

MÉTODOS DE ANÁLISE DIALÉLICA DO MODELO GENÉTICO EM CONTROLE DAS CARACTERÍSTICAS DIAS PARA FLORAÇÃO E NÚMERO DE FOLHAS TRIFOLIOLADAS EM SOJA¹

JOSÉ FRANCISCO FERRAZ DE TOLEDO² e ROMEU AFONSO DE SOUZA KIHHL³

RESUMO - Dados de dias para floração e número de folhas trifolioladas em soja (*Glycine max* (L.) Merrill) foram obtidos num experimento de cruzamentos dialélicos com cinco pais, em condições de dias curtos. As linhagens e cultivares Hill, Bragg, UFV-1, IAC 73-2736 e PI 159925 constituíram os cinco pais. Foram realizadas análises de correlação e do modelo genético em controle de ambas as características. As análises indicaram a existência de forte associação positiva entre número de dias para floração e número de folhas trifolioladas. Indicaram também que no material estudado apenas um gene está envolvido no controle de cada característica e que, provavelmente, apenas um gene está em controle de ambas as características.

Termos para indexação: *Glycine max* (L.) Merrill, nós trifoliolados.

DIALLEL ANALYSIS OF THE GENETIC MODEL IN CONTROL OF THE CHARACTERISTICS DAYS TO FLOWERING AND NUMBER OF TRIFOLIOLATE LEAVES IN SOYBEAN UNDER SHORT DAY CONDITIONS

ABSTRACT - Data of days to flower and number of trifoliolate leaves of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) were obtained in a five parent diallel experiment, under short day conditions. Hill, Bragg, UFV-1, IAC 73-2736 and PI 159925 were the parental lines or cultivar included in this study. Correlation and genetical analysis of the two characteristics were performed. A strong genetical correlation was obtained between days to flower and number of trifoliolate leaves and the analysis showed that in the studied material one major gene was involved in each case. Probably, only a single gene is in control of both characteristics.

Index terms: *Glycine max* (L.) Merrill, trifoliolate leaf nodes.

INTRODUÇÃO

As características dias para floração e número de folhas trifolioladas em soja são positivamente correlacionadas nos genótipos de crescimento determinado sob condições de dias longos, (Johnson et al. 1955). Esta associação também se verifica para materiais plantados sob condições de dias curtos (Kihhl⁴). Tal fenômeno possibilita o uso do número de folhas trifolioladas para a avaliação da data de floração do material de soja usado no melhoramento. Isto é altamente desejável, uma vez que permite uma alternativa para o escalonamento dos trabalhos. Levando em consideração o fato de que o Centro Nacional de Pesquisa de Soja (CNPSo) -

EMBRAPA - dedica parte de seu programa de melhoramento ao desenvolvimento de variedades para baixas latitudes, ou seja, para cultivo sob condições de dias curtos, e realiza experimentos em regiões distantes, esta correlação pode assumir uma importância bastante significativa. O estudo do mecanismo de herança das duas características descritas acima foi realizado através de uma análise de cruzamentos em diallelo envolvendo cinco pais, o que permite obter uma explicação genética para tal associação. O experimento foi realizado em casa de vegetação sob condições de dias curtos (fotoperíodo variando de dez a treze horas), de dezembro de 1975 a abril de 1976, no Estado de Mississippi, U.S.A.

Este trabalho tem ainda um segundo objetivo, explicitar e divulgar duas metodologias de análise de ação gênica que, por suas característi-

¹ Aceito para publicação em 12 de fevereiro de 1982.

² Eng^o Agr^o, M.S., Centro Nacional de Pesquisa de Soja (CNPSo) - EMBRAPA, Caixa Postal 1061, CEP 86100 - Londrina, PR.

³ Eng^o Agr^o, Ph.D., CNPSo-EMBRAPA, Londrina, PR.

⁴ Informação pessoal.

cas, podem ser muito úteis aos melhoristas de plantas autógamas. São discutidos os métodos dialélicos propostos por Hayman (1954b) e Griffing (1956b), aplicados na análise genética dos caracteres dias para floração e número de folhas trifolioladas em soja.

MATERIAL E MÉTODOS

As análises de correlação fenotípica, genotípica e ambiental entre dias para floração e número de folhas trifolioladas foram realizadas a partir de dados obtidos por cruzamentos em dialelo, envolvendo cinco linhagens e/ou cultivares: Hill (1), Bragg (2), UFV-1 (3), IAC 73-2736 (4) e PI 159925 (5), que no presente artigo serão chamados de cultivares.

Para o estudo da ação gênica, envolvida na expressão das características descritas anteriormente, foram usadas as metodologias de análise de dialelo de Griffing (1956b) e Hayman (1954b). Os métodos citados são relativamente bem detalhados neste trabalho para facilitar o acompanhamento das análises realizadas.

O delineamento experimental utilizado foi o de blocos completos casualizados, com cinco repetições. Para conseguir perfeita homogeneidade da data de germinação dentro dos blocos, um excesso de sementes de cada F_1 e das cultivares pais foi posto a germinar em vermiculita e as plântulas de mesma idade e vigor foram então transplantadas para os vasos definitivos em casa de vegetação. Cada vaso continha duas plantas. As anotações de dias para floração, correspondente à abertura da primeira flor, e de número de folhas trifolioladas foram realizadas para cada planta e o valor de cada vaso foi determinado pela média dos dados obtidos nas duas plantas.

Para obtenção da correlação fenotípica, genotípica e ambiental foram realizadas as análises de variância e covariância das variáveis dias para florescimento e número de folhas trifolioladas. O material desta análise foi constituído pelo conjunto dos $\left[\frac{1}{2} p (p-1) \right]$ F_1 e p pais envolvidos no cruzamento em dialelo, num total de $\left[\frac{1}{2} p (p+1) \right]$ tratamentos (Tabela 1).

