

HERANÇA DA RESISTÊNCIA DO FEIJOEIRO AO CRESTAMENTO BACTERIANO COMUM*

SILVIA A.G. SILVA**, CARLOS A. RAVA***, JOAQUIM G.C. COSTA*** & ORLANDO P. MORAIS

Embrapa Arroz e Feijão, Caixa Postal 179, CEP 75375-000, Santo Antônio de Goiás, GO, fax (062) 833-2100, e-mail: rava@cnpaf.embrapa.br

(Aceito para publicação em 23/12/98)

Autor para correspondência: Carlos A. Rava

SILVA, S.A.G., RAVA, C.A., COSTA, J.G.C. & MORAIS, O.P. Herança da resistência do feijoeiro ao crestamento bacteriano comum. *Fitopatologia Brasileira* 24:38-44. 1999.

RESUMO

Foram determinados modelos de ação gênica que explicam a hereditariedade da resistência do feijoeiro ao crestamento bacteriano comum incitado por *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (= *X. campestris* pv. *phaseoli*) e comparados com os resultados obtidos pela análise dialélica. Foi realizado um dialelo parcial, envolvendo cinco genitores, sendo três resistentes (CB 511687-1, CB 733753 e Diamante Negro) e dois suscetíveis (Rosinha G-2 e Compuesto Chimaltenango 2). Dez dias após a semeadura, as plântulas das seis gerações de cada um dos dez cruzamentos foram inoculadas com uma suspensão de 5×10^7 ufc/ml do isolado Xp CNF 15 pelo método de incisão das folhas primárias. Foi realizada a análise de médias das seis gerações de cada cruzamento, e a análise dialélica incluindo apenas os genitores e a primeira geração híbrida. Os modelos de ação gênica constataram a significância do efeito aditivo, com exceção do cruzamento Diamante Negro x CB 511687-1,

sugerindo a eficiência da seleção para resistência e a previsão do comportamento dos genitores. A ausência de efeitos epistáticos no cruzamento CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2 permitiu estimar quatro genes envolvidos no controle do caráter. Na análise dialélica, os genitores resistentes CB 511687-1, CB 733753 e Diamante Negro apresentaram as melhores capacidades gerais de combinação para resistência, enquanto os genitores suscetíveis Rosinha G-2 e Compuesto Chimaltenango 2 apresentaram estimativas positivas da capacidade geral de combinação, o que implica numa contribuição favorável à suscetibilidade. Foi confirmada a natureza quantitativa da resistência do feijoeiro ao crestamento bacteriano comum.

Palavras chave: *Phaseolus vulgaris*, *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, *X. campestris* pv. *phaseoli*, modelos de ação gênica, análise dialélica.

ABSTRACT

Inheritance of dry bean resistance to common bacterial blight

Models of gene action which explain the inheritance of dry bean (*Phaseolus vulgaris*) resistance to common bacterial blight caused by *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (= *X. campestris* pv. *phaseoli*) were determined and compared with the results of diallelic analysis. The resistant genotypes CB 511687-1, CB 733753 and Diamante Negro and the susceptible genotypes Rosinha G-2 and Compuesto Chimaltenango 2 were used to obtain a partial diallel crossing. Ten days after planting, seedlings from the six generations of each cross were inoculated by clipping the primary leaves with scissors previously immersed in a bacterial suspension containing 5×10^7 cfu/ml of the isolate Xp CNF 15. Mean generation analysis was performed for the six generations and diallelic analysis included only the parents and the first hybrid generation. The models of gene action, with the

exception of the cross Diamante Negro x Compuesto Chimaltenango 2, demonstrated the significance of additive effect, indicating the selection efficiency for resistance and also allowing one to predict the behavior of parents. The absence of epistatic effects in the cross CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2 allows one to estimate that four genes control the inheritance of resistance. The diallelic analysis indicated that CB 511687-1, CB 733753 and Diamante Negro showed better estimates of general combining ability while the susceptible parents, Rosinha G-2 and Compuesto Chimaltenango 2, presented positive estimates of general combining ability which implies in a contribution to susceptibility. The quantitative inheritance of resistance in bean to common bacterial blight was confirmed.

INTRODUÇÃO

Dentre as doenças de origem bacteriana que afetam a cultura do feijoeiro, o crestamento bacteriano comum

(CBC), incitado por *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, Vauterin, Hoste, Kersters & Swings, 1995 (Xap) (= *X. campestris* pv. *phaseoli*), é a que apresenta maior importância no Brasil (Rava & Sartorato, 1994). A doença ocorre em quase todas as regiões produtoras de feijão do país, principalmente no plantio das águas, ou seja, no início da estação chuvosa, sendo também fator limitante dos cultivos irrigados de outono/inverno.

* Parte da tese de mestrado do primeiro autor, apresentada à Universidade Federal de Goiás.

