e 200 indivíduos por repetição. Desta forma, três repetições poderiam ser colhidas em bulk para determinação do efeito genotípico de população e estimação do número de indivíduos a ser selecionados via BLUPIS. A outra repetição seria utilizada para a seleção aleatória de plantas com base nos resultados do BLUPIS. Por se tratar de populações segregantes, espera-se que os 200 indivíduos da parcela remanescente representem toda informação genética do cruzamento que originou a população. Daí em diante, os indivíduos selecionados poderiam ser conduzidos por qualquer método de condução de populações segregantes (SSD, bulk, genealógico, entre outros).

CONCLUSÕES

Houve concordância plena entre as metodologias BLUP individual simulado (BLUPIS) e BLUP individual (BLUPI) apenas para a produção de grãos.

A metodologia BLUPIS apresenta melhor desempenho quando empregada na seleção de caracteres de controle genético quantitativo.

A seleção das melhores populações seguida da seleção aleatória de indivíduos dentro das populações foi mais eficiente que a seleção individual para todos os caracteres estudados.

O BLUPIS quando comparado ao BLUP individual (BLUPI), apresenta a vantagem de não selecionar indivíduos nas famílias que apresentaram desempenho inferior à média geral.

O BLUPIS contribui para a seleção de indivíduos em números representativos das melhores populações, como consequência, pode proporcionar substancial ganho para programas de melhoramento genético da soja.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, A.C.B.; SILVA, A.J.; FERRAUDO, A.S.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; DI MAURO, A.O. Strategies for selecting soybean genotypes using mixed models and multivariate approach. *Afr. J. Agric. Res.*, v. 11, n.1, p. 23-31, 2016.
- BARROS, J.P.A.; SEDIYAMA, T.; DOS SANTOS, F.C.; SILVA, A.F. DA; BEZERRA, A.R.G.; ROSA, D.P.; LOPES, A.S.; OLIVEIRA, D.S. Estimates of Genetic Parameters and Efficiency in Selection for Branching Capacity in Soybean Genotypes. *Journal of Agronomy (Print)*, v.15, p. 39-44, 2016.
- BRASILEIRO, B.P.; MENDES, T.O.; PETERNELLI, L.A.; SILVEIRA, L.C.I.; RESENDE, M.D.V.; BARBOSA, M.H.P. Simulated Individual Best Linear Unbiased Prediction versus Mass Selection in Sugarcane Families. *Crop Science*, v. 56, p. 570-575, 2016.
- CARGNIN, A.; SOUZA, M.A.; FRONZA, V. Progress in breeding of irrigated wheat for the Cerrado region of Brazil. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 8, p. 39-46, 2008.
- CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R.A.S.; ROSOLEM, C.A. Inheritance of long juvenile period under short day conditions for the BR80-6778 soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) line. *Euphytica*, v. 112, p. 203-209, 2000.
- CRUZ, C.D. GENES - A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. *Acta Scientiarum*. v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.
- COSTA, M.M.; DI MAURO, A.O.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; ARRIEL, N.H.C.; BÁRBARO, I.M.; SILVEIRA, G.D.; MUNIZ, F.R.S. Analysis of direct and indirect

selection and índices in soybean segregating populations. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 8, p. 47-55, 2008.

GAVIOLI, E.A.; PERECIN, D.; DI MAURO, A.O. Analysis of combining ability in soybean cultivars. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 8, p. 01-07, 2008.

GOWDA, M.; ZHAO, Y.; MAURER, H.P.; WEISSMANN, E.A.; WURSCHUM, T.; REIF, J.C. Best linear unbiased prediction of triticale hybrid performance. *Euphytica*, v. 191, p. 223–230, 2013.

HENDERSON, C.R. Best linear unbiased prediction of non-additive genetic merits in non-inbred populations. *Journal of Animal Science*, v. 60, p. 111-117, 1985.

LUZ, L.N.; SANTOS, R.; SILVA FILHO, J.L.; MELO FILHO, P.A. Estimativas de parâmetros genéticos em linhagens de amendoim baseadas em descritores associados ao ginóforo. *Revista Ciência Agronômica*, v. 41, n. 1, p. 132-138, 2010.

PANTER, D.M.; ALIEN, F.L. Using best linear unbiased predictions to enhance breeding for yield in soybean: II selection of superior crosses from a limited number of yield trials. *Crop Science*, v. 35, p. 405-410, 1995.

PATTERSON, H.D.; THOMPSON, R. Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika*, v. 58, p. 545-554, 1971.

PEREIRA, T.B.; CARVALHO, J.P.F.; BOTELHO, C.E.; RESENDE, M.D.V.; REZENDE, J.C.; MENDES, A.N.G. Eficiência da seleção de progênie de café F4 pela metodologia de modelos mistos (REML/BLUP). *Bragantia*, v. 72, n. 3, p. 230-236, 2013.

PETERNELLI, L.A.; RESENDE, M.D.V. Experimental designs for next generation phenotyping. In: FRITSCHÉ-NETO, R.; BORÉM, A. (eds.). *Phenomix: How next-generation phenotyping is revolutionizing plant breeding*. Springer, New York, 2015. p. 15-32.

PIMENTEL, A.J.B.; GUIMARÃES, J.F.R.; SOUZA, M.A.; RESENDE, M.D.V.; MOURA, L.M.; CARVALHO, J.R.A.S.; RIBEIRO, G. Estimação de parâmetros genéticos e predição de valor genético aditivo de trigo utilizando modelos mistos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 49, n. 11, p. 882-890, 2014.

PINHEIRO, L.C.M.; GOD, P.I.V.G.; FARIA, V.R.; OLIVEIRA, A.G.; HASUI, A.A.; PINTO, E.H.G.; ARRUDA, K.M.A.; PIOVESAN, N.D.; MOREIRA, M.A. Parentesco na seleção para produtividade e teores de óleo e proteína de soja via modelos mistos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 48, p. 1246-1253, 2013.

