



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

ISABELLA MENDONÇA ARRUDA

**FENOTIPAGEM E ANÁLISE DIALÉLICA EM FEIJÃO PARA
TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO**

Londrina
2017

ISABELLA MENDONÇA ARRUDA

**FENOTIPAGEM E ANÁLISE DIALÉLICA EM FEIJÃO PARA
TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Simões Azeredo
Gonçalves

Co-orientadora: Profa. Dra. Vânia Moda Cirino

Londrina
2017

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Arruda , Isabella Mendonça .

Fenotipagem e análise dialélica em feijão para tolerância ao déficit hídrico / Isabella Mendonça Arruda . - Londrina, 2017.

73 f. : il.

Orientador: Leandro Simões Azeredo Gonçalves.

Coorientador: Vânia Moda Cirino.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2017.

Inclui bibliografia.

1. Phaseolus vulgaris L. - Tese. 2. Características bioquímicas - Tese. 3. Capacidade combinatória - Tese. 4. Melhoramento genético - Tese. I. Gonçalves, Leandro Simões Azeredo. II. Cirino, Vânia Moda . III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

ISABELLA MENDONÇA ARRUDA

**FENOTIPAGEM E ANÁLISE DIALÉLICA EM FEIJÃO PARA
TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina, como requisito à obtenção do título de Mestre em Agronomia.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Leandro Simões Azeredo
Gonçalves
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Co-orientadora: Prof^a. Dra. Vânia Moda-Cirino
Instituto Agrônomo do Paraná - IAPAR

Prof^a. Dra. Inês Cristina de Batista Fonseca
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Dra. Juliana Marcolino
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária -
EMBRAPA

Londrina, 20 de fevereiro de 2017.

Ao meu avô José Mendonça,
que dedicou sua vida à terra,
à família e principalmente a Deus.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por tantas bênçãos em minha vida e por Sua guia e proteção durante os anos de estudos.

À Universidade Estadual de Londrina e aos professores do Programa de Pós-graduação em Agronomia pelos ensinamentos transmitidos nesta área que tanto amamos.

Ao Instituto Agronômico do Paraná pelo espaço disponibilizado para a realização dos experimentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Capes, pela concessão da bolsa de estudos.

Aos meus orientadores Leandro Gonçalves e Vânia Moda Cirino pelos ensinamentos e incentivos, os quais contribuíram para o aprimoramento deste trabalho.

Aos funcionários e colegas do Apoio Técnico do Iapar pela ajuda e empenho na condução dos experimentos.

Aos meus pais, Moisés e Laudicéia, e minha irmã Viviane que são o alicerce da minha vida, que sempre festejam minhas vitórias e me apoiam em momentos difíceis, além de terem auxiliado na parte prática deste trabalho.

À minha sobrinha Maria Luisa, que diariamente me faz lembrar que devemos aproveitar os pequenos prazeres da vida, pois o tempo não espera...

Ao amor da minha vida, Antony Medeiros, pelo apoio emocional e por me dar tanta paz e felicidade.

“Eis que assim será abençoado o homem que teme ao Senhor. O Senhor te abençoará desde Sião, e tu verás os bens de Jerusalém em todos os dias da tua vida.”

(Salmos 128: 4-5)

ARRUDA, Isabella Mendonça. **Fenotipagem e análise dialélica em feijão para tolerância ao déficit hídrico**. 2017. 72 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

RESUMO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa de enorme importância nutricional devido ao alto teor de proteínas e micronutrientes, porém a seca, principal limitação abiótica, diminui significativamente o rendimento da cultura em diversas regiões do mundo. As mudanças climáticas e a alta demanda por alimentos exigem cultivares tolerantes aos estresses ambientais, os quais estão cada vez mais frequentes nas lavouras brasileiras. O presente trabalho tem como objetivos i) verificar os efeitos fisiológicos, bioquímicos, agromorfológicos para tolerância à seca em genótipos de feijão e, ii) avaliar, por meio da análise dialélica, a herança de caracteres agronômicos, fisiológicos e componentes de rendimento para tolerância a seca. Foram conduzidos dois experimentos, ambos em casa de vegetação, sendo as plantas cultivadas em vasos com substrato sob 80% da capacidade de vaso até R5, quando iniciou o déficit hídrico nas parcelas submetidas ao estresse, nas quais foi adotado o regime hídrico de 30% da capacidade de vaso por 19 dias. No primeiro experimento foram avaliadas quatro cultivares, sendo duas sensíveis à seca (IAC Tybatã e BRS Pontal) e duas tolerantes (IAPAR 81 e BAT 477), em delineamento experimental inteiramente casualizado em esquema fatorial com seis repetições. No segundo experimento foram feitas hibridações em esquema de dialelo parcial entre três genitores tolerantes pertencentes ao grupo Mesoamericano (IAPAR 81, BAT 477 e SEA 5), os quais compuseram o grupo I e nove genitores sensíveis à seca, sendo estes oriundos de três grupos: mesoamericano carioca (BRS Estilo, IAC Alvorada e IPR Campos Gerais), mesoamericano preto (IPR Uirapuru, IPR Inhambú e BRS Esteio) e andino (IPR Garça, BRS Radiante e DRK 18), compondo o grupo II. O delineamento experimental adotado foi de blocos ao acaso, com quatro repetições. A cultivar IAC Tybatã não apresentou resultados satisfatórios quanto à tolerância à seca, enquanto BRS Pontal demonstrou bom desempenho em ambiente estressado, classificada como moderadamente tolerante à seca. O genótipo BAT 477 demonstrou tanto adaptações agronômicas como bioquímicas, apresentando maiores quantidades de vagens e sementes por planta e maiores atividades de glutaciona peroxidase (GPX) e fenilalanina amônia liase (PAL) em condições de estresse. As combinações híbridas com melhores desempenhos sob déficit hídrico foram 2x5 (BAT 477 x IPR Inhambu) e 2x9 (BAT 477 e BRS Radiante), por aumentarem número de sementes por planta e terem como genitores a cultivar BAT 477, a qual demonstrou o maior valor da capacidade geral de combinação para essa característica.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L.. Características bioquímicas. Capacidade combinatória. Melhoramento genético. Estresse abiótico.

ARRUDA, Isabella Mendonça. **Phenotyping and diallel analysis in common beans for tolerance to water deficit**. 2017. 72p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