** Bolsista da CAPES.

*** Bolsistas do CNPq.

O controle químico do CBC em geral tem sido pouco eficiente (Maringoni, 1990) e as medidas de controle cultural são de aplicabilidade bastante remota em regiões onde prevalece o cultivo de subsistência. Nestas áreas, a disponibilidade de cultivares resistentes se constitui na medida de controle mais prática e acessível para os produtores. Para o desenvolvimento de cultivares resistentes, o conhecimento da variabilidade do patógeno e o mecanismo de herança da resistência do hospedeiro são pré-requisitos básicos (Rava, 1985).

Silva *et al.* (1989), embora tenham determinado estimativas dos efeitos gênicos para a reação a Xap em diferentes partes da planta que ajustaram com um modelo digênico, concluíram que um único gene maior controla a resistência das linhagens XAN 40 e XAN 112, derivadas da linhagem de *Phaseolus vulgaris* PI 207262 e das cultivares Great Northern Tara e Jules, cuja resistência provém de *P. acutifolius*. Entretanto, diversos trabalhos estabeleceram a hereditabilidade da resistência do feijoeiro comum a Xap como sendo de natureza complexa. Honma (1956), baseando-se na variação da geração F₃ do cruzamento entre *P. vulgaris* x *P. acutifolius*, sugeriu que a herança da característica é quantitativa. Este fato foi confirmado por diversos pesquisadores (Coyne *et al.*, 1965, 1966, 1973; Pompeu & Crowder, 1972; Coyne & Schuster, 1974a, 1974b; Valladares-Sánchez *et al.*, 1979, 1983; Webster *et al.*, 1980; Rava *et al.*, 1987; Aggour *et al.*, 1988 e Arnaud-Santana *et al.*, 1989), tanto para derivados do cruzamento *P. vulgaris* x *P. acutifolius* como para outras fontes de resistência de *P. vulgaris*.

Coyne *et al.* (1966) e Arnaud-Santana *et al.* (1989) constataram que a reação de suscetibilidade foi parcialmente dominante, enquanto Pompeu & Crowder (1972), Silva *et al.* (1989) e Mc Elroy (1986), observaram a dominância parcial da resistência. Devido a natureza quantitativa da herança da resistência do caráter, deve-se esperar marcada influência do ambiente, dos métodos de inoculação, dos critérios de avaliação, da idade da planta, assim como do progenitor suscetível, os quais podem ser responsáveis pelas discrepâncias encontradas nos resultados de diferentes autores (Rava, 1985). Efeitos aditivos envolvidos no controle da reação à doença nas folhas foram detectados por Valladares-Sánchez *et al.* (1983), Rava (1985), Mc Elroy (1986) e Silva *et al.* (1989).

Valladares-Sánchez *et al.* (1979) observaram segregação transgressiva para resistência na folha em plantas da geração F₂ de dois cruzamentos, a qual foi confirmada pelo teste das famílias F₃. Rava *et al.* (1987) determinaram que a cultivar México 29 apresentou efeito epistático aditivo x aditivo para resistência em dois cruzamentos na análise de notas máximas, e em um cruzamento na análise de notas médias. Este fato indica a possibilidade de se obterem segregantes transgressivos para maior resistência em gerações avançadas. Os autores encontraram, também, correlação significativa entre a resistência na folha e na vagem. Portanto, mesmo a cultivar sendo classificada como moderadamente resistente pode ser considerada um progenitor promissor em programas de melhoramento visando resistência a Xap.

Nodari *et al.* (1993) estudaram a reação foliar a Xap de 70 famílias F₃ derivadas do cruzamento BAT 93 x Jalo EEP-558, através da análise de regressão e do mapeamento

de intervalo. Foram identificadas quatro regiões genômicas dos grupos de ligação D2, D5, D7 e D9, as quais foram responsáveis por 75% da variação fenotípica. Cada região genômica contribuiu com 17, 15, 32 e 13%, respectivamente, sendo a ação gênica aditiva o principal componente da variação genética.

O presente trabalho teve como objetivos determinar os modelos de ação gênica que permitem explicar a herança da resistência do feijoeiro comum a Xap e comparar os resultados obtidos pela análise de médias de gerações com aqueles obtidos pela análise dialélica.

MATERIAL E MÉTODOS

Genótipos utilizados

Foi realizado um dialelo parcial, envolvendo cinco genitores, sendo resistentes os genótipos CB 511687-1 (Rava *et al.* 1992), CB 733753 e Diamante Negro (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 1997) e suscetíveis Rosinha G-2 (Rava *et al.* 1990) e Compuesto Chimaltenango 2. De cada cruzamento foram avaliadas, em média, 50 plantas dos genitores P₁, P₂, da geração F₁, 500 plantas da F₂, e 50 plantas dos RC₁ e RC₂.

A linhagem CB 511687-1 provém do cruzamento entre os genótipos PI 207262 (Tlalnepantla-64) e Aroana. O cruzamento e a seleção para obtenção da linhagem foram realizados na Embrapa Arroz e Feijão (Rava *et al.* 1992).