A análise de Griffing (1956b) é, em sua essência, uma análise estatística e, como tal, requer algumas condições para que as inferências a serem feitas sejam válidas.

Assim, para todas as análises realizadas neste trabalho, devem-se ter em mente as implicações da utilização de um modelo fixo de análise estatística. O uso de um modelo fixo decorre da escolha deliberada dos genótipos incluídos no experimento e implica que as inferências possíveis de serem realizadas devem se limitar ao material nele incluído. As restrições do ponto de vista genético somente são necessárias quando se pretende dar uma interpretação genética aos efeitos de

capacidade geral de combinação (c.g.c.) e capacidade específica de combinação (c.e.c.) (Griffing 1956a).

Assumindo-se a existência de a entradas em cada um dos b blocos e assumindo-se a existência de c indivíduos em cada parcela, podemos escrever:

$$x_{ijkl} = \mu + v_{ij} + b_k + (b \ v)_{ijk} + e_{ijkl}$$

onde,

μ = média geral

v_{ij} = efeito do ij -ésimo genótipo

b_k = efeito do k -ésimo bloco

$(b \ v)_{ijk}$ = interação entre ij -ésimo genótipo com o k -ésimo bloco, sendo que, pelo simples desdobramento do efeito de genótipo, temos:

$$v_{ij} = g_i + g_j + s_{ij}$$

onde,

g_i = efeito de c.g.c. do i -ésimo pai

g_j = efeito de c.g.c. do j -ésimo mãe

s_{ij} = efeito de c.e.c. para o cruzamento do i -ésimo pai com a j -ésimo mãe

obtm-se o modelo abaixo para média das parcelas (média de plantas na parcela e das parcelas nos blocos).

$$\bar{x}_{ijkl} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + \frac{1}{bc} \sum_k \sum_l e_{ijkl}$$

com as restrições impostas: $\sum_i g_i = 0$

$$\sum_j s_{ij} + s_{ii} = 0 \text{ (para cada } i \text{)}$$

As correspondentes análises de variância encontram-se nas Tabelas 2a e 2b.

O segundo procedimento de análise de dialelo considerado é o de Hayman (1954b). Trata-se de um método bastante poderoso de análise de ação gênica. A sua utilização exige que algumas restrições sejam impostas ao modelo genético em estudo, mas que, de uma maneira global, não diminuam a generalidade do uso da metodologia.

As restrições são: 1) homozigose dos pais; 2) segregação diplóide normal; 3) ausência de diferenças entre cruzamentos recíprocos; 4) não ocorra multialelismo; 5) os genes sejam distribuídos independentemente nos pais; 6) ausência de epistasia. Sobre estas restrições cabem os seguintes comentários: as três primeiras são usuais e se aplicam provavelmente; quanto à restrição do número quatro, pode-se dizer que é possível restringir o sistema gênico a dois alelos por loco, sem prejuízo das análises (Johnson 1963); a restrição do número cinco é feita no interesse da simplicidade e justificada com base na provável falta de maior importância (Johnson 1963), além do que o problema se torna cada vez menor à medida que se aumenta o número de pais incluídos no dialelo; a sexta restrição é testada pela metodologia de Hayman (1954b); caso a ausência de epistasia seja comprovada, as análises são realizadas. Kempthorne (1956) discute ainda alguns aspectos da validade da estimativa de parâmetros, como proposto por Hayman (1956b), em populações como a do presente estudo, ou seja, com escolha deliberada dos genótipos incluídos.

TABELA 1. Análise de variância e covariância, com os respectivos quadrados médios esperados, utilizados para o cálculo das correlações fenotípica, genotípica e ambiental.

Anava para X (Y)				
Fonte de variação	G.L.	Q.M.	F	Q.M.E.
Blocos	(b - 1)	M _{bx}	M _{bx} /M _{ex}	$\sigma_{ex}^2 + t \sigma_{bx}^2$
Tratamentos	(t - 1)	M _{tx}	M _{tx} /M _{ex}	$\sigma_{ex}^2 + b \phi_{tx}^2$
Erro experimental	(b - 1)(t - 1)	M _{ex}		σ_{ex}^2

Anacova para XY				
Fonte de variação	G.L.	P.M.	F	P.M.E.
Blocos	(b - 1)	M _{bxy}	M _{bxy} /M _{exy}	$\sigma_{exy} + t \sigma_{bxy}$
Tratamentos	(t - 1)	M _{txy}	M _{txy} /M _{exy}	$\sigma_{exy} + b \phi_{txy}$
Erro experimental	(b - 1)(t - 1)	M _{exy}		σ_{exy}

Fórmulas de cálculo das correlações:

$$\text{correlação fenotípica, } r_f = \frac{\sigma_{exy} + b \phi_{txy}}{\left[(\sigma_{ex}^2 + b \phi_{tx}^2) (\sigma_{ey}^2 + b \phi_{ty}^2) \right]^{1/2}}$$

$$\text{correlação genotípica, } r_g = \frac{\phi_{txy}}{(\phi_{tx} \cdot \phi_{ty})}$$

$$\text{correlação ambiental, } r_a = \frac{\sigma_{exy}}{\sigma_{ex} \cdot \sigma_{ey}}$$

Considere-se inicialmente uma tabela de dialélico p x p, onde Y_{ii} e Y_{ij} com i = 1, . . . , p e j = 1, . . . , p, constituem os pais e os F₁ resultantes do cruzamento do i-ésimo pai com a j-ésima mãe, respectivamente. Considere-se também que Y_{ij} = Y_{ji}.

Dessa tabela ou matriz dialélica considera-se o conjunto dos pais (diagonal), o conjunto de cada linha da matriz e o conjunto das médias de cada linha da matriz (\bar{Y}_i).