REIS, E.F.; REIS, M.S.; CRUZ, C.D.; SEDIYAMA, T. Comparação de procedimentos de seleção para produção de grãos em populações de soja. *Ciência Rural*, v. 34, n. 3, p. 685-692, 2004.

RESENDE, M.D.V. Software SELEGEN-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359p.

RESENDE, M.D.V. Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. 57p. (Embrapa Florestas. Documentos, 100)

RESENDE, M.D.V. Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes. Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, 2002. 975p.

RESENDE, M.D.V. Análise estatística de modelos mistos via REML/BLUP na experimentação em melhoramento de plantas perenes. Colombo: Embrapa Florestas, 2000. 101p. (Embrapa Florestas. Documentos, 47).

RESENDE, M.D.V.; BARBOSA, M.H.P. Selection via simulated BLUP based on family genotypic effects in sugarcane. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 41, p. 421-429, 2006.

RESENDE, M.D.V.; DUARTE, J.B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, v. 37, p. 182-194, 2007.

RESENDE, R.M.S.; RESENDE, M.D.V.; LAURA, V.A.; JANK, L.; VALLE, C.B. Genotypic evaluation of accessions and individual selection in *Stylosanthes* spp. by simulated BLUP method. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 6, p. 253-260, 2006.

RESENDE, M.D.V.; RAMALHO, M.A.P.; CARNEIRO, P.C.S.; CARNEIRO, J.E.S.; BATISTA, L.G.; GOIS, I.B. Selection index with parents, populations, progenies, and generations effects in autogamous plant breeding. *Crop Science*, v. 56, p. 530-546, 2016.

ROCHA, M.G.B.; PIRES, I.E.; ROCHA, R.B., XAVIER, A.; CRUZ, C.D. Seleção de genitores de *Eucalyptus grandis* e de *Eucalyptus urophylla* para produção de híbridos interespecíficos utilizando REML/BLUP e informação de divergência genética. *Revista Árvore*, v. 31, n. 6, p. 977-987, 2007.

SILVA, F.L.; BARBOSA, M.H.P.; RESENDE, M.D.V.; PETERNELLI, L.A.; PEDROZO, C.A. Efficiency of selection within sugarcane families via simulated individual BLUP. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 15, p. 1-9, 2015.

SPINELLI, V.M.; DIAS, L.A.S.; ROCHA, R.B.; RESENDE, M.D.V. Estimates of genetic parameters with selection within and between half-sib families of *Jatropha curcas* L. *Industrial Crops and Products* (Print), v. 69, p. 355-361, 2015.

VIANA, J.M.S.; MUNDIM, G.B.; DELIMA, R.O.; E SILVA, F.F.; DE RESENDE, M.D.V. Best linear unbiased prediction for genetic evaluation in reciprocal recurrent selection with popcorn populations. *Journal of Agricultural Science* (Print), v.152, n. 3, p. 428-4438, 2014.

CAPÍTULO 4 - ÍNDICE DE SELEÇÃO BLUP COM PROGENITORES E POPULAÇÕES F₂ EM SOJA

RESUMO

No melhoramento de plantas autógamas, como a soja, a seleção para produção de grãos tem sido realizada a partir de gerações mais avançadas. Além disso, os procedimentos de seleção têm tomado como referência apenas a última geração em que as progênies foram avaliadas, negligenciando a informação de gerações anteriores. O presente estudo teve como objetivo aplicar novos índices de seleção que podem ser aplicados nas situações em que são avaliados, simultaneamente, populações F₂ e seus progenitores, e prever o ganho genético pela seleção das melhores populações para precocidade e produção de grãos. Foram utilizadas 15 populações F₂ oriundas de cruzamentos biparentais, obtidas a partir de cruzamento dialélico completo balanceado entre seis progenitores. Os dados de produção de grãos e número de dias para florescimento e para a maturação foram analisados usando máxima verossimilhança restrita/melhor predição linear não viesada (REML/BLUP) para obtenção dos efeitos genotípicos e acurácias de progenitores e populações. Foram comparadas a seleção via valor genotípico de população, índice com valor genotípico de progenitores e população F₂ e índices que consideram a variabilidade genética dentro de população. O índice baseado no valor genético aditivo de pais e de populações apresentou resultado semelhante à seleção a partir do valor genotípico de população. A seleção via índices foi mais eficiente que a seleção baseada nos valores genotípicos de população. A inclusão da informação dos progenitores e a variância dentro de população aumentou a expectativa de ganhos para todos os caracteres estudados. Os ganhos genéticos para a produção de grãos podem alcançar até 12% e 32%, com a seleção entre e dentro da população (RSF6563IPRO x TMG801), via índice que contempla a informação da variabilidade genética dentro de população. A seleção entre populações pode proporcionar ganhos genéticos da ordem de 12% para redução do tempo florescimento e 7% para redução do tempo para a maturação. O índice I_a , que inclui os valores genotípicos de progenitores e de populações F₂ foi a melhor estratégia para aumentar os ganhos com a seleção.

Palavras chave: produção de grãos, ganhos com a seleção, seleção precoce, maturação precoce.

INTRODUÇÃO

Os programas de melhoramento de soja obtêm anualmente grande número de populações segregantes, obtidas, principalmente, a partir de cruzamentos convergentes. Em razão da demanda de recursos e tempo, o melhorista deve focar as populações notadamente superiores, pois estas apresentam maior probabilidade de gerar linhagens superiores aos parentais ou a um determinado padrão, que normalmente é a melhor cultivar comercial. Todavia, a eficiência dos programas de melhoramento tem sido comprometida, pois os cruzamentos entre parentais que não resultam em novas cultivares consomem mais de 99% dos recursos (WITCOMBE et al., 2013).