A linhagem CB 733753 e a cultivar Diamante Negro são provenientes dos seguintes cruzamentos: XAN 87 x A 367 e A 395 x XAN 94, respectivamente, os quais foram introduzidos do CIAT na geração F₃ e selecionados na Embrapa Arroz e Feijão. As respectivas genealogias desses progenitores são:

XAN 87 = (22G4 x PI 310797) x (Turrialba 4 x Cornell 49242) x (Negro x G.N.Jules)

A 367 = (Porriño Sintético x PI 310878) x (S 630B x Compuesto Chimaltenango 2)

A 395 = ICA 10310 x [(Veranic 2 x Tlalnepantla 64) x (Turrialba 4 x Cornell 49242)]

XAN 94 = (S 166 AN x 51054) x [(Veranic 2 x Tlalnepantla 64) x (Jamapa x Tara)]

Inoculação e Avaliação

Foi utilizado o isolado Xp CNF 15 de Xap, obtido em 1976 de material infectado da cultivar Rico 23, proveniente da Embrapa Cerrados, Brasília, DF (Rava, 1984). Este isolado, altamente patogênico nos experimentos realizados por Rava (1984) e Rava & Romeiro (1990), foi conservado liofilizado até o início dos experimentos e durante a realização destes foi preservado em papel de filtro dessecado com sílica gel (Takatsu, 1980). A concentração do inoculo foi ajustada no espectrofotômetro, A₄₄₅ = 0,05 que corresponde a 5 x 10⁷ ufc/ml (Rava, 1984). A totalidade das plantas obtidas para cada cruzamento foram inoculadas dez dias após o plantio pelo método de incisão das folhas primárias, utilizando-se uma tesoura previamente mergulhada na suspensão de inoculo (Ekpo, 1975). Nos cruzamentos em que Rosinha G-2 não participou como genitor, foram incluídas 20 plantas desta cultivar como testemunha suscetível, para definir a época de avaliação dos sintomas.

A avaliação dos sintomas foi realizada de nove a dez dias após a inoculação, em função da temperatura ambiente, quando as plantas da cultivar Rosinha G-2, utilizadas como controle, apresentavam uma média de severidade de doença em torno de cinco, conforme escala de notas estabelecida por Rava (1984). Em cada planta foram avaliadas as duas metades das duas folhas primárias. Nas análises foram incluídos os valores médios de cada planta (nota média) assim como os valores máximos (nota máxima).

Análise de médias de gerações

De cada cruzamento, as gerações F_1 , F_2 e os retrocruzamentos foram avaliados em uma determinada época, enquanto a avaliação de cada genitor ocorreu em quatro épocas e da cultivar Rosinha G-2 em todas as épocas. A existência de tratamentos comuns entre épocas distintas permitiu estimar as médias das notas médias e das notas máximas ajustadas para o efeito de épocas.

Para cada cruzamento, as médias ajustadas foram expressas em função dos componentes aditivo (a), de dominância (d) e de suas interações epistáticas (aa, ad e dd), por meio das equações apresentadas a seguir, onde \bar{P}_1 , \bar{P}_2 , \bar{F}_1 , \bar{F}_2 , \bar{RC}_1 e \bar{RC}_2 representam as médias do genitor 1, genitor 2, geração F_1 , geração F_2 , cruzamento da F_1 com o genitor 1 (retrocruzamento 1) e cruzamento da F_1 com o genitor 2 (retrocruzamento 2), respectivamente.

$$\bar{P}_1 = m + a + aa$$

$$\bar{P}_2 = m - a + aa$$

$$\bar{F}_1 = m + d + dd$$

$$\bar{F}_2 = m + (1/2)d + (1/4)dd$$

$$\bar{RC}_1 = m + (1/2)a + (1/2)d + (1/4)aa + (1/4)ad + (1/4)dd$$

$$\bar{RC}_2 = m - (1/2)a + (1/2)d + (1/4)aa - (1/4)ad + (1/4)dd$$

Neste sistema de equações, "m" constitui uma constante associada às médias observadas e seu estimador (\hat{m}) representa o intercepto da regressão.

A solução do sistema foi obtida pelo método dos quadrados mínimos generalizados (Mather & Jinks, 1984; Hoffmann & Vieira, 1987), devido às médias não serem homocedásticas nem independentes entre si, em função do procedimento adotado para estimá-las.

Inicialmente adotou-se o modelo completo, envolvendo todos os parâmetros, testando a significância das estimativas obtidas. Os parâmetros cujas estimativas não atingiam o nível de significância de 5% pelo teste t foram eliminados, ajustando-se modelos mais simplificados. Adotou-se o critério de eliminar um parâmetro de primeira ordem (a ou d) não significativo, somente quando o mesmo não estivesse envolvido em interações epistáticas significativas (aa, ad, dd). A qualidade dos modelos ajustados foi avaliada pelo coeficiente de determinação (R^2) e a significância das estimativas pelo teste t.

Estimativa do número de genes

O número de genes (n) que controla o caráter foi estimado somente para o cruzamento CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2, devido a ser o único a atender as condições de incluir genitores de reação contrastante e não apresentar interações ou epistasia, por meio da expressão:

$[\frac{1}{4}]^n$ = frequência da classe extrema na geração F_2 ; segundo

Cruz & Regazzi (1994).