Define-se:

$$V_P = \text{variância dos pais (= variância dos elementos da diagonal)} = \frac{1}{p-1} \left[\sum_i Y_{ii}^2 - (\sum_i Y_{ii})^2 / p \right]$$

W_i = covariância entre os pais não-recorrentes e respectivas progênies da i-ésima linha =

$$= \frac{1}{p-1} \left[\sum_j Y_{ij} \cdot Y_{ij} - (\sum_j Y_{ij} \cdot \sum_j Y_{ij}) / p \right]$$

$$V_i = \text{variância da i-ésima linha} = \frac{1}{p-1} \left[\sum_j Y_{ij}^2 - (\sum_j Y_{ij})^2 / p \right]$$

$$V_{\bar{I}} = \text{variância das médias das linhas} = \frac{1}{p-1} \left[\sum_j \bar{Y}_i^2 - (\sum_i \bar{Y}_i)^2 / p \right]$$

m_p = média dos pais

m_{p^{PT}} = média das progênies e pais.

Também são úteis as estatísticas \bar{V}_i e \bar{W}_i que são as respectivas médias de V_i e W_i para cada repetição (bloco) da tabela dialélica.

Após a obtenção de W_i, V_i e demais estatísticas, procede-se à regressão de W_i sobre V_i. A Fig. 1 ilustra algumas situações possíveis de serem encontradas.

A situação simulada pela Fig. 1d indica presença provável de interação não alélica. Caso tal situação (epistasia) seja encontrada, deve-se procurar uma transformação de

TABELA 2a. Análise de variância e respectivos quadrados médios esperados (Griffing 1956b).

F.V.	G.L.	Q.M.	Q.M.E.
Variedades	$(a - 1)$	M_V	$\sigma_e^2 + bc \left(\frac{1}{a-1} \right) \sum_{i \leq j} v_{ij}^2$
Blocos	$(b - 1)$	M_B	$\sigma_e^2 + ac \left(\frac{1}{b-1} \right) \sigma_b^2$
V x B	$(a - 1)(b - 1)$	M_{bv}	$\sigma_e^2 + c \left(\frac{1}{(a-1)(b-1)} \right) \sum_{i \leq j} \sum_k (bv)_{ijk}^2$
Erro	$ab(c - 1)$	M_e	σ_e^2

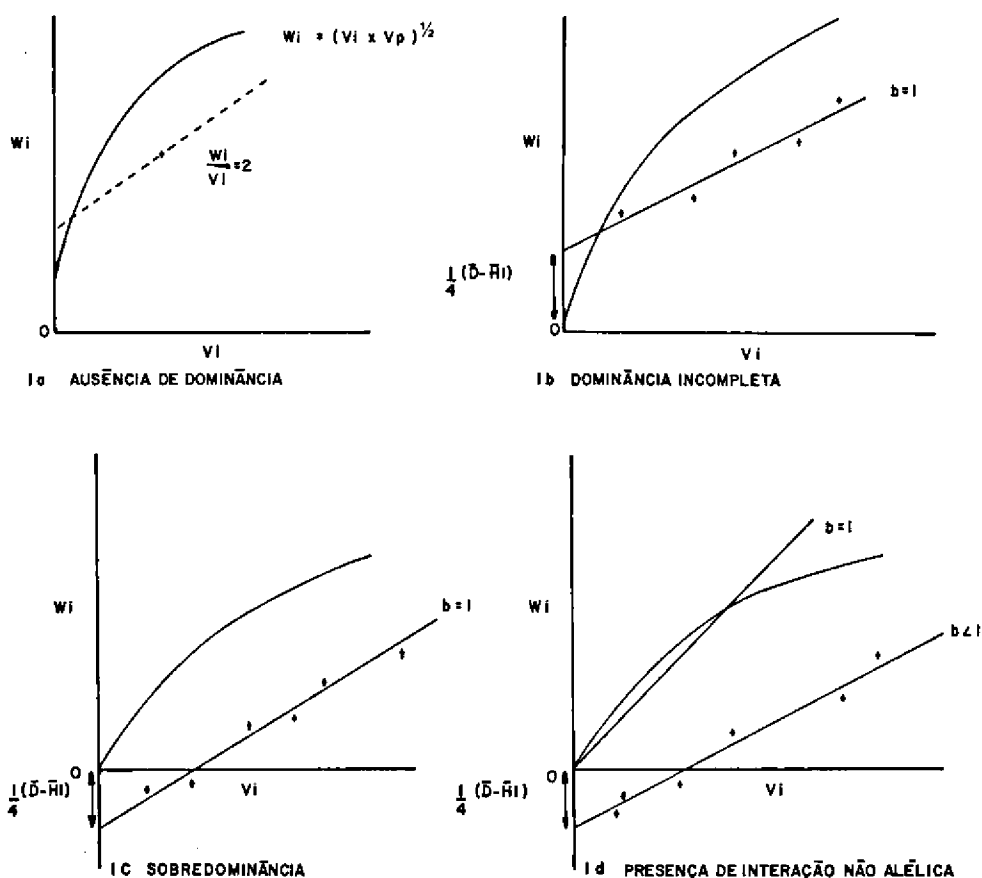
FIG. 1. Regressão de W_i sobre V_i para vários graus de dominância (1a - 1c) e interação não-alélica (1d). Situações simuladas.

TABELA 2b. Análise de variância para capacidade geral e específica de combinação, quadrados médios esperados e fórmulas para cálculo dos parâmetros e respectivos erros. (Griffing 1956b).