No melhoramento de plantas autógamas, como a soja, a seleção tem sido realizada a partir da avaliação de progênies $F_{2:4}$ ou gerações mais avançadas (RAMALHO et al., 2012). Além disso, os procedimentos de seleção têm tomado como referência apenas a última geração em que as progênies foram avaliadas. Segundo Resende et al. (2015) a seleção poderia ser feita usando a informação de gerações anteriores. Alguns índices foram propostos com esse objetivo (WRICKE e WEBER, 1986; RESENDE, 2002; RESENDE et al., 2015; 2016).

Resende (2002) propôs o uso de métodos de modelos mistos, por meio da melhor predição não viesada (BLUP) na análise sequencial de sucessivas gerações, de acordo com o método genealógico. Mais tarde foi proposto um índice multigeração que considera toda informação através das gerações e a covariância entre gerações, visando a identificação das melhores progênies (RESENDE et al., 2015). Esse índice multigeração foi aplicado ao melhoramento do feijão por Batista et al. (2017). Outro método chamado índice de seleção com pais, populações, progênies e efeitos de gerações (SIPPPG) foi recomendado para a seleção no melhoramento de espécies autógamas (RESENDE et al., 2015). Esse índice inclui não somente os efeitos de progênies em diferentes gerações, mas também os efeitos de populações em todas as gerações, dados dos pais e gerações F_1 e F_2 simultaneamente. Entretanto, não há referência de um índice específico para seleção de populações F_2 que, geralmente, tem sido realizada apenas com as informações de populações, ignorando-se as informações de progenitores.

Nesse contexto, este estudo foi realizado com o objetivo de aplicar novos métodos de seleção que podem ser aplicados em situações em que são avaliados simultaneamente populações F_2 's e seus progenitores, e predizer o ganho genético pela seleção das melhores populações para precocidade e produção de grãos.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção dos dados fenotípicos

Foram utilizadas 15 populações F₂ oriundas de cruzamentos biparentais, obtidas a partir de cruzamento dialélico completo balanceado entre seis genitores (Tabela 1), realizados no Programa de melhoramento genético da soja, da Universidade Federal de Viçosa, no município de Viçosa, Minas Gerais, Brasil, na safra 2013/2014. Foi adotado o delineamento experimental em blocos casualizados com três repetições.

Tabela 1 - Relação das populações segregantes de soja, com seus respectivos cruzamentos e número de indivíduos F₂ avaliados quanto aos caracteres produtividade de grãos, dias para florescimento e ciclo, em Viçosa na safra 2014/2015.

População	Progenitores	Número de indivíduos F ₂ avaliados
1	MSOY6001 x RSF6563IPRO	236
2	MSOY6001 x TMG123RR	265
3	MSOY6001 x SYN9078RR	197
4	MSOY6001 x TMG801	211
5	MSOY6001 x MSOY9144RR	262
6	RSF6563IPRO x TMG123RR	187
7	RSF6563IPRO x SYN9078RR	235
8	RSF6563IPRO x TMG801	226
9	RSF6563IPRO x MSOY9144RR	211
10	TMG123RR x SYN9078RR	209
11	TMG123RR x TMG801	240
12	TMG123RR x MSOY9144RR	221
13	SYN9078RR x TMG801	213
14	SYN9078RR x MSOY9144RR	188
15	TMG801 x MSOY9144 RR	222
Total		3323

Populações e cultivares foram avaliadas em parcelas contendo três linhas com 6 m de comprimento, espaçadas a 0,7 m. Em cada parcela foram distribuídas 140 sementes,

resultando numa densidade de semeadura de aproximadamente 8 sementes por metro linear. Todos os tratamentos culturais obedeceram às recomendações técnicas para a cultura.

As características avaliadas a nível individual foram produção de grãos (g/planta), número de dias para florescimento e número de dias para maturação. O número de dias para o florescimento correspondeu ao período decorrido entre a emergência da plântula e o surgimento da primeira flor na haste principal; o número de dias para maturação correspondeu ao período decorridos entre a emergência da plântula e maturação plena (plantas com 95% de vagens que tenha atingido a cor de vagem madura). Para o número de dias para florescimento e ciclo a seleção foi praticada nos dois sentidos, ou seja, para seleção de plantas precoces e tardias.

Análises estatísticas

Os dados foram analisados usando máxima verossimilhança restrita/melhor predição linear não viesada (REML/BLUP). O REML foi utilizado para estimar os componentes de variância e o BLUP foi utilizado para predizer os valores genotípicos.

A estratégia de análise ajustou simultaneamente um modelo para cruzamentos e outro para genitores (que foram incluídos nos experimentos como testemunhas). Nesse caso, tornou-se necessário uma codificação especial na coluna “Efeito Fixo”, separando cruzamentos e genitores. Assim, tem-se:

Para dados dos cruzamentos:

$y = Xc + Zm + Wf + Sd + Tp + e$, em que c é o efeito fixo da média geral dos cruzamentos; m é o vetor dos efeitos das capacidades gerais de combinação dos genitores masculinos (aleatórios); f é o vetor dos efeitos das capacidades gerais de combinação dos genitores femininos (aleatórios); d é o vetor dos efeitos das capacidades específicas de combinação dos cruzamentos (aleatórios); p é o vetor dos efeitos de parcelas (aleatórios); e é o vetor dos efeitos do erro (aleatórios).

O efeito genotípico total de cada população F_2 , foi dado por: $\hat{g}_{F_{2ij}} = \hat{m}_i + \hat{f}_i + \hat{d}_{ij}$.

Para dados dos genitores:

$y = Xu + Hg + Tb + e$, em que u é o efeito fixo da média geral dos genitores; g é o vetor dos efeitos genéticos aditivos dos genitores (aleatórios); p é o vetor dos efeitos de parcelas (aleatórios); e é o vetor dos efeitos do erro (aleatórios).