ABSTRACT

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a great important legume, being rich in protein and micronutrientes, however, drought is the major abiotic constraint and reduces yield worldwide. Climate change and higher demand for food requires cultivars tolerant to environmental stresses, which are increasingly common in brazilian crops. This study aimed to i) verify physiological, biochemical and morphoagronomic effects for drought tolerance in bean genotypes and, ii) evaluate, through diallel analysis, the inheritance of agronomic, physiological and yield components characters for drought tolerance. Two experiments were conducted in greenhouse and the plants were grown in pots with substrate under 80% of pot capacity until R5, when the drought begun in plots subjected to stress, in wich was adopted the water treatment of 30% of pot capacity for 19 days. Four cultivars were evaluated in the first experiment, being two sensitive to drought (IAC Tybatã and BRS Pontal) and two tolerant (IAPAR 81 and BAT 477), in randomized experimental design in a factorial scheme with six replicates. In the second experiment, partial diallel hybridizations were made between three tolerant parentes, belonging to Middle America genepool (IAPAR 81, BAT 477 and SEA 5), which composed group I and nine parentes sensitive to drought, from three groups: pinto mesoamerican (BRS Estilo, IAC Alvorada and IPR Campos Gerais), black mesoamerican (IPR Uirapuru, IPR Inhambú and BRS Esteio) and andean (IPR Garça, BRS Radiante and DRK 18), composing group II. The experimental design was a randomized block, with four replicates. The cultivar IAC Tybatã did not presented satisfactory results on drought tolerance, while BRS Pontal demonstrated good performance in a stressed environment and can be classified as moderately drought tolerant. The genotype BAT 477 demonstrated both agronomic and biochemical adaptations, presenting higher amounts of pods and seeds per plant and higher activity of GPX and PAL under stress conditions. The hybrid combinations that showed the best performances under water deficit were 2x5 (BAT 477 x IPR Inhambu) and 2x9 (BAT 477 and BRS Radiante), for increasing seeds per plant and having BAT 477 as a genitor, which showed the highest CGC value for this characteristic.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L.. Biochemical characteristics. Combinatorial capability. Genetic breeding. Abiotic stress.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 3.1** – Comparação de médias pelo método de Tukey ($P < 0,05$) para caracteres fisiológicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico35
- Figura 3.2** - Representação em *heatmap* dos valores das características fisiológicas, bioquímicas e morfoagronômicas em genótipos na presença e ausência do déficit hídrico41

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	–	Etapas e descrições dos estádios de desenvolvimento do feijão.....	17
Tabela 3.1	–	Características dos genótipos utilizados no estudo de tolerância ao déficit hídrico.....	29
Tabela 3.2	-	Análise de variância, médias e estimativas dos coeficientes de variação das características agrônômicas, bioquímicas e fisiológicas dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico	34
Tabela 3.3	–	Comparação de médias pelo método de Tukey ($P < 0,05$) para caracteres bioquímicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico.....	38
Tabela 3.4	–	Comparação de médias pelo método de tukey ($P < 0,05$) para caracteres morfoagronômicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico	40
Tabela 4.1	–	Descrição dos genitores utilizados nos cruzamentos dialélicos.....	46
Tabela 4.2	-	Dialelo parcial entre diferentes <i>pools</i> gênicos de feijão.....	47
Tabela 4.3	–	Análise de variância para características agromorfológicas e fisiológicas em genótipos de feijão com e sem déficit hídrico	50
Tabela 4.4	–	Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}) avaliada nos genótipos de feijão tolerantes à seca cultivados em ambientes com e sem déficit hídrico.....	52
Tabela 4.5	–	Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}) avaliada nos genótipos sensíveis à seca submetidos ao déficit hídrico	53
Tabela 4.6	–	Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}) avaliada nos genótipos sensíveis à seca cultivados sem déficit hídrico	55
Tabela 4.7	-	Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação (CEC) resultantes dos cruzamentos dialélicos entre genótipos de feijão submetidos ao déficit hídrico.....	57
Tabela 4.8	-	Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação (CEC) resultantes dos cruzamentos dialélicos entre genótipos de feijão cultivados sem déficit hídrico	58

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ABRASEM	Associação Brasileira de Sementes e Mudas
CIAT	Centro Internacional de Agricultura Tropical
CONAB	Companhia Nacional de Abastecimento

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REVISÃO DE LITERATURA	15
2.1	ORIGEM E EVOLUÇÃO DO FEIJÃO	15
2.2	CARACTERÍSTICAS AGROMORFOLÓGICAS E ESTÁDIOS FENOLÓGICOS	15
2.3	IMPORTÂNCIA ECONÔMICA DA CULTURA.....	17
2.4	RELAÇÕES HÍDRICAS EM PLANTAS.....	18
2.4.1	Estresses Abióticos no Feijão.....	19
2.4.2	Tolerância à Seca.....	21
2.5	RESPOSTAS AGROMORFOLÓGICAS, FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS RELACIONADAS AO DÉFICIT HÍDRICO.....	21
2.6	CONTROLE GENÉTICO PARA TOLERÂNCIA À SECA	23
3	FENOTIPAGEM PARA TOLERÂNCIA AO DÉFICIT HÍDRICO EM FEIJÃO POR MEIO DE CARACTERES MORFOAGRONÔMICOS, BIOQUÍMICOS E FISIOLÓGICOS	26
3.1	RESUMO	26
3.2	ABSTRACT	26
3.3	INTRODUÇÃO	27
3.4	MATERIAL E MÉTODOS	29
3.4.1	Condução do Experimento e Material Vegetal	29
3.4.2	Indução e Monitoramento do Déficit Hídrico.....	30
3.4.3	Avaliações Fisiológicas	30
3.4.4	Avaliações Bioquímicas.....	31
3.4.5	Avaliações morfoagronômicas e análises dos dados	33
3.5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	33
3.6	CONCLUSÕES	42
4	CAPACIDADE COMBINATÓRIA PARA CARACTERES MORFOAGRONÔMICOS E FISIOLÓGICOS EM DIFERENTES GENE POOLS DE FEIJÃO SUBMETIDOS À SECA	43
4.1	RESUMO	43

4.2	ABSTRACT	43
4.3	INTRODUÇÃO	44
4.4	MATERIAL E MÉTODOS	46
4.4.1	Material Vegetal.....	46
4.4.2	Condução do Experimento e Delineamento Experimental	47
4.4.3	Avaliações Fisiológicas e Agromorfológicas e Análise dos Dados	48
4.5	RESULTADOS E DISCUSSÃO	49
4.6	CONCLUSÕES	59
5	CONCLUSÕES GERAIS.....	60
	REFERÊNCIAS	61

1 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), além de ser uma cultura essencial para a economia brasileira, é uma importante leguminosa utilizada para o consumo humano por ser uma excelente fonte de proteína, carboidratos, vitaminas, minerais, ferro e zinco.

O Brasil produz anualmente cerca de 3,1 milhões de toneladas de feijão com uma produtividade média de 1.048 kg ha⁻¹. Os principais estados produtores são Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso, Goiás, Bahia e São Paulo, os quais respondem por aproximadamente 70% da produção brasileira (CONAB, 2017). Os principais fatores responsáveis pela baixa produtividade são o baixo uso de sementes certificadas ou fiscalizadas (ABRASEM, 2014), a incidência de pragas e doenças e a ocorrência de condições adversas do ambiente, principalmente à seca.

A deficiência hídrica é a principal causa da redução de produção do feijão no mundo e, comparada com outras culturas, é uma espécie bastante sensível à seca, principalmente quando esta ocorre na fase reprodutiva. Os efeitos do estresse dependem da sua frequência, duração, intensidade e do estágio fenológico da cultura, podendo causar aborto das flores, diminuição do enchimento de grãos e números de vagens e sementes, acarretando em baixo rendimento. Além disso, a absorção de fósforo e a concentração e fixação de nitrogênio também são prejudicadas em condições de seca.

As alterações morfológicas que podem ocorrer quando o vegetal sofre déficit hídrico são diversas, como aumento de pelos radiculares, aprofundamento de raízes e enrolamento de folhas, além de adaptações foliares, como maior número de estômatos por área, cutícula mais espessa e menor área foliar.