Análise dialélica

Foram realizadas análises dialélicas das médias das reações foliares a Xap (notas médias e notas máximas), ajustadas para o efeito de época de avaliação de forma análoga à referida na análise de médias de gerações, utilizando conjuntamente os genitores (p) e a geração F_1 , totalizando p (p-1) / 2 híbridos simples. Em seguida, baseando-se em Griffing (1956), essas médias foram expressas em função dos seus efeitos da capacidade geral de combinação (g_i e g_j) e da capacidade específica de combinação (s_{ij}).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Análise de médias de gerações

A comparação das médias dos genitores (Tabela 1) confirma a classificação dos mesmos em dois grupos, suscetível e resistente, apresentando o resistente menos da metade da intensidade de sintomas do suscetível. Embora tenha-se observado variações significativas dentro de cada grupo, para nota média, os genitores considerados resistentes (CB 511687-1, CB 733753 e Diamante Negro) apresentaram baixos índices de infecção por Xap, enquanto os dois genitores classificados como suscetíveis (Roshinha G-2 e Compuesto Chimaltenango 2) mostraram alta severidade de doença. Baseando-se nas notas médias, verificou-se que CB 733753 foi ainda mais resistente que CB 511687-1 e Diamante Negro, enquanto Rosinha G-2 apresentou reação de maior suscetibilidade que Compuesto Chimaltenango 2.

Na Tabela 2 são apresentados os modelos de ação gênica ajustados, as estimativas de seus componentes, os respectivos desvios padrão, valores do teste t e coeficiente de determinação (R^2), obtidos na análise de médias de gerações a partir das médias ajustadas da reação foliar para os dez cruzamentos estudados.

Sendo o feijoeiro uma planta autógama, os programas de melhoramento geralmente objetivam a produção de linhas puras. Portanto, os efeitos gênicos aditivo e epistático aditivo x aditivo, expressos em genótipos homocigóticos, são os que apresentam maior interesse prático. Nos cruzamentos estudados, com exceção de Diamante Negro x CB 511687-1, sempre foi constatada a significância do efeito aditivo, independente da nota de reação foliar considerada (Tabelas 1 e 2). Este fato sugere a eficiência da seleção para resistência a

TABELA 1 - Médias ajustadas e respectivos desvios padrão (S), estimadas a partir das notas médias e máximas (Nmed e Nmax) da reação a *Xanthomonas axonopodis* pv. phaseoli de cinco genitores de feijoeiro comum.

Genitores	Nmed	S _(Nmed)	Nmax	S _(Nmax)
CB 511687-1	1,87 b ¹	0,086	2,35a ¹	0,096
Roshinha G-2	4,83 d	0,057	5,25 c	0,064
CB 733753	1,18a	0,088	2,02a	0,098
Diamante Negro	1,84 b	0,087	2,27a	0,098
Compuesto Chimaltenango 2	4,48 c	0,086	4,82 b	0,097

¹ Médias seguidas da mesma letra não diferem entre si no nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

TABELA 2 - Estimativas e desvios padrão¹ dos parâmetros incluídos nos modelos de ação gênica obtidos na análise de médias de gerações, valores do teste t² e coeficiente de determinação (R²) dos modelos para reação foliar (notas médias) a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* de dez cruzamentos de feijoeiro comum.

Cruzamentos	Modelo	Estimativas ±desvios padrão	t	R ²
CB 511687-1 x Rosinha G-2	Y = m + a + d + aa	m = 2,760 ± 0,229	12,07	0,99
		a = 1,495 ± 0,050	29,87	
		d = 1,656 ± 0,379	4,37	
		aa = 0,588 ± 0,227	2,59	
CB 733753 x CB 511687-1	Y = m + a + d + aa + ad + dd	m = -0,770 ± 0,470	1,64	
		a = 0,344 ± 0,063	5,44	
		d = 8,976 ± 1,380	6,51	
		aa = 2,294 ± 0,467	4,92	
		ad = 2,045 ± 0,448	4,57	
	dd = -6,465 ± 0,957	6,75		
Diamante Negro x CB 511687-1	Y = m + a + aa	m = 2,615 ± 0,229	11,41	0,99
		a = -0,772 ± 0,395	1,96	
		aa = -0,767 ± 0,228	3,36	
CB 511687-1 x Comp.Chimalt. 2	Y = m + a	m = 3,219 ± 0,056	57,72	0,98
		a = 1,292 ± 0,062	20,91	
CB 733753 x Rosinha G-2	Y = m + a + d + aa + dd	m = 6,666 ± 0,556	11,98	0,99
		a = 1,818 ± 0,053	34,39	
		d = -10,638 ± 1,658	6,42	
		aa = -3,657 ± 0,557	6,57	
	dd = 8,464 ± 1,135	7,46		
Diamante Negro x Rosinha G-2	Y = m + a + d + aa + ad + dd	m = 5,855 ± 0,483	12,13	
		a = 1,498 ± 0,052	28,61	
		d = -6,827 ± 1,424	4,79	
		aa = -2,521 ± 0,480	5,25	
		ad = -2,843 ± 0,454	6,27	
	dd = 4,573 ± 0,998	4,58		
Comp. Ch. 2 x Rosinha G-2	Y = m + a	m = 4,704 ± 0,050	93,70	0,99
		a = 0,162 ± 0,051	3,19	
CB 733753 x Diamante Negro	Y = m + a + d + aa + dd	m = 4,152 ± 0,496	8,38	0,99
		a = 0,342 ± 0,062	5,54	
		d = -4,538 ± 1,464	3,10	
		aa = -2,644 ± 0,492	5,37	
	dd = 2,806 ± 1,044	2,69		
CB 733753 x Comp. Chimalt. 2	Y = m + a + d + ad + dd	m = 2,847 ± 0,059	48,47	0,99
		a = 1,649 ± 0,064	25,91	
		d = 0,739 ± 0,167	4,41	
		ad = 1,481 ± 0,492	3,01	
Diam. Negro x Comp. Chimalt. 2	Y = m + a + d + ad	m = 3,158 ± 0,059	53,26	0,99
		a = 1,323 ± 0,063	20,92	
		d = 1,652 ± 0,374	4,41	
		ad = 1,123 ± 0,460	2,44	
		dd = -0,888 ± 0,425	2,09	