O índice que considera os efeitos de populações e progenitores possui a seguinte forma (RESENDE, 2015):

$$I_a = \hat{b}_1 \left[\frac{(g_1 + g_2)}{2} \right] + \hat{b}_2 g_{F2}$$

em que g_1 e g_2 referem-se aos valores genéticos aditivos preditos (com base nos dados dos genitores no experimento) dos genitores 1 e 2, respectivamente; g_{F2} equivale ao valor genético aditivo predito (com base nos dados das populações no mesmo experimento) da população F_2 .

Os pesos são dados por $\hat{b}_1 = \frac{(1-r_{aaF2}^2)}{1-r_{aaPais}^2 r_{aaF2}^2}$ e $\hat{b}_2 = \frac{(1-r_{aaPais}^2)}{1-r_{aaPais}^2 r_{aaF2}^2}$.

A acurácia preditiva do índice é dada pela expressão:

$$r_{aaI} = \sqrt{1 - \frac{(1 - r_{aaPais}^2)(1 - r_{aaF2}^2)}{1 - r_{aaPais}^2 r_{aaF2}^2}}$$

Têm-se as seguintes definições de acurácia visando a geração F_{∞} :

$r_{aaPais}^2 = (1/2)(r_{aaMãe}^2 + r_{aaPai}^2)$: quadrado da acurácia do valor genético predito da média dos dois pais, com base nos dados dos genitores no experimento; $r_{aaMãe}^2$: quadrado da acurácia do valor genético predito do genitor usado como mãe; r_{aaPai}^2 : quadrado da acurácia do valor genético predito do genitor usado como pai; r_{aaF2}^2 : quadrado da acurácia do valor genético predito da população F_2 , com base nos dados das populações no experimento. Essa acurácia é dada por: $r_{aaF2}^2 = 2F_{ST}^2 \sigma_a^2 / V_{fenot/F2}$. em que F_{ST}^2 : quadrado do coeficiente de endogamia devido à diferenciação entre populações; σ_a^2 : variância genética aditiva; e $V_{fenot/F2}$: variância fenotípica total.

Outro método para seleção de populações, que considera o valor genético aditivo da população e a variabilidade genética dentro de população, é dado pelo índice (RESENDE, 2015):

$$I_b = F_{2pop_i} + 3,09 \sqrt{(1 - F_{ST}) 2\sigma_{a0}^2 \frac{Var(Residual_i)}{Var(Residual)}}$$

em que, F_{2pop_i} é o BLUP do efeito de população i , e o termo dentro da raiz é uma medida da magnitude da variabilidade genética dentro da população i . O componente σ_{a0}^2 corresponde à variância genética aditiva original da população de progenitores. A quantidade $Var(Residual_i)$ refere-se à variância fenotípica dentro da população i e $Var(Residual)$ é a variância residual do experimento considerando os dados da população.

O valor do índice I_b refere-se a uma estimativa do valor genético da melhor linhagem a ser selecionada ao final do processo seletivo. O valor 3,09 equivale ao ponto de truncamento (número de desvios padrões) na curva de distribuição normal, associado à seleção de 1 em 1000 linhagens. A quantidade 3 desvios padrões abrange 99,7% dos dados de uma distribuição normal.

A acurácia do índice corresponde à acurácia de estimação dos efeitos genéticos da população F_2 , conforme abordado anteriormente.

Um índice melhorado e com o mesmo propósito de I_b , que usa a seleção combinada de progenitores e populações F_2 e é dado por (RESENDE, 2015):

$$I_c = \hat{b}_1 \left[\frac{(g_1 + g_2)}{2} \right] + \hat{b}_{g_{F_2}}^2 + 3,09 \sqrt{(1 - F_{ST}) 2\sigma_{a0}^2 \text{Var}_{(Residual_i)} / \text{Var}_{(Residual)}}$$

A acurácia do índice equivale a acurácia do índice I_a . Esse índice contempla genitores, populações F_2 e a variabilidade entre indivíduos dentro de população F_2 .

As análises estatísticas foram realizadas usando o software Selegen-REML/BLUP (RESENDE, 2007).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na Tabela 2 são apresentados os valores genotípicos, variância fenotípica dentro de população e os índices de seleção para o caráter produção de grãos. De acordo com o valor genotípico, as melhores populações foram 8, 6, 7, 9, 13, 11, 10, 1 e 15, pois apresentaram valores acima da média geral do experimento (57,32 g). A variância fenotípica dentro de população variou de 808,76 (população 2) a 1896,78 (população 8).

O índice baseado no valor genético aditivo de pais e populações F_2 (I_a) apresentou resultado semelhante à seleção a partir do valor genotípico de população. Neste, as populações 11, 10 e 1 foram consideradas nessa ordem de superioridade, enquanto pelo índice I_a , a população 10 inverteu posição com a população 1. Além disso, a acurácia do índice I_a (0,55) foi superior à acurácia da seleção baseada no valor genotípico da população F_2 (0,54), ou seja, o emprego do índice proporcionou 1% de ganho genético a mais na produção de grãos, devido a inclusão da informação dos progenitores.

Tabela 2 - Valor genotípico (V_g), variância fenotípica dentro de população ($V_{(res)}$), acurácia ($r_{\hat{a}al}$) e índices de seleção aplicados em 15 populações F_2 de soja para o caráter produção de grãos.