As mudanças climáticas somadas a demanda cada vez maior por alimentos fazem da tolerância à seca um dos principais objetivos dos programas de melhoramento para a manutenção da produção agrícola de feijão, além de aumentar a segurança alimentar em regiões áridas, como África e América Latina, onde a população depende dessa cultura para nutrição e fonte de renda (ROSALES et al., 2012).

Devido à intensificação dos estresses abióticos, a seleção para tolerância à seca no feijão visa identificar características como ciclo precoce,

enraizamento profundo para maior absorção de água, adaptação fisiológica por meio da condutância estomática, aliados as características relacionadas à produção, como rendimento, número de vagens por plantas, massa de 100 sementes e número total de grãos, porém, a avaliação dessas variáveis impõe um longo processo que limita a eficiência do melhoramento (BEEBE, et al., 2008; BLAIR et al., 2012).

A tolerância à seca é a capacidade da planta sobreviver, reproduzir e manter seu rendimento sob estresse hídrico moderado e é uma característica quantitativa complexa e de baixa herdabilidade, além de ser altamente influenciada pelo ambiente, visto que o estresse hídrico é acompanhado por outros estresses abióticos, como temperatura elevada e deficiência de nutrientes, o que dificulta a seleção por melhoramento convencional.

O presente trabalho tem como objetivo verificar os efeitos fisiológicos, bioquímicos e morfoagronômicos para tolerância à seca em genótipos de feijão e avaliar, por meio da análise dialélica, a herança de caracteres morfoagronômicos e fisiológicos relacionados à seca, para orientação do melhoramento direcionado à obtenção de novas cultivares comerciais.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 ORIGEM E EVOLUÇÃO DO FEIJÃO

Há várias hipóteses para explicar a origem e domesticação do feijão, sendo que tipos selvagens encontrados no México datados de cerca de 7.000 a.C. suportam a hipótese de que o feijão foi domesticado na Mesoamérica e disseminado, posteriormente, para a América do Sul. Por outro lado, são encontrados feijões domesticados na América do Sul há cerca de 10.000 a.C., no Peru, representando indícios de que a espécie teria sido domesticada na América do Sul e posteriormente levada para a América do Norte (KAPLAN et al., 1973).

O estudo morfológico e de enzimas do feijão mostraram a existência de dois principais centros de domesticação: Mesoamerica e Andino, englobando seis raças: Jalisco, Durango e Mesoamerica na primeira e Chile, Peru e Nova Granada na segunda raça (SINGH; GEPTS; DEBOUCK, 1991). No Brasil, segundo dados arqueológicos e genéticos, o feijão provavelmente foi introduzido do norte da América do Sul, com pouca influência dos Andes (BURLE et al., 2010; FREITAS, 2006).

O gênero *Phaseolus* pertence à ordem Rosales e família *Leguminosae* (MELCHIOR, 1964). Suas espécies são amplamente distribuídas no mundo todo. O gênero *Phaseolus* compreende aproximadamente 55 espécies, todas originárias do Continente Americano, sendo somente cinco cultivadas: *P. vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray e *P. polyanthus* Greeman, sendo a espécie *Phaseolus vulgaris* diploide, com $2n=2x=22$ (DEBOUCK, 1991).

2.2 CARACTERÍSTICAS AGROMORFOLÓGICAS E ESTÁDIOS FENOLÓGICOS

O feijão pode apresentar hábito de crescimento determinado e indeterminado, sendo que no primeiro as plantas possuem caule principal e ramos laterais terminando em uma inflorescência e um número limitado de nós; a floração inicia-se do ápice para a base da planta. Já no hábito indeterminado as plantas possuem um caule principal com crescimento contínuo, numa sucessão de nós e entrenós; as inflorescências são axilares e a floração começa da base para o ápice da planta. As condições do ambiente podem influenciar o hábito de crescimento do feijão, que deve ser avaliado durante a floração e a maturação fisiológica (PORTES, 1996).

Considerando as características de hábito de crescimento, as cultivares de feijão são agrupadas em tipos I, II, III e IV. Nesta classificação, as cultivares do tipo I e II são de porte ereto, arbustivo e ramificação fechada, sendo a primeira de crescimento determinado e a segunda indeterminado. As cultivares do tipo III apresentam crescimento indeterminado com ramificação aberta e as do tipo IV são de crescimento indeterminado, prostrado ou trepador (VILHORDO et al., 1980).

O sistema radicular do feijão é formado por raiz principal ou primária, da qual se desenvolvem as raízes laterais secundárias e terciárias. A planta possui folhas primárias simples e opostas e as folhas definitivas são formadas por três folíolos com disposição alternada. Quanto à disposição dos folíolos, um é central ou terminal e simétrico, e dois são laterais, opostos e assimétricos. A cor e pilosidade variam de acordo com a cultivar, posição na planta, idade da planta e condições ambientais (PUERTA ROMERO, 1961).

As flores são papilionáceas e surgem a partir de ráceros axilares e terminais, podendo conter de uma a muitas flores, as quais são zigomórficas, com uma quilha bipetalada, duas asas laterais e uma larga pétala pronunciada. As cores das pétalas são independentes geneticamente da cor das sementes, porém correlações positivas deste tipo podem ocorrer. As flores podem ser brancas, rosas ou roxas e uniformes para toda a corola ou bicolor, além de conter dez estames e um único ovário multiovulado predominantemente autofertilizável, que se desenvolvem em uma vagem estreita, comprida e curvada (PUERTA ROMERO, 1961).

O fruto do feijão é um legume deiscente, constituído de duas valvas unidas por duas suturas, uma dorsal e outra ventral; a forma, ou perfil, pode ser reta, arqueada ou recurvada e o ápice, ou extremidade estilar, abrupto ou afilado, arqueado ou reto. A cor é característica da cultivar, podendo ser uniforme ou apresentar estrias e variar de acordo com o grau de maturação: verde, verde com estrias vermelhas ou roxas, vermelho, roxo, amarelo, amarelo com estrias vermelhas ou roxas, até marrom (VILHORDO; MÜLLER, 1981). As sementes podem ser arredondadas, elípticas, compridas ou cheias e possuem um amplo padrão de colorações. O peso das sementes varia de 50 mg nos acessos selvagens coletados no México, até mais de 2000 mg por semente em variedades colombianas (DEBOUCK, 1991).

O desenvolvimento desta espécie envolve duas fases, a vegetativa e a reprodutiva, sendo que a primeira começa no momento em que a semente tem condições favoráveis para germinar e termina quando os primeiros botões florais aparecem e a segunda inicia-se com o aparecimento dos primeiros botões florais e termina quando o grão atinge o nível de maturidade necessária para colheita.

Na Tabela 1 são apresentadas as etapas de desenvolvimento com suas descrições, propostas por Fernández e Gepts (1983).

2.3 IMPORTÂNCIA ECONÔMICA DA CULTURA

O feijão-comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa de grande importância mundial por ser utilizada na dieta humana como principal fonte de proteína vegetal, além de fornecer fibras, carboidratos complexos, vitaminas e micronutrientes. É um alimento que gera segurança alimentar e nutricional entre os consumidores de menor poder aquisitivo (BEEBE et al., 2013).