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	Q.M.E.
c.g.c.	$p - 1$	S_g	M_g	$\sigma^2 + (p+2) \left(\frac{1}{p-1}\right) \sum_i g_i^2$
c.e.c.	$p \left(\frac{p-1}{2}\right)$	S_s	M_s	$\sigma^2 + \frac{2}{p(p-1)} \sum_i \sum_j s_{ij}^2$
Erro	m		M_e^1	σ^2

$$\text{onde, } S_g = \frac{1}{p+2} \left[\sum_i (X_{i.} + \bar{x}_{ii})^2 \cdot \frac{4}{p} X^2 \dots \right]$$

$$S_s = \sum_{i < j} \sum \bar{x}_{ij}^2 - \frac{1}{p+2} \sum_i (X_{i.} + \bar{x}_{ii})^2 + \frac{2}{(p+1)(p+2)} X^2 \dots$$

para: $X_{i.} = \sum_j \bar{x}_{ij}$, com $\bar{x}_{ij} = \bar{x}_{ji}$ e X_j não precisa ser considerado.

$$\bar{x} \dots = \sum_{i < j} \sum \bar{x}_{ij} \quad \text{e} \quad M_e^1 = M_e/bc$$

Os testes de significância para c.g.c. e c.e.c. são respectivamente:

$$F \left[(p-1), m \right] = M_g/M_e^1 \quad \text{e} \quad F \left[\frac{p(p-1)}{2}, m \right] = M_s/M_e^1$$

Os efeitos e respectivas variâncias são estimados usando-se as fórmulas:

$$\hat{\mu} = \frac{2}{p(p+1)} X \dots \quad ; \quad \text{Var}(\hat{\mu}) = \frac{2}{p(p+1)} \sigma^2$$

$$\hat{g}_i = \frac{1}{p+2} (X_{i.} + \bar{x}_{ii} - \frac{4}{p} X \dots) \quad ; \quad \text{Var}(\hat{g}_i) = \frac{p-1}{p(p+2)} \sigma^2$$

$$\hat{s}_{ij} = \bar{x}_{ij} - \frac{1}{p+2} (X_{i.} + \bar{x}_{ii} + X_{j.} + \bar{x}_{jj}) + \frac{2}{(p+1)(p+2)} X \dots$$

$$\text{Var}(\hat{s}_{ii}) = \frac{p(p-1)}{(p+1)(p+2)} \sigma^2 \quad ; \quad \text{Var}(\hat{s}_{ij}) = \frac{p^2+p+2}{(p+1)(p+2)} \sigma^2 \quad (i \neq j)$$

São também úteis as seguintes variâncias:

$$\text{Var}(\hat{g}_i - \hat{g}_j) = \frac{2}{p+2} \sigma^2 \quad (i \neq j) \quad ; \quad \text{Var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{jj}) = \frac{2(p-2)}{p+2} \sigma^2 \quad (i \neq j);$$

$$\text{Var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{i'j'}) = \frac{2(p+1)}{p+2} \sigma^2 \quad (i \neq j, j' \neq j');$$

$$\text{Var}(\hat{s}_{ij} - \hat{s}_{i'j'}) = \frac{2p}{p+2} \sigma^2 \quad (i \neq j, i', j'; j \neq i', j'; i' \neq j')$$

escala para o conjunto de dados para fazê-lo conformar-se às hipóteses iniciais.

Outra maneira bastante usual de verificar se os dados conformam com as hipóteses iniciais, quando existem repetições (blocos) para o dialelo, constitui proceder-se à análise de variância de $(W_i - V_i)$, testando a ocorrência de diferenças para os valores desta expressão entre as linhas da matriz.

Em geral, para os casos em que for difícil obter uma regressão linear significativa de W_i sobre V_i com inclinação unitária ($b = 1$) ou uma relação $(W_i - V_i)$ constante entre linhas da matriz de cruzamentos, sugerir-se traçar o gráfico de \bar{Y}_i contra $(W_i - V_i)$. Se alguma associação ficar evidenciada, é provável que interação genótipo-ambiente esteja ocorrendo; uma mudança de escala pode, então, resolver o problema.

Nos casos em que o procedimento acima falhar, e persistir a não-conformidade dos dados com as hipóteses de ausência de epistasia, recomenda-se a procura, na tabela de cruzamentos, de F_1 atípicos, para ajustá-los ou excluí-los do conjunto de dados.

Obtida a regressão de W_i sobre V_i com $b \cong 1$, deve-se prosseguir com a análise e com a interpretação do gráfico obtido para, em seguida, proceder-se ao cálculo dos parâmetros genéticos.

Na seqüência da análise dos cruzamentos em dialelo, os parâmetros D , H_1 , H_2 , F , F_1 (notação de Mather 1949) são estimados de acordo com as relações abaixo:

$$\hat{D} = V_p - \hat{E}$$

$$\hat{F} = 2V_p - 4\bar{W}_1 - \frac{2(p-2)}{p} \hat{E}$$

$$\hat{H}_1 = V_p - 4\bar{W}_1 + 4\bar{V}_1 - \frac{(5p-4)\hat{E}}{p}$$

$$\hat{H}_2 = 4\bar{V}_1 - 4V_i - \frac{(3p^2 - 4p + 4)\hat{E}}{p^2}$$

$$\hat{h}^2 = 4(m_{pr} - m_p)^2 \cdot \frac{(p^2 - 1)\hat{E}}{p^3}$$

$$\hat{F}_1 = 2(V_p - \bar{W}_1 + \bar{V}_1 - W_i - V_i) - \frac{2(p-2)}{p} \hat{E}$$

onde,

D = efeitos aditivos

H_1 e H_2 = efeitos de dominância, onde H_1 tem o mesmo coeficiente que D , tal que a raiz quadrada do quociente H_1/D é uma medida do grau de dominância e o quociente $H_2/4H_1$ avalia o valor médio de μv em todos os locos.