¹ m = intercepto; a = efeito aditivo; d = efeito dominante, aa = efeito epistático aditivo x aditivo; ad = efeito epistático aditivo x dominante; dd = efeito epistático dominante x dominante.

² Valores de t maiores que 1,96 são significativos no nível de 1% de significância.

Xap, assim como a possibilidade de que o comportamento dos genitores possa ser usado como indicador de seu potencial em futuros cruzamentos. O efeito aditivo foi mais ex-

pressivo nos cruzamentos entre genótipos resistentes e suscetíveis que nos cruzamentos entre genótipos resistentes ou entre genótipos suscetíveis. A predominância da ação gênica

aditiva no controle da reação de resistência do feijoeiro comum a Xap também foi detectada por Valladares-Sánchez *et al.* (1983), Rava *et al.* (1987) e Silva *et al.* (1989).

Os modelos de ação gênica obtidos para notas médias e máximas foram os mesmos para todos os cruzamentos, com exceção do cruzamento Diamante Negro x Compuesto Chimaltenango 2, no qual foi constatada a significância do efeito epistático dominante x dominante apenas no modelo obtido para as notas máximas. Conseqüentemente, considerou-se o modelo de notas médias como padrão.

Nos cruzamentos CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2, Compuesto Chimaltenango 2 x Rosinha G-2 e Diamante Negro x CB 511687-1 foi constatada significância somente do efeito aditivo e da interação epistática aditivo x aditivo. Este fato reveste-se de especial importância pois, sendo o feijoeiro uma planta autógama, indica a possibilidade de fixar a resistência nos indivíduos homocigotos das gerações mais avançadas (Tabela 2).

Para os cruzamentos CB 511687-1 x Rosinha G-2, CB 733753 x CB 511687-1, CB 733753 x Compuesto Chimaltenango 2 e Diamante Negro x Compuesto Chimaltenango 2 as estimativas do efeito dominante (d) foram positivas, indicando dominância parcial da suscetibilidade. Portanto, uma seleção rigorosa em gerações pouco avançadas em endogamia poderia eliminar plantas com potencial para originar linhagens com bom nível de resistência (Rava *et al.*, 1987).

Nos cruzamentos CB 733753 x Rosinha G-2, Diamante Negro x Rosinha G-2 e CB 733753 x Diamante Negro as estimativas de "d" foram negativas, indicando dominância parcial da resistência (Tabela 2).

Considerando-se todos os loci que controlam a reação ao CBC, é provável que, para alguns, os alelos que condicionam a resistência sejam recessivos e, para outros, dominantes. Considerando apenas os loci em relação aos quais os dois genitores envolvidos no cruzamento divergem, ter-se-iam dois casos: se houver predominância de loci cujos alelos de resistência são recessivos, a estimativa de "d" será positiva. Porém, se houver predominância de loci em que os alelos de resistência são dominantes, a estimativa de "d" torna-se negativa. Desta forma se explicam os resultados discrepantes quanto à dominância parcial da resistência ou da suscetibilidade obtidos por diversos autores (Coyno *et al.*, 1966; Pompeu & Crowder, 1972; Mc Elroy, 1986; Arnaud-Santana *et al.*, 1989 e Silva *et al.*, 1989), assim como os encontrados neste trabalho.

Estimativa do número de genes

Para o cruzamento CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2, foram estimados quatro genes envolvidos no controle do caráter. O cálculo do número de genes foi realizado somente para este cruzamento porque, além da ausência de efeitos epistáticos, o mesmo apresentou genitores contrastantes (Tabela 1), satisfazendo assim, as exigências da metodologia utilizada. Ramalho *et al.* (1993), analisando os valores do diâmetro médio da lesão máxima, nas vagens, obtidos por Rava (1985) para o cruzamento PI 207262 x Aroana, utilizando tanto as variâncias fenotípicas da geração F₂ como dos retrocruzamentos, estimaram dois genes envolvidos no controle da resistência a Xap. Segundo Cruz & Regazzi (1994) as expressões utilizadas para a obtenção das estimati-

vas do número de genes são baseadas em pressuposições e, por isso, devem ser interpretadas com cautela. Apesar das limitações, essas estimativas são úteis como indicativas da natureza poligênica ou oligogênica do caráter.