Tabela 1 - Etapas e descrições dos estádios de desenvolvimento do feijão

Estádio	Descrição
	Fase Vegetativa
V0	Germinação
V1	Cotilédones ao nível do solo
V2	Folhas primárias expandidas
V3	Primeira folha trifoliolada
V4	Terceira folha trifoliolada
	Fase Reprodutiva
R5	Botões florais
R6	Abertura da primeira flor
R7	Aparecimento das primeiras vagens
R8	Primeiras vagens cheias
R9	Maturação

Embora o feijão seja cultivado no mundo todo, a América Latina destaca-se na produção sendo responsável por 50% do volume mundial, seguida pela África, com 25%. O Brasil destaca-se no cenário agrícola internacional tanto na produção como no consumo do feijão. Conforme estimativa do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), em 2012 o consumo alimentar médio de feijão *per capita* foi de cerca de 15 kg hab⁻¹ ano⁻¹, e a preferência dos consumidores pelo tipo

de grãos consumidos varia conforme a região, predominando o tipo preto nos estados da região Sul e Rio de Janeiro e o tipo carioca na região Sudeste e Centro-oeste. Na região Norte há preferência pelos tipos rajados ou pelo feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.)) e no Nordeste, o feijão caupi é o mais consumido.

Na safra de 2016/2017, estima-se que a produção nacional da cultura alcance em torno de 3,3 milhões de toneladas em uma área de aproximadamente 2,6 milhões de hectares (CONAB, 2017). Contudo, a produtividade média brasileira de aproximadamente uma 1,28 tonelada por hectare é considerada baixa quando comparada às condições experimentais, nas quais a produtividade pode chegar a 4 toneladas por hectare (BEEBE et al., 2013).

Por apresentar ampla adaptação edafoclimática, o cultivo de feijão é possível durante todo o ano em quase todos os estados brasileiros. No Paraná o feijão pode ser semeado em três épocas: safra das águas ou primeira safra, safra da seca ou segunda safra e de outono-inverno ou terceira safra. Na primeira safra a semeadura ocorre entre os meses de julho a novembro e na segunda safra nos meses de dezembro a fevereiro. O feijão de outono-inverno é semeado em sucessão às culturas de soja e milho, entre março e junho, constituindo-se uma atividade de alto risco devido à falta de chuvas e às baixas temperaturas durante o desenvolvimento da planta. Esses fatores, quando associados ao baixo nível tecnológico adotado, resultam em baixas produtividades.

As estimativas para a safra de 2016/2017 (CONAB, 2017) indicam que a primeira safra contribua com aproximadamente 43% da produção brasileira; a segunda safra com 36% e a terceira safra com 20%. O Paraná contribui com 25% da produção da primeira safra; 30% na segunda e apenas 0,6% na terceira safra.

2.4 RELAÇÕES HÍDRICAS EM PLANTAS

A água participa diretamente do processo de crescimento das plantas de diversas maneiras, sendo o principal constituinte do protoplasma. Ela participa diretamente de diversas reações químicas, favorecendo o transporte de nutrientes e fotoassimilados dentro do vegetal. É responsável pela turgescência celular e estabilidade térmica do material vivo celular, auxiliando na manutenção das atividades bioquímicas da planta (FARIAS, 2005; MARENCO; LOPES, 2005; PAIVA; OLIVEIRA, 2006; TAIZ; ZEIGER, 2009; VIEIRA, 2009).

A falta de água no solo limita a solubilização dos compostos e elementos químicos, exige maior consumo de energia, altera a atividade fisiológica e diminui a absorção de nutrientes, resultando na redução do crescimento, do desenvolvimento e da produtividade das plantas (TISDALE et al., 1985).

Quanto menor a disponibilidade de água no solo, mais negativo é o potencial de água na folha desenvolvido pelos vegetais, formando um gradiente que favoreça a absorção de água pelas plantas. Os valores médios de potencial hídrico indicados para os diferentes grupos de planta dependem do tipo de solo e do tipo de vegetação, podendo ser ainda menores devido à adaptação das plantas em relação à deficiência hídrica (LARCHER, 2006). Segundo Boyer (1978), o valor aproximado de potencial hídrico letal é de -1,5 MPa para o feijão-comum, sendo uma espécie sensível ao déficit de água no solo.

A temperatura foliar, a relação entre esta e a temperatura do ar ou mesmo a diferença entre ambas têm sido utilizadas por pesquisadores como indicadores das condições hídricas das plantas (OLIVEIRA et al., 2005). Guimarães et al. (2006) constataram que a temperatura do dossel se correlacionou significativamente com o potencial da água nas folhas e sua medição, por ser rápida e não destrutiva, demonstrou ser uma técnica útil no processo de seleção de genótipos de feijão tolerantes à seca. Sob condições de déficit hídrico, a temperatura foliar apresenta-se mais elevada do que a temperatura do ar (MENDES et al., 2007).

2.4.1 Estresses Abióticos no Feijão

A exigência hídrica no feijão varia com o seu desenvolvimento, com um consumo entre 300 a 600 mm de água ao longo de seus estádios de desenvolvimento (PAVANI et al., 2008), porém, quando cultivadas em ambientes naturais, as plantas estão sujeitas a vários fatores abióticos que podem alterar essa disponibilidade hídrica e causar algum estresse às mesmas.

O estresse é considerado um desvio significativo das condições ótimas de sobrevivência, o que leva a mudanças e respostas nos níveis funcionais dos organismos, as quais são reversíveis a princípio, porém podem se tornar permanentes (LARCHER, 2006). Dentre os fatores abióticos, a deficiência hídrica é uma das principais limitações ambientais que afeta a produção das culturas no mundo (CHAVES; OLIVEIRA, 2004).

Alguns mecanismos para tolerância à seca demonstram ser mais relevantes que outros, porém, tanto os recursos de escape (precocidade e enraizamento mais profundo) como adaptações fisiológicas (menor condutância estomática) são fundamentais para a planta obter bom rendimento (BLAIR et al., 2012).

O feijão é bastante sensível às condições de deficiência hídrica (TERÁN; SINGH, 2002) e 60% da produção está sujeita a essas condições em alguma fase da cultura. De acordo com Silveira et al. (1981), a produção de grãos decresce de acordo com o aumento do número de dias em condições de déficit hídrico, e as cultivares de feijão respondem de forma diferenciada a este déficit (AGUIAR et al., 2008; MOLINA et al., 2001; SINGH, 1995).

Os grupos de pesquisa que trabalham com melhoramento genético de feijão buscam identificar genótipos tolerantes à seca explorando sua variabilidade genética, como ciclo precoce, enraizamento profundo, adaptação fisiológica por meio da condutância estomática, aliados à alta produtividade de grãos em cultivos sob estresse (BLAIR et al., 2012).

A tolerância à seca pode vir dos *pools* gênicos mesoamericano ou andino. Porém, os mesoamericanos da raça Durango e Mesoamérica são as fontes mais importantes de genes de adaptação à seca atualmente (MIKLAS et al., 2006). Um exemplo é a linhagem BAT 477, desenvolvida pelo programa de melhoramento do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), de origem mesoamericana, classificada como tolerante por apresentar um sistema radicular profundo e balanceado, com grande eficiência na absorção de água (WHITE et al., 1994). Segundo Sponchiado et al. (1989), a adaptação da BAT 477 ao déficit hídrico é atribuída à prevenção da seca por meio da maior densidade radicular e extração mais profunda da umidade do solo.