F = mede a freqüência relativa dos alelos dominantes e

recessivos; F será positivo sempre que os alelos dominantes existirem em maior número que os alelos recessivos.

F_i = com $i = 1, 2, \dots, p$, mede a freqüência relativa dos alelos dominantes e recessivos em cada pai.

h^2 = diferença entre a média das progênes e a média dos pais, elevado ao quadrado.

\hat{E} = efeito do ambiente.

O parâmetro E pode ser estimado através da análise de variância mostrada anteriormente. Note-se que o conceito de E aqui apresentado não leva em consideração possíveis diferenças de resposta ao ambiente entre indivíduos homozigotos (pais) e heterozigotos (F_1).

O teste de significância dos efeitos aqui estimados podem ser realizados através das análises de variância dos efeitos genéticos conforme descrito por Hayman (1954a) e Jones (1965). Outra alternativa para a obtenção de uma medida de precisão para os parâmetros estimados seria obter valores individuais para os parâmetros em cada bloco e então calcular as respectivas médias e variâncias.

Além das informações transmitidas pela própria estimativa dos parâmetros, as seguintes relações são úteis (Mather & Jinks 1971):

$$\left[\frac{\hat{H}_1}{D} \right]^{1/2}, \text{ que estima o grau médio de dominância;}$$

$$\frac{\hat{h}^2}{\hat{H}_2}, \text{ que estima o número de locos;}$$

$$\frac{\hat{H}_2}{4\hat{H}_1}, \text{ que estima o produto médio entre os dois alelos dos vários locos } (\mu v);$$

$$\frac{1/2 \hat{F}}{\left[\hat{D} (\hat{H}_1 - \hat{H}_2) \right]^{1/2}}, \text{ que quando próxima de 1, indica que a proporção } \frac{H_1}{D} \text{ é constante nos locos em controle do caráter;}$$

$$\frac{(4 \hat{D} \hat{H}_1)^{1/2} + \hat{F}}{(4 \hat{D} \hat{H}_1)^{1/2} - \hat{F}}, \text{ que quando próxima de 1, indica que a distribuição de genes dominantes e recessivos nos pais é uniforme.}$$

$$\hat{h} = \frac{1/2 \hat{D} + 1/2 \hat{H}_1 - 1/2 \hat{H}_2 - 1/2 \hat{F}}{1/2 \hat{D} + 1/2 \hat{H}_1 - 1/2 \hat{H}_2 - 1/2 \hat{F} + \hat{E}}, \text{ herdabilidade no sentido restrito.}$$

$$\hat{H} = \frac{1/2 \hat{D} + 1/2 \hat{H}_1 - 1/2 \hat{H}_2 - 1/2 \hat{F}}{1/2 \hat{D} + 1/2 \hat{H}_1 - 1/2 \hat{H}_2 - 1/2 \hat{F} + \hat{E}}, \text{ herdabilidade no sentido amplo.}$$

Através da análise de Hayman (1954b), pode-se ainda determinar os limites de seleção para os caracteres no ma-

terial em estudo. Para tal, procede-se à regressão de Y_{ij} sobre $(W_i + V_j)$. Se a regressão existir, com (SQ Regressão/SQ Total) próximo de 1, substitui-se $(W_R + V_R)$ e $(W_D + V_D)$ na equação de regressão obtida e estimam-se os valores Y_{ij} para indivíduos completamente recessivos e dominantes, respectivamente.

W_D, V_D, W_R, V_R são obtidos por:

$$V_D = V_p z_1^2$$

$$W_D = V_p z_1$$

$$V_R = V_p z_2^2$$

$$W_R = V_p z_2$$

onde, z_1 e z_2 são raízes da equação:

$$V_p z^2 - V_p z + \bar{W}_i - \bar{V}_i = 0$$

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As análises de correlação fenotípica, genotípica e de ambiente, para as características número de dias para a floração e número de folhas trifolioladas, indicaram a existência de uma alta associação

positiva, respectivamente de 0,9176 e 0,9215 para os dois primeiros tipos e relativamente baixa (0,2745), mas também significativa ao nível de 5%, para o último tipo.

Uma correlação genética de tal magnitude pode decorrer de efeitos pleiotrópicos ou de ligação dos genes envolvidos. Griffing (1956b) sugere que os efeitos pleiotrópicos são a causa principal de tais associações.

As análises de ação gênica, descritas a seguir, foram realizadas com o objetivo de explicar os fenômenos observados.

Utilizando-se o método de análise de Griffing (1956b), ficou evidente que os efeitos de capacidade geral de combinação (c.g.c.) são bastante importantes, tanto na expressão do caráter dias para floração quanto na do caráter número de folhas trifolioladas. Também os efeitos de capacidade específica de combinação (c.e.c.) são significativos. Os efeitos encontram-se na Tabela 3.

TABELA 3. Estimativa dos efeitos de capacidade geral (g_i) e específica de combinação (s_{ij}) (Griffing 1956b).

Efeitos	Dias para floração		Número de folhas trifolioladas			
	Valor	Valor	Valor			
g_1	-4,5343		1,9171			
g_2	-8,5343		2,2600			
g_3	-1,7057		1,2171			
g_4	3,4514		1,9829			
g_5	11,3229		3,4114			
$\hat{s}(g_i - g_j)$	0,4891		0,1581			
Dias para floração						
s_{ij}	1	2	3	4	5	
(pais)	1	2,9286	4,1286	0,7000	-4,4571	-6,2286
	2		4,5286	2,1000	-5,8571	-9,4286
	3			2,4714	-2,5857	-5,1571
	4				3,5571	5,7857
	5					7,5143
	$\hat{s}(s_{ii} - s_{jj}) = 0,7177$		$\hat{s}(s_{ij} - s_{ij'}) = 1,4354$		$\hat{s}(s_{ij} - s_{ij'}) = 1,1961$	
Número de folhas trifolioladas						
s_{ij}	1	2	3	4	5	
(pais)	1	0,3476	0,7905	0,0476	-0,9524	-0,5810
	2		0,8333	0,9905	-2,2095	-1,2381
	3			-1,0524	0,9476	0,1190
	4				0,7476	0,7190
	5					0,4905
	$\hat{s}(s_{ii} - s_{jj}) = 0,0750$		$\hat{s}(s_{ij} - s_{ij'}) = 0,1500$		$\hat{s}(s_{ij} - s_{ij'}) = 0,1250$	