Média da F_2			Índice I_a com País e F_2		Índice I_b com F_2 e variância da F_2		I _c : Projeção do Índice com País, F_2 e variância da F_2	
Pop	V_g	$V_{(res)}$	Pop	I_a	Pop	I_b	Pop	I_c
8	64,26	1896,78	8	68,30	8	75,54	8	79,59
6	62,45	1250,04	6	64,85	6	71,61	6	74,01
7	60,57	868,01	7	63,41	9	68,62	7	71,04
9	59,24	1311,37	9	60,59	7	68,21	9	69,97
13	59,04	1085,99	13	60,55	15	68,09	13	69,09
11	58,25	1336,56	11	59,36	11	67,72	11	68,84
10	58,19	1074,60	1	58,06	13	67,58	15	68,11
1	57,96	1145,63	10	58,02	4	67,05	1	66,84
15	57,88	1551,35	15	57,90	1	66,73	10	66,52
4	56,31	1716,06	4	55,09	10	66,69	4	65,83
12	55,51	1249,42	12	53,88	12	64,67	12	63,04
14	54,92	1097,43	14	53,71	3	63,59	14	62,30
3	54,76	1161,45	3	52,28	14	63,51	3	61,11
2	50,39	808,76	2	47,62	5	58,50	2	54,99
5	50,12	1046,14	5	46,25	2	57,76	5	54,64
$r_{\hat{a}al}$	0,54			0,55		0,54		0,55
$r_{\hat{a}al}^2$	0,29			0,30		0,29		0,30

Apenas a aplicação do índice I_a já proporcionou ganho genético equivalente aos obtidos anualmente pelos programas de melhoramento. Toledo et al. (1990) verificaram que a eficiência de um programa de melhoramento de soja no Estado do Paraná no período de 1981 a 1986 obteve ganho genético de 1,8% no grupo precoce e 1,3% para genótipos do grupo semi-precoce. Felipe et al. (2016) reportaram que os ganhos genéticos obtidos para a soja na Argentina no período de 1980 a 2015 foi da ordem de 1,1%, que também é similar aos ganhos observados nos Estados Unidos.

A seleção com base no índice com valores aditivos de população e variância fenotípica dentro de população (I_b) classificou as melhores populações similarmente aos demais índices. Porém, por meio desse índice é possível obter ganhos, ao praticar a seleção, em todas as populações estudadas, pois todos os valores obtidos foram acima da média do experimento.

O valor do índice I_b refere-se a uma estimativa do valor genético da melhor linhagem a ser selecionada na geração F_∞ . Tomando como exemplo a melhor população,

neste caso, a população 8, têm-se: $F_{2pop_8} = 64,26$; $Var_{(Residual_8)} = 1896,78$; $2\sigma_{a0}^2 = 33,31$; $F_{ST} = 0,75$; $Var_{(Residual)} = 1174,87$; média geral = 57,32, obtêm-se o valor estimado do índice $I_b = 75,54$. Comparando-se com a média geral, tem-se $75,54/57,32 = 1,32$ e, portanto, o ganho genético será de 32%. Comparando-se com a média da população 8, tem-se $75,54/64,26 = 1,18$, então, o ganho genético com a seleção dentro da população 8 será de 18%. Logo, por meio deste índice é possível obter ganhos variando entre 1% e 32% com a seleção entre populações e entre 13% e 19% selecionando dentro de populações (Tabela 3).

Os ganhos genéticos obtidos para produção de grãos neste trabalho estão de acordo com os resultados encontrados em outros estudos. Reis et al. (2004) obtiveram ganhos com a seleção variando de 8,7% a 20,3% na seleção entre famílias e 3% a 27% dentro de famílias na geração F_5 . Em um estudo conduzido por Costa et al. (2008), com populações de soja em F_3 , os ganhos com a seleção direta e seleção massal alcançaram 32,4% e 32,8%, respectivamente. Todavia, ficaram abaixo daqueles reportados por Bárbaro et al. (2013), onde a seleção direta entre famílias F_5 e o índice de Mulamba e Mock (1978) resultaram em expectativas de ganho genético da ordem de 43,6 e 43,4%, respectivamente.

A grande vantagem do índice I_b é a combinação das informações genéticas de populações e a variância dentro de populações. Segundo Resende (2015), os melhores índices contemplam simultaneamente média alta e ampla variabilidade genética. Como desvantagem do índice pode ser citado o custo de fenotipagem de todos os indivíduos para estimação da variância dentro de população.

O índice I_c é uma projeção de I_a na curva de distribuição normal, em que o índice é o valor genético da melhor linhagem a ser selecionada na geração F_∞ , e a interpretação é a mesma feita para I_b . Contudo, a informação de indivíduos dentro de populações, incluída no I_c promoveu pequenas alterações no ordenamento das melhores populações, em relação ao I_a , como pode ser observado para as populações 1, 10 e 15 (Tabela 2).

Tabela 3 - Performance relativa em relação à média geral e média da população F₂, obtidos a partir do índice I_b , que considera o valor genético aditivo e a variabilidade genética dentro de população, para os caracteres produção de grãos número de dias para florescimento e para maturação.

População	Produção de grãos			Número de dias para florescimento			Número de dias para maturação		
	Média F ₂ /Média geral	Índice/Média geral	Índice/Média F ₂	Média F ₂ /Média geral	Índice/Média geral	Índice/Média F ₂	Média F ₂ /Média geral	Índice/Média geral	Índice/Média F ₂
1	1,01	1,16	1,15	0,88	0,59	0,67	0,94	0,82	0,88
2	0,88	1,01	1,15	0,92	0,71	0,77	0,93	0,79	0,85
3	0,96	1,11	1,16	0,99	0,53	0,54	1,01	0,80	0,80
4	0,98	1,17	1,19	1,01	0,53	0,52	1,01	0,69	0,69
5	0,87	1,02	1,17	1,01	0,52	0,52	1,00	0,69	0,69
6	1,09	1,25	1,15	0,92	0,57	0,62	0,99	0,81	0,82
7	1,06	1,19	1,13	0,87	0,64	0,73	0,94	0,82	0,87
8	1,12	1,32	1,18	0,96	0,52	0,54	1,00	0,68	0,69
9	1,03	1,20	1,16	0,97	0,45	0,47	1,00	0,72	0,72
10	1,02	1,16	1,15	1,03	0,62	0,60	0,99	0,72	0,73
11	1,02	1,18	1,16	1,03	0,55	0,53	0,99	0,70	0,70
12	0,97	1,13	1,17	1,02	0,54	0,53	1,00	0,71	0,71
13	1,03	1,18	1,14	1,09	0,64	0,58	1,04	0,72	0,70
14	0,96	1,11	1,16	1,08	0,52	0,48	1,03	0,76	0,73
15	1,01	1,19	1,18	1,22	0,98	0,81	1,14	1,00	0,88