Singh et al. (2001) obtiveram a linhagem SEA 5 como cultivar tolerante à seca, derivada de cruzamento intrarracial entre as raças Mesoamericana e Durango, sendo a linhagem BAT 477 um dos genitores que deu origem à linhagem. Posteriormente, Terán e Singh (2002) também observaram superioridade produtiva do genótipo SEA 5, tanto em déficit hídrico como em condição irrigada. Estudando o sistema radicular por meio de uma triagem em sistema de tubos de solo para avaliar o impacto da seca em diferentes genótipos de feijão, Rao e

Chaitanya (2016) observaram que SEA 5 e BAT 477 mantiveram-se entre os genótipos que apresentaram raízes mais profundas.

2.4.2 Tolerância à Seca

O estresse causado pela deficiência hídrica pode ser consequência da diminuição sazonal da disponibilidade de água no solo ou pelas variações da demanda evapotranspiratória da região. Nas regiões áridas e semiáridas a disponibilidade de água devido à irregularidade das chuvas é o principal fator limitante para o avanço das culturas agrícola. Além desse fator, a alta demanda evapotranspiratória e a baixa capacidade de retenção de água no solo fazem com que as zonas semiáridas tropicais sejam mais suscetíveis à seca do que as zonas semiáridas de clima temperados (PIMENTEL, 2004).

Existem três tipos de mecanismos pelos quais podem-se classificar a tolerância das plantas ao estresse hídrico: escape, evasão e estratégias de tolerância (MITRA, 2001). O escape significa uma plasticidade no ciclo de desenvolvimento da planta, ou seja, ela consegue completar seu ciclo mais rapidamente, evitando a condição adversa. A evasão é a capacidade da planta de evitar a seca por meio de duas vias: manter o potencial de água o mais alto possível ou tolerar o baixo potencial de água nos tecidos. As estratégias de tolerância envolvem a manutenção da turgescência pelo ajustamento osmótico, permitindo o funcionamento da célula mesmo que com déficit de pressão (PERILLA, 2009).

2.5 RESPOSTAS AGROMORFOLÓGICAS, FISIOLÓGICAS E BIOQUÍMICAS RELACIONADAS AO DÉFICIT HÍDRICO

As plantas respondem às variações ambientais, em especial à quantidade de água e oxigênio no solo, por meio de ajustes morfológicos, anatômicos e fisiológicos que as ajudam a lidar com essas mudanças (LUKOVIC et al., 2009). De todos os fatores ligados à produção agrícola, as condições climáticas são o de mais difícil controle e de maior influência sobre a expressão do potencial produtivo. Dentre os elementos do clima, o mais limitante para as culturas é a água, e a sua disponibilidade durante a fase do crescimento vegetal é a principal limitação à expressão do potencial de rendimento, independente do ciclo da cultivar, do local e da época da semeadura (TURNER, 1986).

O déficit hídrico ocorre quando a planta é incapaz de absorver água suficiente para substituir a perda por transpiração e, quando ocorre durante um período longo, a planta pode apresentar desordens em níveis morfológicos, fisiológicos e bioquímicos que podem comprometer irreversivelmente a produção agrícola (PORCH et al., 2009). Carvalho et al. (2000), avaliando o efeito do déficit hídrico em feijão caupi, verificaram que a fase de maior sensibilidade ao déficit hídrico foi o crescimento, seguida da floração e frutificação. A redução do crescimento da planta pode ser justificada por meio de uma menor distribuição de fotoassimilados.

O estresse pela falta de água também provoca perda de turgescência, modificações nas relações hídricas e na composição celular das plantas, levando à produção e acúmulo de substâncias osmoticamente ativas. Esse processo conhecido como ajustamento osmótico é um componente de grande importância no processo de tolerância a seca e contribui para a manutenção de processos fisiológicos, como abertura estomática, fotossíntese, alongamento e divisão celular (CARVALHO, 2005; SERRAJ; SINCLAIR, 2002).

A seca é responsável pela desregulação do equilíbrio hídrico, de nutrientes, da permeabilidade da membrana e limita as atividades das enzimas. Osakabe et al. (2014), estudando o déficit hídrico em plantas, observaram que o acúmulo de ácido abscísico (ABA) durante a seca ajuda na transdução de sinal regulada pela fosforilação / desfosforilação e controla o transporte do ânion K^+ no sistema de células guarda.

Em resposta ao estresse da seca, as plantas adaptam várias mudanças em seus processos físico-bioquímicos, como alterações na morfologia das plantas, taxa de crescimento, potencial osmótico e melhora nos mecanismos de defesa (DUAN et al., 2007). Ajithkumar e Panneerselvam (2013) relataram um acúmulo de osmoprotetores em plantas sob estresse severo.

Os efeitos indiretos do déficit hídrico levam a um acúmulo excessivo de espécies reativas de oxigênio (ROS), danificando as macromoléculas. Kadioglu et al. (2011) relataram que os níveis de O_2^- e H_2O_2 aumentaram significativamente em plantas submetidas à seca. Para diminuir os danos causados pelas ROS, as plantas adaptam várias estratégias e uma delas é a produção de antioxidantes, como superóxido dismutase (SOD), peroxidase (POD), ascorbato peroxidase (APX),

guaiacol peroxidase (GPX), glutathionas-transferase (GST) e catalase (CAT), que desintoxicam diretamente ROS (VARDHARAJULA et al., 2011; YADAV et al., 2014).

Além da maior produção de antioxidantes, algumas plantas em condições de estresse alteram seu metabolismo acumulando solutos orgânicos como os ácidos orgânicos, açúcares solúveis e aminoácidos, como a prolina. Esse aumento de solutos orgânicos pode atuar no ajustamento osmótico, que se desenvolve lentamente em resposta à desidratação do tecido (AZEVEDO NETO, 2005). A menor área foliar das plantas também é considerada uma linha de defesa contra a deficiência hídrica (TAIZ; ZEIGER, 2009). Com a área foliar menor, a transpiração conseqüentemente é reduzida, o que conserva o suprimento de água limitado por um período maior. No entanto, essa redução limita a produtividade devido à queda na absorção de CO₂ e na interceptação de luz (MATTOS et al., 2005), acarretando na diminuição da fotossíntese.

Quando o déficit hídrico ocorre de forma rápida, os mecanismos morfológicos e fisiológicos são gravemente afetados e a planta necessita adaptar-se à nova condição de maneira rápida (SANTOS; CARLESSO, 1998). Deste modo, plantas conduzidas em condições de irrigação geralmente apresentam menor tolerância a situações de déficit hídrico no solo, enquanto plantas submetidas ao déficit hídrico gradual ou à deficiência de água no solo no início do seu ciclo se aclimatam com maior facilidade.

Caraballo (2006) e Bhattachargee et al. (1971) mencionam a recuperação das plantas como mais um mecanismo de tolerância à seca. A recuperação consiste no reinício das atividades fisiológicas depois de um período de carência de umidade do solo, sendo sua velocidade de recuperação proporcional ao potencial de água nas vagens e nas folhas e pode ocorrer em qualquer estágio fenológico (CHANG et al., 1983).

2.6 CONTROLE GENÉTICO PARA TOLERÂNCIA À SECA

A tolerância do feijão à seca é um caráter complexo, de regulação multigênica, influenciada pelo ambiente e dependente de várias características morfofisiológicas, as quais resultam em grande variação dos efeitos da planta e alta variabilidade em sua resposta (ANDROCIOLOI et al., 2016). O desenvolvimento de

variedades tolerantes à seca é lento, já que há uma forte interação do genótipo com o ambiente, o que impede avanços rápidos.