A análise de Griffing (1956b) mostrou, consistentemente, que as cultivares com c.g.c. no sentido de diminuir o número de dias necessários até a floração, também apresentaram c.g.c. no sentido de um número menor de folhas trifolioladas. E vice-versa, as cultivares que possuíam c.g.c. no sentido de aumentar o número de dias decorridos até a floração, possuíam c.g.c. no sentido de um número maior de folhas trifolioladas. O posicionamento relativo às cultivares, em termos de magnitude dos efeitos de c.g.c., foi sempre o mesmo para ambas as características. Tal fato não se repetiu para os efeitos de c.e.c. Algumas variedades apresentaram variabilidade notoriamente híbrida, o comportamento das variedades não pode ser tão precisamente caracterizado. Tal fato pode ter, como causas, a existência de diferentes graus de dominância entre alelos em uma série alelomórfica, combinações epistáticas diferenciais e ou, também, influência de genes menores.

A análise de Griffing (1956b), como apresentada acima, é, em sua essência, uma análise estatística e não requer restrições ao modelo genético em estudo. Para maior detalhamento dos efeitos de c.g.c. e c.e.c., poderíamos impor algumas restrições ao modelo genético e prosseguir a análise. No

entanto, este método tem sua maior utilidade quando se sabe que estas restrições tornariam inválidas ou inverídicas quaisquer conclusões que resultassem da análise sob tais condições. Isto porque, para os estudos sob condições em que um modelo genético simplificado decorrente de tais restrições é válido, o método de Hayman (1954b) é muito mais informativo.

Nas análises de regressão de W_i sobre V_i realizadas neste trabalho, usou-se o modelo linear da forma $W_i = a + bV_i$ e obteve-se R^2 bastante próximos de 1,0 para ambas as características. Da Fig. 2a foram obtidas as seguintes informações para número de dias para floração: a regressão de W_i sobre V_i indicou que b não diferiu significativamente de 1,0 (ao nível de 1%), o que é um bom indicador de que os dados conformam com as hipóteses iniciais. Obteve-se também $a > 0$, ao nível de 1% de significância, indicando a ocorrência de dominância parcial. O grau médio de dominância, calculado a partir do gráfico, foi de 0,73. As variedades Bragg, Hill e UFV-1 mostraram possuir alelos dominantes para a expressão da característica dias para floração. A linhagem IAC 73-2736 possui principalmente alelos recessivos controlando a mesma característica, como indicado pela sua po-

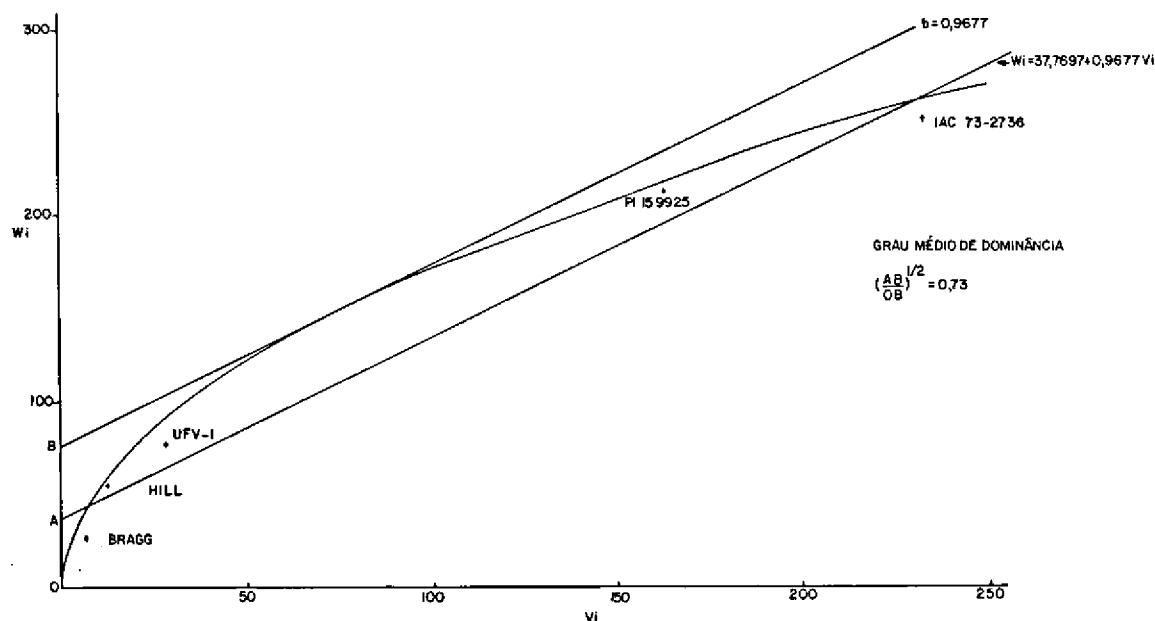


FIG. 2. Regressão W_i/V_i para número de dias para floração, Jinks (1955).

sição relativa no outro extremo da reta. Ainda pela sua posição no gráfico, pode-se depreender a ordem de dominância das variedades e ou linhagens usadas neste estudo, que foi: Bragg, Hill, UFV-1, PI 159925 e IAC 73-2736, no sentido do mais dominante para o mais recessivo. Da Fig. 2b foram obtidas as seguintes informações para a característica número de folhas trifolioladas: a regressão de W_i sobre V_i apresenta um coeficiente b não diferente de 1,0 (ao nível de 1% de significância). A regressão também mostrou que $a > 0$, ao nível de 1% de significância, indicando a ocorrência de dominância parcial. O grau médio de dominância estimado para este caráter a partir da equação de W_i sobre V_i foi de 0,49. A variedade Bragg, pelo seu posicionamento na reta, possui alelos dominantes para a expressão deste caráter. A ordem de dominância dos pais, nesta análise, para a característica número de folhas trifolioladas foi: Bragg, Hill, UFV-1, IAC 73-2736 e PI 159925, no sentido do mais dominante para o mais recessivo.