Para a redução do número de dias para florescimento as melhores populações classificadas, com base no valor genotípico, em ordem crescente, foram 7, 1, 6, 2, 8, 9 e 3. As demais populações apresentaram médias superiores à média geral do experimento (51,16 dias), logo a probabilidade de obtenção de ganhos selecionando essas populações é menor. A variação residual (variância dentro de população) para o caráter em questão oscilou entre 12,22 e 85,07 (Tabela 4).

Tabela 4 - Valor genotípico (Vg), variância fenotípica dentro de população ($V_{(res)}$), acurácia ($r_{\hat{a}al}$) e índices de seleção aplicados em 15 populações F_2 de soja para o número de dias para o florescimento.

Média da F_2			Índice I_a com Pais e F_2		Índice I_b com F_2 e variância da F_2		Ic: Projeção do Índice com Pais, F_2 e variância da F_2	
Pop	Vg	$V_{(res)}$	Pop	I_a	Pop	I_b	Pop	I_c
7	44,58	14,71	1	42,13	9	23,09	9	22,71
1	45,07	23,01	7	43,03	14	26,66	8	26,34
6	47,20	33,11	6	44,74	8	26,70	3	26,66
2	47,31	12,22	2	46,13	5	26,73	6	26,90
8	49,15	52,45	8	48,79	4	26,89	1	27,26
9	49,39	71,98	9	49,01	3	27,21	5	27,51
3	50,80	57,93	3	50,26	12	27,82	4	27,71
4	51,67	63,87	10	52,46	11	27,98	14	28,67
5	51,85	65,71	4	52,48	6	29,36	12	29,17
12	52,34	62,59	5	52,64	1	30,20	11	29,33
10	52,50	45,03	12	53,69	10	31,70	7	31,15
11	52,51	62,61	11	53,86	13	32,52	10	31,65
14	55,25	85,07	14	57,26	7	32,69	13	34,52
13	55,69	55,86	13	57,69	2	36,48	2	35,30
15	62,22	15,31	15	65,31	15	50,09	15	53,18
$r_{\hat{a}al}$	0,32			0,38		0,32		0,38
$r_{\hat{a}al}^2$	0,10			0,14		0,10		0,14

O ranqueamento feito pelo índice com pais e populações F_2 (I_a) alterou a ordem das duas melhores populações (1 e 7) e elevou a população 10 a três posições acima da classificação feita pelos valores genotípicos. As populações que, notadamente, podem proporcionar ganhos na redução do tempo para florescimento são as mesmas identificadas pelos valores genotípicos de população. Ademais, o emprego do índice I_a pode

proporcionar 6% a mais de ganhos genéticos em relação à seleção baseada nos valores genotípicos, devido à sua maior acurácia preditiva (0,38).

A inclusão das variâncias entre plantas na população, no índice I_b , promoveu considerável alteração no ranqueamento das populações (Tabela 4). As populações 1 e 7, por exemplo, que ocuparam as duas primeiras posições no ordenamento baseado nos valores genotípicos e Índice com pais e F_2 (I_a), foram realocadas na 10ª e 13ª colocação ao incluir a variância da F_2 no índice (I_b). Devido à baixa variância entre plantas nas populações 1 (23,01) e 7 (14,71), estas foram penalizadas pelo índice. Foi constatado também a possibilidade de redução de 2 a 65% no tempo para florescimento Por meio da aplicação do índice I_b (Tabela 3).

A mesma projeção de ganhos feita, anteriormente, para a produção de grãos a partir do I_b , pode ser aplicada ao número de dias para florescimento, fazendo apenas a observação correta quanto ao sentido da seleção. Os resultados demonstraram que é possível obter ganhos praticando a seleção em todas as populações, ao contrário do que foi observado quando a seleção foi realizada a partir do valor genotípico da população e pelo índice I_a .

Analogamente ao que foi verificado para a produção de grãos, o índice I_b também foi o que apresentou menor acurácia seletiva para o número de dias para florescimento. Na Tabela 3 pode-se constatar que a performance relativa do índice I_b foi superior em relação à média geral do experimento e quanto à média da população F_2 , ou seja, na seleção entre e dentro de populações, respectivamente.

O índice I_c foi o que apresentou a maior expectativa de redução do tempo para florescimento. Pois apresentou maior probabilidade de seleção de plantas com maior potencial para originar linhagens em F_∞ com menos tempo para florescimento e, simultaneamente teve acurácia seletiva superior ao valor genotípico de população e índice I_b , e equivalente ao índice I_a .

Os valores genotípicos, variâncias de cada população e índices obtidos para a característica número de dias para maturação são apresentadas na Tabela 5. Foi verificado que o ordenamento das populações mais favoráveis à redução da característica foi semelhante quando se empregou a seleção baseada no valor genotípico e de população e índice com Pais e F_2 (I_a). Em relação ao índice, os resultados evidenciam que, embora, a alteração no ranqueamento das melhores populações tenha sido modesta, comparado aos

valores genotípicos, a inclusão da informação dos progenitores contribuiu para a obtenção de maiores ganhos com a seleção (Tabela 3).