Análise dialélica

Na Tabela 3 são apresentadas as estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (\hat{g}_i), seus respectivos desvios padrão e os valores do teste t para os cinco genitores envolvidos no dialelo.

As estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação proporcionam informações sobre a concentração de genes predominantemente aditivos em seus efeitos (Cruz & Regazzi, 1994). Portanto, genitores com estimativas positivas de g_i proporcionam melhores contribuições para o aumento do caráter em questão. Quando se procede a seleção para resistência à doenças, o interesse se concentra nos genótipos com menor severidade de doença, ou seja, genótipos que contribuam para diminuir a expressão do caráter e, conseqüentemente, com estimativas negativas de g_i . Os genótipos CB 511687 1, CB 733753 e Diamante Negro foram os que apresentaram as melhores capacidades gerais de combinação para resistência a Xap, com estimativas negativas de g_i . (Tabela 3). Compuesto Chimaltenango 2 e Rosinha G-2 apresentaram estimativas positivas de g_i , o que implica numa contribuição genética à suscetibilidade.

TABELA 3 - Estimativa dos efeitos da capacidade geral de combinação (\hat{g}_i) e os respectivos desvios padrão (S) para reação foliar a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, obtidas segundo um dialelo envolvendo cinco genitores de feijoeiro comum e seus híbridos F₁.

Genitores	\hat{g}_i	S(\hat{g}_i)	t
Diamante Negro	-0,481a ¹	0,055**	8,72**
CB 733753	-0,579a	0,054**	10,66**
CB 511687-1	-0,670a	0,054**	12,41**
Compuesto Chimaltenango 2	0,603 b	0,053**	11,30**
Rosinha G-2	1,127 c	0,050**	22,50**

¹ Estimativas seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey no nível de 5% de probabilidade.

** Significativo no nível de 1% de probabilidade pelo teste t (GL = 1370).

As estimativas da capacidade específica de combinação (s_{ij}) para os híbridos dos cruzamentos CB 511687-1 x Diamante Negro e CB 733753 x Compuesto Chimaltenango 2 não foram significativas pelo teste t (Tabela 4), indicando que as gerações F₁ destes cruzamentos comportam-se como esperado com base nos efeitos das estimativas de g_i dos seus genitores (Tabela 3). Como os valores das estimativas de g_i de ambos os genitores do primeiro cruzamento foram negativos, seus efeitos resultaram em uma média de pequena magnitude na F₁, estimada em 1,93 para notas médias (Tabela 5). No segundo cruzamento, embora a estimativa de g_i para CB 733753 tenha sido negativa e de alto valor absoluto, a de Compuesto Chimaltenango 2 foi alta e positiva (Tabela 3), resultando em uma média de severidade de doença da geração F₁ maior que a do cruzamento anterior.

O cruzamento CB 511687-1 x CB 733753 apresentou estimativa de s_{ij} negativa e significativa ao nível de 5% pelo teste t (Tabela 4). Esta estimativa demonstra que o comportamento deste cruzamento foi relativamente melhor que o esperado com base nas estimativas de g_i dos seus genitores (Tabela 3), que foram negativas e significativas, proporcionando a menor média entre as gerações F_1 para as notas médias (Tabela 5).

Nos cruzamentos CB 511687-1 x Compuesto Chimaltenango 2 e Rosinha G-2 x Diamante Negro as estimativas de s_{ij} para notas médias foram negativas e significativas pelo teste de t (Tabela 4). Também, nestes cruzamentos, as gerações F_1 (Tabela 5) foram relativamente melhores que o esperado com base no efeito das estimativas de g_i dos seus genitores (Tabela 3). Como estes cruzamentos envolvem genitores com estimativas altas e positivas de g_i as médias da severidade de doença foram superiores à média do cruzamento CB 511687-1 x CB 733753 (Tabela 5).

O cruzamento CB 733753 x Diamante Negro apresentou uma estimativa de s_{ij} positiva e significativa pelo teste de t (Tabela 4), indicando que a geração F_1 apresenta um comportamento inferior ao esperado com base nas estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (g_i) dos genitores (Tabela 3).

Os cruzamentos CB 511687-1 x Rosinha G-2, Rosinha G-2 x CB 733753 e Diamante Negro x Compuesto Chimaltenango 2 apresentaram, para as notas médias, estimativas positivas de s_{ij} altamente significativas pelo teste de t (Tabela 4). Como as estimativas de g_i para Rosinha G-2 e Compuesto Chimaltenango 2 foram altas e positivas (Tabela 3), as médias das gerações F_1 também foram altas (Tabela 5).

TABELA 4 - Estimativas dos efeitos da capacidade específica de combinação (\hat{s}_{ij}) e os respectivos desvios padrão (S) para reação foliar a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, de cinco genitores¹ de feijoeiro comum e seus híbridos F_1 .