Plantas submetidas a estresses aumentam os níveis de ABA, responsável pelo fechamento dos estômatos e por controlar a expressão de genes relacionados à seca (NAMBARA; MARION-POLL, 2005), e o etileno, conhecido como hormônio do estresse, tem sua síntese induzida em uma situação adversa do ambiente, atuando inclusive na sinalização do ABA para manutenção da abertura estomática (TANAKA et al., 2005).

A seleção de genótipos superiores para o desenvolvimento de novas cultivares é um dos principais objetivos dos programas de melhoramento de feijão, cuja eficiência é aumentada pela avaliação cautelosa dos genitores para composição dos cruzamentos. Dentre os métodos de análises genéticas, os estudos utilizando cruzamentos dialélicos possuem uma importante participação (GONÇALVES et al., 2015).

O termo dialelo tem sido utilizado para expressar um conjunto de $p(p-1)/2$ híbridos resultantes do cruzamento entre p genitores (linhagens, variedades, clones, etc.), podendo-se incluir, além dos pais, os híbridos recíprocos, ou outras gerações relacionadas, tais como F_2 's, retrocruzamentos, entre outros (CRUZ et al., 2004).

Pelo uso do método dialélico é possível a determinação de estimativas de parâmetros úteis na seleção de genitores para hibridação e no entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres (CRUZ; REGAZZI, 1997; CRUZ et al., 2004).

Dentre os métodos para análises dialélicas, os mais utilizados são os propostos por Jinks e Hayman, ampliado para Hayman (1954), que se destaca na determinação do controle genético nas espécies estudadas, com imposição de uma série de restrições para sua validade; o método de Gardner e Eberhart (1966) que tem como destaque a estimativa da heterose; e o modelo proposto por Griffing (1956) que estima a capacidade geral de combinação (CGC) e a capacidade específica de combinação (CEC) dos genótipos em cruzamentos, podendo-se identificar os genitores com maior CGC, e, portanto, promissores para os cruzamentos e geração de populações segregantes com maior CEC. Além disto, se o modelo é aleatório, pode-se inferir sobre os componentes de variância genética, ou seja, variância aditiva e variância não-aditiva (CRUZ et al., 2004).

Segundo Sprague e Tatum (1942) a CGC refere-se ao comportamento médio de cada linhagem em cruzamento com as demais do grupo e CEC a um efeito na expressão de F_1 que é adicional aos efeitos de CGC dos pais, ou seja, é a interação dos efeitos de CGC dos pais e pode melhorar ou piorar a expressão de F_1 em relação ao efeito esperado.

Existem diferenças genéticas entre genótipos de feijão para adaptação ao déficit hídrico (MUÑOZ-PEREA et al., 2006), as quais têm sido exploradas pelo melhoramento genético (BEEBE et al., 2008). A tolerância à seca pode vir dos *pools* gênicos mesoamericano ou andino. Porém, os mesoamericanos da raça Durango e Mesoamérica são as fontes mais importantes de genes de adaptação à seca atualmente (MIKLAS et al., 2006). Um exemplo é a linhagem BAT 477, de origem mesoamericana. O CIAT a classifica como tolerante, pois apresenta um sistema radicular profundo e balanceado, com grande eficiência na absorção de água (WHITE et al, 1994).

Para a avaliação de genótipos de feijão quanto à reação à deficiência hídrica, é recomendado que sejam utilizadas variáveis correlacionadas ao rendimento de grãos, por ser a característica mais importante economicamente e por seus componentes serem de fácil mensuração (MOLINA et al., 2001). As cultivares tolerantes à seca apresentam eficiência na translocação de fotoassimilados para a semente, influenciando o rendimento de grãos (ROSALES-SERNA et al., 2004).

3 EFEITOS DO DÉFICIT HÍDRICO NOS CARACTERES FISIOLÓGICOS, BIOQUÍMICOS E MORFOAGRONÔMICOS EM GENÓTIPOS DE FEIJÃO TOLERANTES E SENSÍVEIS À SECA

3.1 RESUMO – O déficit hídrico é um dos principais fatores que restringem a produção, afetando negativamente o rendimento de grãos no feijão. Quantificar os componentes relacionados à tolerância à seca é de suma importância, visando definir estratégias para o programa de melhoramento. O presente estudo teve como objetivo avaliar genótipos de feijão quanto à tolerância à seca por meio de caracteres morfoagronômicos, bioquímicos e fisiológicos. O experimento foi realizado em casa de vegetação, em delineamento experimental inteiramente casualizado, com seis repetições. Foram avaliadas quatro cultivares, sendo duas sensíveis à seca (IAC Tybatã e BRS Pontal) e duas tolerantes (IAPAR 81 e BAT 477). As plantas foram cultivadas em vasos com substrato sob 80% da capacidade de vaso até R5, quando iniciou o WS nas parcelas submetidas ao estresse, com um regime hídrico de 30% da capacidade de vaso por 19 dias. O WS promoveu alterações fisiológicas e metabólicas da planta, refletindo nos caracteres morfoagronômicos. Em condições de WS, o genótipo IAPAR 81 destacou-se nos caracteres fisiológicos (Eficiência intrínseca no uso da água, eficiência de carboxilação e fotossíntese líquida). No entanto, obteve uma baixa eficiência nas atividades bioquímicas e uma alta redução nos caracteres morfoagronômicos. O genótipo BAT 477 demonstrou adaptações fisiológica, bioquímicas e morfoagronômicas. Por sua vez, os genótipos sensíveis obtiveram uma menor eficiência fisiológica em condições de estresse. No entanto, o genótipo BRS Pontal obteve valores morfoagronômicos semelhantes ao genótipo BAT 477. Esse resultado indica que provavelmente outros mecanismos podem estar relacionados com uma tolerância parcial do BRS Pontal ao déficit hídrico.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L. Tolerância à seca. Melhoramento genético. Estresse abiótico.

3.2 - ABSTRACT: Drought stress is one of the main factors that hinders yield, negatively affecting grain productivity of beans. Development of drought adapted bean cultivars is a strategy to enhance food security, in this regard; quantifying components related to drought tolerance is of paramount importance in order to design a breeding program. This study aimed to evaluate bean genotypes for drought tolerance by analysing morpho-agronomic, biochemical and physiological characteristics. The experiment was carried out in a greenhouse, in a completely randomized design with six replicates per treatment. Four cultivars were evaluated, two drought sensitive (IAC Tybatã and BRS Pontal) and two drought tolerant (IAPAR 81 and BAT 477). The plants were grown in pots with substrate under 80% of pot capacity, up to R5, when water supply was restricted to 30% for the pots under stress treatment, for 19 days. WS promoted physiological and metabolic changes in the plant, reflecting on the morpho-agronomic traits. Under WS conditions, the genotype IAPAR 81 stood out from the others in terms of physiological characters (intrinsic water use efficiency, carboxylation efficiency and liquid photosynthesis); however, it

obtained a low efficiency in biochemical activities and a significant reduction in the morpho-agronomic characters. The genotype BAT 477 demonstrated to be adapted for all traits evaluated; whereas, sensitive genotypes presented lower physiological efficiency under WS conditions. Nevertheless, the genotype BRS Pontal obtained morpho-agronomic values similar to BAT 477. This result indicates that other mechanisms may be related to a partial tolerance of BRS Pontal to drought stress.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L.. Water stress. Genetic breeding. Abiotic stress.