Por meio da aplicação do índice I_a foi possível obter ganhos genéticos de até 32% em relação à média geral do experimento e 31% em relação à média de população, considerando a redução do número de dias para a maturação. Os valores foram bem acima daqueles encontrados por Costa et al. (2008) com a seleção direta (4,49) e seleção massal (4,54); e por Barbáro et al. (2007) por meio da seleção direta (3,9%), índice de Pesek e Baker (1,9%) e índice de Mulamba e Mock (1,67), em famílias F_5 oriundas do cruzamento entre FT-Cometa x Paraná.

Tabela 5 - Valor genotípico (V_g), variância fenotípica dentro de população ($V_{(res)}$), acurácia ($r_{\hat{a}al}$) e índices de seleção aplicados em 15 populações F_2 de soja para o caráter número de dias para a maturação.

Média da F_2			Índice I_a com Pais e F_2		Índice I_b com Pais, F_2 e variância da F_2		I _c : Projeção do Índice com Pais, F_2 e variância da F_2	
Pop	V_g	$V_{(res)}$	Pop	I_a	Pop	I_b	Pop	I_c
2	121,09	24,77	2	119,23	8	88,95	8	89,91
1	122,23	18,19	1	119,85	5	90,01	5	91,20
7	122,43	18,97	7	121,66	4	90,36	4	91,43
6	128,43	40,03	6	126,13	11	90,50	11	91,95
10	128,83	96,02	10	128,30	12	92,16	10	93,34
11	129,21	117,75	3	129,88	10	93,88	12	93,64
8	129,46	128,93	8	130,41	9	93,99	9	94,98
5	129,79	124,31	11	130,66	13	94,19	13	96,72
9	130,44	104,45	5	130,97	14	98,37	14	100,99
12	130,46	115,24	9	131,43	2	103,33	2	101,48
4	130,80	128,52	4	131,87	3	104,20	3	103,27
3	130,81	55,66	12	131,93	6	105,86	6	103,56
14	134,42	102,13	14	137,04	7	106,90	1	104,64
13	134,89	130,19	13	137,42	1	107,02	7	106,13
15	147,62	22,78	15	151,73	15	130,59	15	134,70
$r_{\hat{a}al}$	0,30			0,35		0,30		0,35
$r_{\hat{a}al}^2$	0,09			0,12		0,09		0,12

O ordenamento e ganho genético com a seleção das melhores populações com base no índice I_c foi semelhante ao índice I_b e muito superior à seleção pelo valor genotípico

e índice I_a . Os índices que contemplam a variância entre indivíduos, dentro de população (I_b e I_c), proporcionaram maiores ganhos em relação a seleção baseada no valor genotípico de população e do índice que inclui informação de Pais e F_2 (I_a).

Os caracteres número de dias para florescimento e número de dias para a maturação são controlados por vários genes. Até o presente momento foram descritos dez genes envolvidos no controle genético desses caracteres (ZHAO et al., 2016). Então, a partir de cruzamentos divergentes é possível obter várias combinações alélicas, que resultam em diferentes fenótipos na F_2 . Além disso, é comum a ocorrência de segregantes transgressivos para as características em questão, principalmente quando os cruzamentos envolvem progenitores divergentes. A presença de indivíduos transgressivos pode aumentar a variância dentro da população, como verificado nas populações 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12, 13 e 14 originadas a partir do cruzamento de progenitores contrastantes para o número de dias para maturação.

Segregantes transgressivos são comumente observados em soja (CARPENTIERI-PÍPOLO et al., 2000; DESTRO et al., 2001; TASMA et al., 2001; CARPENTIERI-PÍPOLO et al., 2002). Rick e Smith (1953) propuseram três possíveis causas para a ocorrência de segregantes transgressivos: mutação, ação complementar de genes dos parentais e manifestação de genes recessivos devido a endogamia. Entretanto, a ação complementar de genes é, até então, a teoria mais aceita e se baseia, principalmente, em evidências dos estudos de mapeamento de QTL (TANKSLEY, 1993).

Foi observado que a informação dos progenitores são tão ou mais importantes que as informações das médias das populações F_2 , dependendo do F_{ST} . O F_{ST} mede a proporção da variabilidade total que é distribuída entre populações. Quanto maior a variância total, maior é a eficiência da F_2 . Por sua vez, o índice de seleção combinando as duas fontes e informação é o procedimento ótimo (via BLUP) e propicia a maior acurácia possível (RESENDE, 2015). Para o caráter produção de grãos, é possível verificar na Tabela 6 que a acurácia do índice I_a (0,55) foi superior à acurácia da F_2 (0,54) e dos progenitores (0,18). Segundo Resende (2015) esses resultados são válidos sob modelo com herança completamente aditiva.

A grande vantagem do índice I_a em relação aos demais métodos apresentados é a sua facilidade de obtenção, pois necessita apenas do valor genético de progenitores e de populações. Tal índice dispensa a avaliação a nível individual que torna o programa de melhoramento lento e oneroso. Além disso, o índice proporcionou 1%, 6% e 5% a mais de ganho genético, em relação à seleção pelo valor genético de população, para os

caracteres produção de grãos, número de dias para florescimento e número de dias para maturação, respectivamente.

Tabela 6 - Coeficiente de endogamia devido à diferenciação entre populações (F_{ST}), acurácias de progenitores ($r_{\hat{a}aPais}$), de população F_2 ($r_{\hat{a}aF_2}$) e do índice de seleção baseado nos efeitos de populações e progenitores (I_a), para os caracteres produção de grãos, dias para florescimento e ciclo em soja.

Caráter	$r_{\hat{a}aPais}/r_{\hat{a}aPais}^2$	$r_{\hat{a}aF_2}/r_{\hat{a}aF_2}^2$ *	F_{ST}	$r_{\hat{a}aI}/r_{\hat{a}aI}^2$
Produção de grãos	0,18/0,03	0,54/0,28	0,75	0,55/0,30
Dias para florescimento	0,23/0,05	0,32/0,10	0,34	0,38/0,15
Ciclo	0,21/0,04	0,30/0,09	0,31	0,35/0,12

*Acurácia e confiabilidade projetada de populações F_2 como indicadora do valor genético de uma linhagem na geração F_∞ .