Genitores e híbridos	\hat{s}_{ij}	S(\hat{s}_{ij})
F ₁ (12)	0,678**	0,121
F ₁ (13)	-0,234*	0,108
F ₁ (14)	-0,141	0,125
F ₁ (15)	-0,289**	0,098
F ₁ (23)	0,718**	0,110
F ₁ (24)	-0,268*	0,119
F ₁ (25)	-0,482**	0,122
F ₁ (34)	0,257*	0,128
F ₁ (35)	0,144	0,105
F ₁ (45)	0,577**	0,110
P ₁	-0,014	0,101
P ₂	-0,646**	0,105
P ₃	-0,886**	0,101
P ₄	-0,425**	0,107
P ₅	0,051	0,097

¹ P₁ - CB 511687-1; P₂ - Rosinha G-2; P₃ - CB 733753; P₄ - Diamante Negro; P₅ - Compuesto Chimaltenango 2.

*, **: Significativo nos níveis de 5% e 1% de probabilidade pelo teste t (GL=1370).

TABELA 5 - Médias ajustadas e respectivos desvios padrão, estimativas de heterose (\hat{H}) e respectivos desvios padrão (S) obtidas a partir das reações foliares a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* da geração F_1 de dez cruzamentos envolvendo cinco genitores¹ de feijoeiro comum.

Híbridos	Médias ajustadas \pm desvios padrão	\hat{H}	S(\hat{H})
F ₁ (12)	4,36 \pm 0,221	1,007**	0,161
F ₁ (13)	1,74 \pm 0,192	0,216	0,141
F ₁ (14)	1,93 \pm 0,228	0,078	0,169
F ₁ (15)	2,87 \pm 0,168	-0,307*	0,125
F ₁ (23)	4,49 \pm 0,195	1,484**	0,144
F ₁ (24)	3,60 \pm 0,215	0,268	0,158
F ₁ (25)	4,47 \pm 0,224	-0,185	0,165
F ₁ (34)	2,42 \pm 0,236	0,912**	0,174
F ₁ (35)	3,39 \pm 0,186	0,561**	0,137
F ₁ (45)	3,92 \pm 0,196	0,764*	0,144

¹ 1 = CB 511687-1; 2 = Rosinha G-2; 3 = CB 733753, 4 = Diamante Negro; 5 = Compuesto Chimaltenango 2.

*, **: Significativo nos níveis de 5% e 1% de probabilidade pelo teste t (GL = 1370).

Embora a média da geração F_1 do cruzamento Rosinha G-2 x Compuesto Chimaltenango 2 tenha sido alta (Tabela 5), a mesma foi menor que o esperado com base na estimativa de g_i dos seus genitores (Tabela 3).

Os sinais negativos das estimativas de s_{ij} para os genitores indicam a existência de desvios unidirecionais da dominância e, conseqüentemente, a manifestação de heterose positiva nas combinações híbridas de genitores divergentes (Tabela 5). As estimativas de s_{ij} de maior valor absoluto foram apresentadas pelos genitores Rosinha G-2 e CB 733753, fato que evidencia a divergência genética dos mesmos em relação à média dos outros genitores envolvidos no dialelo, bem como o maior efeito da heterose varietal manifestada na F_1 do cruzamento entre os mesmos, conforme se verifica na Tabela 5.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGGOUR, A.R., COYNE, D.P. & VIDAVER, A.K. Testing methods, resistance to seed transmission, and genetics of the reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* in *Phaseolus vulgaris*. Annual Report of the Bean Improvement Cooperative 31:75-76. 1988.
- ARNAUD-SANTANA, E., COYNE, D.P. & STEADMAN, J.R. Inheritance of the reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* and days to flowering in common beans. Annual Report of the Bean Improvement Cooperative 32:100. 1989.
- COYNE, D.P. & SCHUSTER, M.L. Breeding and genetic studies of tolerance to several bean (*Phaseolus vulgaris* L.) bacterial pathogens. Euphytica 23:651-656. 1974a.
- COYNE, D.P. & SCHUSTER, M.L. Inheritance and linkage relations to *Xanthomonas phaseoli* (E.F. Smith) Dowson (common blight), stage of plant development