3.3 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado uma das principais espécies leguminosas para consumo humano, sendo reconhecidamente uma importante fonte de proteínas, carboidratos, fibras e minerais para mais de 500 milhões de pessoas na América Latina e África (BLAIR et al., 2016; PETRY et al., 2015). Nesses continentes o feijão é cultivado por pequenos agricultores, geralmente em terras marginais propensas a estresses abióticos, principalmente o déficit hídrico (MUKESHIMANA et al., 2014). Aproximadamente um terço das áreas cultivadas com essa espécie está localizada em regiões sujeitas a períodos severos de seca (ANDRADE et al., 2016).

Os efeitos do déficit hídrico no feijão têm sido amplamente estudados e dependem da frequência, duração e intensidade do estresse e da fase de crescimento da cultura. O estresse pela seca afeta o crescimento da parte aérea e das raízes, causando redução na expansão celular, na condutância hidráulica estomática e radicular, na fotossíntese e, conseqüentemente, no acúmulo de matéria seca. Além disso, provoca aborto de flores, queda de vagens, redução do peso de sementes, do número de dias para a planta atingir a maturidade, da absorção de fósforo e da fixação de nitrogênio (ASFAW; BLAIR, 2012).

Diversas pesquisas têm sido desenvolvidas visando identificar fontes de germoplasmas de feijão tolerantes ao déficit hídrico, sendo essas encontradas principalmente no *pool* gênico Mesoamericano nas raças Durango, Mesoamerica e Jalisco (BEEBE et al., 2013; TERÁN; SINGH, 2002). As raças Durango, originária do planalto semiárido central e norte do México, e a Mesoamerica, originária das planícies quente da América Central, são consideradas as principais fontes de genes

para o desenvolvimento de cultivares tolerantes ao déficit hídrico nos ambientes tropicais (ASFAW; BLAIR, 2012; BEEBE et al., 2008).

A tolerância do feijão à seca é um caráter complexo, de regulação multigênica, influenciada pelo ambiente e dependente de várias características morfofisiológicas (PASSIOURA, 2002; RAMIREZ-VALLEJO; KELLY, 1998). Características relacionadas ao sistema radicular profundo, acumulação de biomassa, translocação de biomassa armazenada para a semente e índice de colheita têm sido indicadas como importantes características que contribuem para a estabilidade do rendimento de grãos sob estresse à seca (MUKESHIMANA et al., 2014). Em relação às características fisiológicas, a eficiência fotossintética, teor de clorofila, condutância estomática, taxa de transpiração, temperatura da folha e potencial de água foliar têm sido relacionadas a tolerância à seca no feijão (BEEBE et al., 2013).

Além das características morfofisiológicas, o acúmulo de solutos também tem sido reportado como importante característica relacionada com o mecanismo de adaptação à seca (SINGH et al., 2015). Durante o estresse, as plantas acumulam solutos osmoprotetores, como aminoácidos, açúcares, álcoois e compostos de amônio quaternário, que auxiliam na estabilização de proteínas e membranas, e reduzem o potencial osmótico das membranas visando prevenir a desidratação intracelular (SINGH et al., 2015). A acumulação de solutos como prolina e glicina betaína têm sido caracterizadas como importantes fontes de resposta à seca para algumas espécies (ASHRAF; FOOLAD, 2007).

O déficit hídrico leva também ao estresse oxidativo devido à formação de espécies reativas de oxigênio (ROS), que são formas parcialmente reduzidas de oxigênio atmosférico, como radical superóxido (O_2^-), radical hidroxila (OH^-), peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio singlet (O_2) (GILL; TUTEJA, 2010). O acúmulo das ROS pode danificar membranas e outros componentes celulares levando à morte celular. Para controlar os níveis de ROS na célula, ocorre ativação de um complexo de enzimas antioxidantes, tais como superóxido dismutase (SOD), glutatona redutase (GR), ascorbato peroxidase (APX), glutatona peroxidase (GPX) e catalase (CAT), bem como uma ampla variedade de antioxidantes não

enzimáticos, como ácido ascórbico (AA) e glutathiona (GSH) (CHOUDHURY et al., 2016).

Quantificar esses componentes relacionados à tolerância à seca é de suma importância para definir estratégias para o seu uso em programas de melhoramento. Sendo assim, o presente estudo teve como objetivo avaliar quatro genótipos de feijão quanto à tolerância ao déficit hídrico por meio de características morfoagronômicas, bioquímicas e fisiológicas.

3.4 MATERIAL E MÉTODOS

3.4.1 Condução do Experimento e Material Vegetal

O experimento foi realizado em casa de vegetação no Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) em Londrina (PR) (23°22'S, 51°10'W e altitude de 585 m). Foram avaliados quatro genótipos de feijão pertencentes ao *pool* gênico Mesoamericano, descritos na Tabela 3.1. As cultivares IAC Tybatã, proveniente do Instituto Agrônomo de Campinas (IAC), e BRS Pontal, procedente da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) foram utilizadas como sensíveis à seca e a linhagem BAT 477, proveniente do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) e a cultivar IAPAR 81, desenvolvida pelo Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR) foram utilizadas como tolerantes ao déficit hídrico. Todas as sementes utilizadas no experimento foram oriundas do banco de germoplasma do IAPAR.

Tabela 3.1 - Características dos genótipos utilizados no estudo de tolerância ao déficit hídrico.

Cultivar	Origem	Grupo Comercial	Ciclo Médio	Reação à seca
IAC Tybatã	IAC	Carioca	95 dias	Sensível (AGUIAR et al., 2008)
BRS Pontal	EMBRAPA	Carioca	95 dias	Sensível (PARANZINI, 2007)
IAPAR 81	IAPAR	Carioca	92 dias	Tolerante (MODA-CIRINO et al., 2001)
BAT 477	CIAT	Pardo	94 dias	Tolerante (CIAT, 1988)

O delineamento experimental adotado foi inteiramente casualizado em esquema fatorial com seis repetições. As sementes foram pré-germinadas em bandejas de isopor de 128 células com substrato Plantmax[®] e após emissão da folha primária (V2), as plântulas foram transferidas para vasos com volume de 8L, contendo 9 kg de substrato, composto por 5,62 kg de solo (Latosolo Vermelho) e 3,38 kg de areia, peneirados em malha de 3 mm e adicionados 50 g do adubo formulado 4-30-10 (N - P₂O₅ - K₂O). Foram transferidas duas plantas em cada vaso, realizando o desbaste quando as mesmas apresentaram o primeiro trifólio totalmente expandido (V3), deixando uma planta por vaso.

3.4.2 Indução e Monitoramento do Déficit Hídrico

As plantas foram cultivadas sob 80% da capacidade de vaso, até o estágio fenológico R5 (CIAT, 1983), aparecimento do primeiro botão floral, quando foi iniciado o déficit hídrico, nas parcelas submetidas ao estresse. Foi adotado o regime hídrico de 30% da capacidade de vaso por 19 dias, enquanto as demais parcelas continuaram com a suplementação normal de água. Este período foi estipulado levando-se em consideração o dia do déficit hídrico máximo, no qual as plantas apresentavam sintomas de murcha acentuada, elevada senescência e abscisão foliar e, de acordo com Boyer (1976), é o ponto limite para a recuperação do feijoeiro após um período de déficit hídrico.