CONCLUSÕES

A seleção via índices baseados em várias fontes de informação foi mais eficiente que a seleção baseada nos valores genotípicos de população.

A inclusão da informação dos progenitores e a variância dentro de população aumentou a expectativa de ganhos para todos os caracteres estudados.

Os ganhos genéticos para a produção de grãos podem alcançar até 12% e 32%, com a seleção entre e dentro da população RSF6563IPRO x TMG801, via índice I_b .

A seleção entre populações pode proporcionar ganhos genéticos da ordem de 12% para redução do tempo florescimento e 7% para redução do tempo para a maturação.

O índice I_a , que inclui os valores genotípicos de progenitores e de populações F_2 foi a melhor estratégia para aumentar os ganhos com a seleção.

REFERÊNCIAS

BÁRBARO, I.M.; CENTURION, M.A.P.C.; DI MAURO, A.O.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; COSTA, M.M. Comparação de estratégias de seleção no melhoramento de populações F_5 de soja. Revista Ceres, v. 54, n. 313, p. 251-262, 2007.

BATISTA, L.G.; ANJOS, R.S.R.; POERSCH, N. L.; NALIN, R.; CARNEIRO, P.C.S.; CARNEIRO, J.E.S.; RESENDE, M.D.V. Multigeneration index in the selection of common bean inbred families. *Crop Science*, v. 0, p. x, 2017. doi:10.2135/cropsci2016.08.0665

CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R.A.S.; ROSOLEM, C.A. Inheritance of long juvenile period under short day conditions for the BR80-6778 soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) line. *Euphytica*, v. 112, p. 203-209, 2000.

CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R.A.S. Inheritance of a long juvenile period under short-day conditions in soybean. *Genetics and Molecular Biology*, v. 25, n. 4, p. 463-469, 2002.

COSTA, M.M.; DI MAURO, A.O.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H; ARRIEL, N.H.C.; BÁRBARO, I.M.; SILVEIRA, G.D.; MUNIZ, F.R.S. Analysis of direct and indirect selection and índices in soybean segregating populations. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v.8, p.47-55, 2008.

DESTRO, D.; CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; KIIHL, R.A.S.; ALMEIDA, L.A. Photoperiodism and Genetic Control of the Long Juvenile Period in Soybean: A Review. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 1, n. 1, p. 72-92, 2001.

FELIPE, M.; GERDE, J.A.; ROTUNDO, J.L. Soybean genetic gain in maturity groups III to V in Argentina from 1980 to 2015. *Crop Science*, v. 56 n. 6, p. 3066-3077, 2016.

MULAMBA, N.N.; MOCK, J.J. Improvement of yield potential of the Eto Blanco maize (*Zea mays* L.) population by breeding for plant traits. *Egyptian Journal of Genetics and Cytology*, v.7, p.40-51, 1978.

RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; SANTOS, J.B.; NUNES, J.A.R. Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas. 1 ed., Lavras: Ed. UFLA, 2012. 522p.

REIS, E.F.; REIS, M.S.; CRUZ, C.D.; SEDIYAMA, T. Comparação de procedimentos de seleção para produção de grãos em populações de soja. *Ciência Rural*, v. 34, n. 3, 685-692, 2004.

RESENDE, M.D.V. Genética quantitativa e de populações. Viçosa: Suprema, 2015. 463p.

RESENDE, M.D.V. Selegen-REML/BLUP: Sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos. Embrapa Florestas, Colombo, 2007. 359p.

RESENDE, M.D.V. Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, Brasília, 2002.

RESENDE, M.D.V.; RAMALHO, M.A.P.; GUILHERME, S.R.; ABREU, A.F.B. Multigeneration index in the within progenies bulk method for breeding of self-pollinated plants. *Crop Science*, v. 55, p.1202-1211, 2015. doi:10.2135/cropsci2014.08.0580

RESENDE, M.D.V.; RAMALHO, M.A.P.; CARNEIRO, P.C.S.; CARNEIRO, J.E.S.; BATISTA, L.G.; GOIS, I.B.; Selection index with parents, populations, progenies, and generations effects in autogamous plant breeding. *Crop science*, v. 56, p.530-546, 2016.

RICK, C.M.; SMITH, P.G. Novel variation in tomato species hybrids. *The American Naturalist*, v. 88, p. 359-373, 1953.

TANKSLEY, S.D. Mapping polygenes. *Annu. Rev. Genet.* v. 27, p.205-233, 1993.

TASMA, I.M.; LORENZEN, L.L.; GREEN, D.E.; SHOEMAKER, R.C. Mapping genetic loci for flowering time, maturity, and photoperiod insensitivity in soybean. *Molecular Breeding*, v. 8, p.25-35, 2001.

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

WITCOMBE, J.R.; GYAWALI, S.; SUBEDI, M.; VIRK, JOSHI, K.D. Plant breeding can be made more efficient by having fewer, better crosses. *BMC Plant Biology*, v.13, n. 22, p. 1-12, 2013. doi:10.1186/1471-2229-13-22

WRICKE, G.; W.E. WEBER. *Quantitative genetics and selection in plant breeding*. Berlin: De Gruyter, 1986.

ZHAO, C.; TAKESHIMA, R.; ZHU, J.; XU, M.; SATO, M.; WATANABE, S.; KANAZAWA, A.; LIU, B.; KONG, F.; YAMADA, T.; ABE, J. A recessive allele for delayed flowering at the soybean maturity locus E9 is a leaky allele of FT2a, a FLOWERING LOCUS T ortholog. *BMC Plant Biology*, v. 16, p. 1-15, 2016.