Analisadas desta forma preliminar, verificou-se alguma diferença de comportamento das varia-

des, notadas pelo posicionamento ao longo da regressão de W_i sobre V_i . A principal alteração observada foi a inversão de posições da PI 159925 com IAC 73-2736 que ocuparam posições diferentes dependendo da característica em análise.

As estimativas dos parâmetros genéticos (variância e covariâncias), obtidas através da metodologia de Hayman (1954b), encontram-se na Tabela 4, juntamente com as herdabilidades no sentido amplo e restrito, estimadas como sugerido por Mather & Jinks (1971). Os componentes \hat{D} e \hat{H}_1 , estimadores respectivamente da variação aditiva e de dominância, foram altamente significativos. A magnitude relativa de ambos indica que a variação aditiva é a de maior importância para as duas características estudadas. A expressão $(\frac{\hat{H}_1}{\hat{D}})^{1/2}$, que estima

o grau médio de dominância, apresentou os valores 0,6955 e 0,4689 para dias para floração e número de folhas trifolioladas, respectivamente. Estes valores são próximos daqueles obtidos pela estimativa preliminar através dos gráficos. O valor de \hat{F} , para ambos os casos, não difere de zero, ao nível

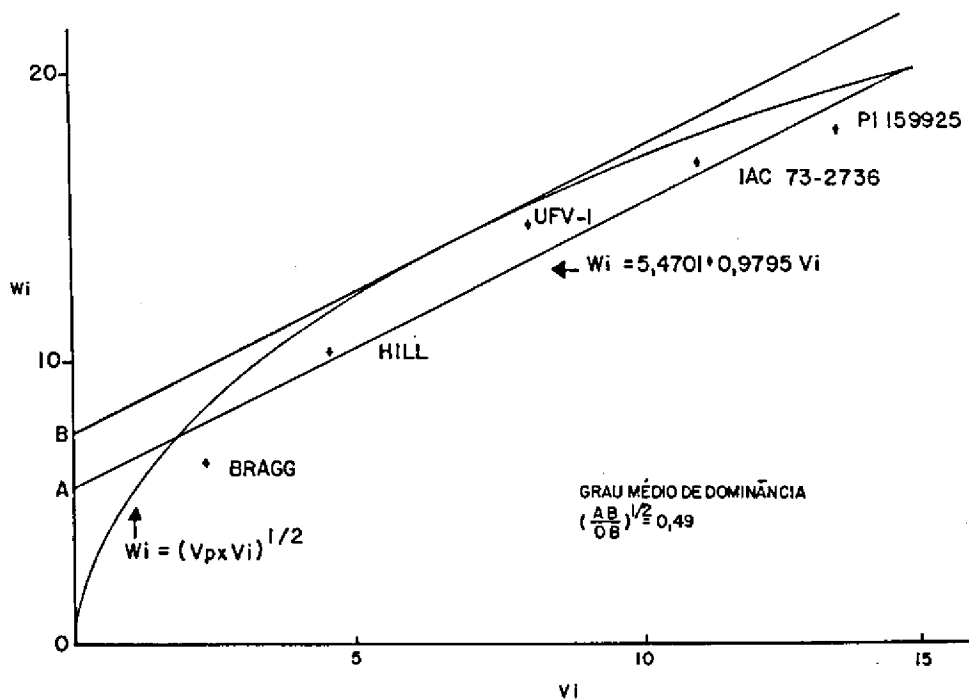


FIG. 2b. Regressão W_i/V_i para número de folhas trifolioladas, Jinks (1955).

TABELA 4. Estimativa dos parâmetros do dialelo (Hayman 1954b) e herdabilidade (Mather & Jinks 1971).

Discriminação	Dias para floração	Número de folhas trifolioladas
\hat{D}	283,2183 ± 19,1246	28,1225 ± 1,3863
\hat{F}	72,5260 ± 22,9321	4,1010 ± 1,5243
\hat{H}_1	136,9796 ± 8,8939	6,1845 ± 0,7451
\hat{H}_2	127,9575 ± 5,0871	5,0344 ± 0,6586
$(\hat{m}_{pr} - \hat{m}_p)$	- 25,2000 ± 0,7727	- 1,6400 ± 0,5222
\hat{h}^2	92,2004 ± 8,7888	0,5763 ± 0,6482
\hat{F}_1	362,6856 ± 29,6023	17,7310 ± 2,1406
\hat{F}_2	433,4808 ± 23,1746	28,7410 ± 3,0125
\hat{F}_3	289,4652 ± 60,8778	0,6810 ± 4,9416
\hat{F}_4	- 254,2896 ± 34,3268	- 16,9445 ± 1,2677
\hat{F}_5	- 468,7144 ± 23,4205	- 9,7040 ± 4,3867
\hat{E}	4,1867	0,4375
$a = [\frac{1}{4}(\hat{D} - \hat{H}_1)]$	37,7697 ± 4,7148	5,4701 ± 0,6133
$b/W_i, V_i$	0,9677 ± 0,0364	0,9795 ± 0,0679
$(\hat{H}_1/\hat{D})\frac{1}{2}$	0,6955	0,4689
μv	0,2335	0,2035
número de genes	0,7753	-
herdabilidade	a) amplo	0,9732
em sentido	b) restrito	0,8962

de 1% de probabilidade, como se pode constatar pela dimensão dos respectivos erros. Os valores $\hat{F} = 0$ indicam que genes dominantes e recessivos têm freqüência semelhante entre as cinco cultivares envolvidas neste estudo.