- and plant habit in *Phaseolus vulgaris* L. *Euphytica* 23:195-204. 1974b.
- COYNE, D.P., SCHUSTER, M.L. & HARRIS, L. Inheritance, heritability, and response to selection for common blight (*Xanthomonas phaseoli*) tolerance in *Phaseolus vulgaris* field bean crosses. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 86:373-379. 1965.
- COYNE, D.P., SCHUSTER, M.L. & HILL, K. Genetic control of reaction to common blight bacterium in bean (*Phaseolus vulgaris*) as influenced by age and bacterial multiplication. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 98:94-99. 1973.
- COYNE, D.P., SCHUSTER, M.L. & SHAUGHNESSY, L. Inheritance of reaction to halo blight and common blight bacteria in a *Phaseolus vulgaris* variety cross. *Plant Dis. Rep.* 50:29-32. 1966.
- CRUZ, C.D. & REGAZZI, A.J. Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa, UFV. 1994. 390p.
- EKPO, E.J.A. Pathogenic variation in common (*Xanthomonas phaseoli*) and fuscous (*Xanthomonas phaseoli* var. *fuscans*) bacterial blights of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Tese Doutorado. Michigan State University. 1975. 127p.
- GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493. 1956.
- HOFFMANN, R. & VIEIRA, S. Análise de regressão: uma introdução à econometria. São Paulo, Hucitec. 1987. 379p.
- HONMA, S. A bean interspecific hybrid. *J. Heredity* 47:217-220. 1956.
- INFORMATIVO ANUAL DAS COMISSÕES TÉCNICAS REGIONAIS DE FEIJÃO: Cultivares de feijão recomendadas para plantio no ano agrícola 1997/98. Goiânia: EMBRAPA-CNPAP, n.5, 1997.
- MARINGONI, A.C. Controle químico do cretamento bacteriano comum do feijoeiro e seu efeito na transmissão de *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith) Dye pelas sementes. *Pesq. Agropec. Bras.* 25:1151-1156. 1990.
- MATHER, K. & JINKS, J.L. Introdução à genética biométrica. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética. 1984. 242p.
- McELROY, J.B. Breeding dry beans, *Phaseolus vulgaris* L., for common bacterial blight resistance derived from *Phaseolus acutifolius* A. Gray. *Dissert. Abstr. Int. B. Sci. Eng.* 46:2192-B. 1986.
- NODARI, R.O., TSAI, S.M., GUZMAN, P. & GEPTS, P. A herança da resistência à bacteriose é quantitativa. In: Reunião Nacional de Pesquisa de Feijão, 4., 1993, Londrina. Resumos. Londrina, IAPAR. 1993. Resumo 82.
- POMPEU, A.S. & CROWDER, L.V. Inheritance of resistance of *Phaseolus vulgaris* L. (dry beans) to *Xanthomonas phaseoli* Dows. (common blight). *Ciência e Cultura* 24:1055-1063. 1972.
- RAMALHO, M.A.P., SANTOS, J.B. & ZIMMERMANN, M.J.O. Genética quantitativa em plantas autógamas -aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia. Editora da UFG. 1993. 271p.
- RAVA, C.A. Fontes de resistência, variabilidade do patógeno e hereditariedade da reação à *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*. Viçosa, UFV. 1985. 145p. Tese Doutorado.
- RAVA, C.A. Patogenicidade de isolamentos de *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*. *Pesq. Agropec. Bras.* 19:445-448. 1984.
- RAVA, C.A., COSTA, J.G.C.da & SARTORATO, A. Obtenção e seleção de linhagens de *Phaseolus vulgaris* resistentes à *Xanthomonas campestris* e a raça alfa-Brasil de *Colletotrichum lindemuthianum*. *Ciênc. e Prát. Lavras* 16:381-388. 1992.
- RAVA, C.A. & ROMEIRO, R.S. Variabilidade de isolados de *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* quanto a patogenicidade em cultivares de *Phaseolus vulgaris*. *Summa Phytopathologica. Jaguariúna.* 16:225-232. 1990.
- RAVA, C.A. & SARTORATO, A. Crestamento bacteriano comum. In: Sartorato, A. & Rava, C.A. Principais doenças do feijoeiro comum e seu controle. Brasília, EMBRAPA-SPI. 1994. 300p. (EMBRAPA-CNPAP. Documentos, 50).
- RAVA, C.A., SARTORATO, A. & ROMEIRO, R.S. Avaliação de cultivares de feijoeiro quanto a resistência a *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* em condições de campo e de casa de vegetação. *Summa Phytopathologica. Jaguariúna.* 16:83-91. 1990.
- RAVA, C.A., ZIMMERMANN, M.J.O. & ROMEIRO, R.S. Inheritance of resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith) Dye in *Phaseolus vulgaris* L. *Rev. Bras. Genét.* 10:709-727. 1987.
- SILVA, L.O., SINGH, S.P. & PASTOR-CORRALES, M.A. Inheritance of resistance to bacterial blight in common bean. *Theor. Appl. Genet.* 78:619-624. 1989.
- TAKATSU, A. Preservação das bactérias fitopatogênicas pelo método de dessecação. *Fitopatol. Bras.* 5:461. 1980.
- VALLADARES-SÁNCHEZ, N.E., COYNE, D.P. & MUMM, R.F. Inheritance and associations of leaf, external and internal pod reactions to common blight bacterium in *Phaseolus vulgaris* L. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 108:272-278. 1983.
- VALLADARES-SÁNCHEZ, N.E., COYNE, D.P. & SCHUSTER, M.L. Differential reaction of leaves and pods of *Phaseolus* germplasm to strains of *Xanthomonas phaseoli* and transgressive segregation for tolerance from crosses of susceptible germplasm. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 104:648-654. 1979.
- WEBSTER, D.M., TEMPLE, S.R. & SCHWARTZ, H.F. Selection for resistance to *Xanthomonas phaseoli* in dry beans. *Crop Sci.* 20:519-522. 1980.