A dominância ocorre no sentido da diminuição do número de dias para floração e da redução do número de folhas trifolioladas, como indicado pela expressão $(\hat{m}_{pr} - \hat{m}_p) < 0$. A ordem de dominância dos pais, dada pela magnitude dos F_i , foi: Bragg, Hill, UFV-1, PI 159925 e IAC 73-2736, no sentido do pai mais dominante para o mais recessivo, para dias para floração. Para número de folhas trifolioladas obteve-se: Bragg, Hill, UFV-1, IAC 73-2736 e PI 159925, também em ordem decrescente de dominância. Embora, a exemplo da análise gráfica, tenha ocorrido a inversão de posição de dominância entre PI 159925 e IAC 73-2736 entre análises das duas características, cumpre ressaltar que, para folhas trifolioladas, as duas linhagens não diferem significativamente entre si em grau de dominância.

A estimativa do número de genes que controlam dias para floração se encontra na Tabela 4. Para número de folhas trifolioladas não pode ser realizada tal estimativa, devido ao fato de h^2 não

ser significativamente diferente de zero. Ressalta-se que esta estimativa do número de genes não deve ser confundida com a estimativa do número de fatores de Mather (1949), uma vez que não entram neste cálculo os genes que não apresentam dominância. Isto acarreta, na grande maioria das vezes, uma subestimação do número real de fatores que controlam as características em estudo.

O coeficiente de correlação entre os valores Y_{ii} e $(W_i + V_i)$ foi bastante elevado ($r = 0,9529$) para a característica dias para floração. Este fato permitiu a estimativa dos limites teóricos de seleção para este caráter. Para número de folhas trifolioladas, $r = 0,7549$, não existe possibilidade de uma estimativa confiável para tais limites. Para o material e condições de ambiente deste estudo, os limites obtidos para dias para floração foram de 69 dias para o indivíduo mais tardio (completamente recessivo) e de 36 dias para o indivíduo mais precoce (completamente dominante). Quando se compararam estes resultados com as médias da Tabela 5, nota-se uma aparente contradição, pois dois pais incluídos nesta análise ultrapassaram, um em cada sentido (floração precoce: Bragg e floração tardia: IAC 73-2736), estes limites. No entanto, deve-se

TABELA 5. Média de dias para floração (a) e número de folhas trifolioladas (b).

	(a)	(b)
Hill	39,1	7,6
Bragg	32,7	7,4
UFV-1	44,3	7,6
PI 159925	55,7	15,8
IAC 73-2736	75,4	18,4
D.M.S. (0,05)	2,6	0,8

levar em consideração que tais limites somente consideram os genes detectados por esta análise, isto é, os que apresentam dominância. Outra hipótese bastante provável para explicar a aparente contradição mostrada acima, seria a da influência de genes menores.

CONCLUSÕES

A análise de correlação entre número de folhas trifolioladas e dias para floração indicou ser possível a utilização da primeira característica para predição de valores da segunda, ou vice-versa. Ambas são altamente correlacionadas geneticamente.

Os resultados deste estudo permitiram concluir que os mecanismos genéticos em controle de ambas as características são bastante semelhantes. Este fato indica que a causa mais provável da associação genética entre número de folhas trifolioladas e dias para floração é o efeito pleiotrópico de um único gene envolvido. Entretanto, esta correlação genética, se explicada pelo efeito pleiotrópico, não seria perfeita devido aos diferentes graus de dominância na expressão de cada

caráter. Também ocorreria, provavelmente, influência de genes menores.

A ocorrência de ligação entre dois genes distintos também resultaria nos efeitos observados de correlação genética. No entanto, não se tem notícia de quebra desta hipotética associação em material de ciclo determinado. Evidências mais concretas sobre tal mecanismo somente poderão surgir com um estudo prolongado e que incluísse outros tipos de materiais para análise.

Resultante de pleiotropia ou de ligação gênica, o que fica consolidado é que tal associação genética existe e possibilita o uso do número de folhas trifolioladas na avaliação da data de floração do material estudado.

REFERÊNCIAS

- GRIFFING, B. A generalised treatment of the use of diallel crosses in quantitative inheritance. *Heredity*, 10:31-50, 1956a.
- GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel-crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9:463-93, 1956b.
- HAYMAN, B.I. The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10:235-44, 1954a.
- HAYMAN, B.I. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*, 39:789-809, 1954b.
- JOHNSON, H.W.; ROBINSON, H.F. & COMSTOCK, R.E. Genotypic and phenotypic correlations in soybeans and their implications in selection. *Agron. J.*, 47: 477-83, 1955.
- JOHNSON, L.P.V. Applications of the diallel-cross techniques to plant breeding. In: ———. *Statistical genetics and plant breeding*. s.l., NAS - NRC, 1963. (Publication, 982).
- JONES, R.M. Analysis of variance of the half-diallel table. *Heredity*, 20:117-21, 1965.
- KEMPTHORNE, O. The theory of the diallel cross. *Genetics*, 4:451-9, 1956.
- MATHER, K. *Biometrical genetics*. Methuen, London, 1949.
- MATHER, K. & JINKS, J.L. *Biometrical genetics*. Cornell University Press. 1971.