O monitoramento da umidade do substrato foi realizado com tensiômetro e as variações da temperatura máxima, mínima e média no interior da casa de vegetação e a umidade relativa durante o tratamento foram monitoradas por termohigrógrafo.

3.4.3 Avaliações Fisiológicas

A fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s), transpiração (T) e concentração intercelular de CO₂ (C_i) das plantas foram medidas no início da manhã (entre 8:00h e 10:00h) em dia de sol, para evitar momentos de máxima transpiração e fechamento estomático, no último dia de estresse, usando o sistema portátil Photosynthesis LI-6400XT (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, EUA),

proveniente do Departamento de Biologia Animal e Vegetal do Centro de Ciências Biológicas da UEL. Os valores da eficiência intrínseca no uso da água (EIUA) foram obtidos pela relação A/g_s e da eficiência de carboxilação (EC) pela relação A/C_i .

Os folíolos centrais das folhas no terço médio de cada planta foram colocados numa câmara de medição 6400-02B de 6 cm², com densidade de fluxo de fótons em 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e fluxo de ar de 400 mL min⁻¹.

3.4.4 Avaliações Bioquímicas

Para as análises bioquímicas foi coletado um folíolo da região central de cada planta da repetição no último dia de estresse, organizadas em bulk e diluídas na proporção 1:5 em quatro soluções tampão diferentes de acordo com as análises (PEREIRA, 2012; SOMMANO, 2015). As amostras foram maceradas por cinco minutos, então centrifugadas a 9000xg por 30 min a 4°C.

Na análise de polifenol oxidase (PPO) foi utilizada a solução tampão composta por 0,2 M de KH₂PO₄, 5% de PVPP e 2% de Triton em pH 6,8. Em seguida as amostras foram diluídas na proporção 1:100 com a mesma solução, isenta de PVPP, então foram adicionados 250 μL de metilcatecol, homogeneizadas em Vortex, aquecidas em banho maria a 30°C por 30 minutos. A leitura foi feita em espectrofotômetro a 410 nm. A atividade de PPO foi calculada utilizando o coeficiente de extinção molar de 2,47 mM⁻¹ cm⁻¹ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol metilcatecol min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ de material vegetal.

A solução tampão para peroxidase (GPX) e catalase (CAT) foi 0,1 M KH₂PO₄ e 0,1 μM de EDTA em pH 7. A análise de GPX passou por diluição na proporção 1:100 com a mesma solução tampão e em seguida foram adicionadas 250 μL de guaiacol e 250 μL de H₂O₂. As amostras foram homogeneizadas em vortex, então aquecidas em banho maria a 30°C por 30 minutos e a leitura foi em espectrofotômetro a 470 nm. A atividade de GPX foi calculada utilizando o coeficiente de extinção molar de 26,6 mM⁻¹ cm⁻¹ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ de material vegetal. Durante a análise de CAT foi necessário o uso de diluições diferentes (1:20 e 1:80) para a adequação à leitura espectrofotométrica, em seguida foram acrescentados 500 μL de H₂O₂, homogeneizadas e aquecidas em banho maria a 30°C por 30 minutos. A leitura foi a

240 nm. A atividade de CAT foi calculada a partir da leitura de absorbância dividida pelo tempo de 30 minutos, utilizando o coeficiente de extinção molar de $39,4 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de material vegetal.

Para ascorbato peroxidase (APX) a solução tampão foi 0,05 M de KH_2PO_4 e 0,1 μM de EDTA em pH 6, o extrato vegetal foi diluído a 1:100, então adicionados 500 μL de ascorbato, em seguida as amostras foram aquecidas em banho maria a 30°C por 30 minutos e a leitura ocorreu a 290 nm. A atividade de APX foi calculada utilizando o coeficiente de extinção molar de $2,8 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol ascorbato min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de material vegetal.

A análise de fenilalanina amônia liase (PAL) e proteínas totais tiveram a mesma solução tampão, composta por 50 μM de borato de sódio, 0,005 M de ditiotreitol e 5% de PVPP, em pH 8,5. Para a análise de PAL as amostras foram diluídas 40 vezes, foram adicionados 350 μL de fenilalanina, aquecidas em banho maria a 40°C por uma hora e a leitura realizada a 290 nm. A atividade de PAL foi calculada utilizando o coeficiente de extinção molar de $30,5 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ e os resultados foram expressos em $\mu\text{mol fenilalanina min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ de material vegetal. As amostras de proteína foram diluídas em 200 vezes, foram acrescentados 1000 μL de solução de Bradford, homogeneizadas e aquecidas a 30°C por 5 minutos. O teor de proteínas foi calculado com base em uma curva padrão com 40 a 400 μg de soro albumina bovina e os resultados foram expressos em $\text{mg de proteína g}^{-1}$ de material vegetal.

Para a análise de prolina foi utilizado o extrato vegetal obtido com a solução tampão da análise de PAL. As amostras foram diluídas 50 vezes em álcool 70°GL. Foi preparada uma solução reativa contendo 150 mL de ácido acético glacial 60%, 1,5 grama de nihidrina e 30 mL de álcool 70°GL. Foram pipetados 700 μL da amostra e 1400 μL de solução reativa, homogeneizados, aquecidos em banho maria a 95°C por 20 minutos e a leitura ocorreu a 520 nm. A concentração de prolina foi calculada com base em uma curva padrão com 1,15 a 1200 mg L^{-1} de prolina e os resultados expressos em $\mu\text{g de prolina g}^{-1}$ de material vegetal.

3.4.5 Avaliações morfoagronômicas e análises dos dados

No final do ciclo da cultura foram realizadas avaliações morfoagronômicas, como altura da planta (do colo ao ápice da planta), número de nós, números de vagens e sementes por planta e massa seca total (raiz, caule, folhas e vagens).

Os dados foram submetidos aos testes de homogeneidade de variância e normalidade dos dados e, posteriormente, à análise de variância. Verificando normalidade, homogeneidade de variância e significância entre a característica, os dados foram submetidos ao teste de Tukey a 5% de probabilidade. Foi realizada também a análise de componentes principais (ACP). Todas as análises foram realizadas pelo programa computacional R (<http://www.r-project.org>) utilizando os pacotes ExpDes, FactorMiner e MVar.pt.

3.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Pela análise de variância conjunta, foi observado efeito significativo do estresse para maioria das variáveis, exceto para polifenol oxidase (PPO), número de nós (NN), comprimento e largura do folíolo (CF e LF, respectivamente) (Tabela 3.2). O déficit hídrico (WS) promoveu redução nas variáveis agronômicas, fisiológicas (exceto eficiência intrínseca no uso da água - EIUA) e nas bioquímicas ascorbato peroxidase (APX) e proteínas. Em contrapartida, para peroxidase (GPX), fenilalanina amônia liase (PAL) e prolina foi observado um aumento, indicando que o tempo e a intensidade do estresse promoveram alterações nas atividades fisiológicas e metabólicas da planta, refletindo nos caracteres morfoagronômicos. As alterações fisiológicas, bioquímicas e morfoagronômicas provocadas pelo WS depende da intensidade do estresse, duração, estágio de desenvolvimento, do genótipo da planta, e entre outros fatores (ROSALES et al., 2012). Um dos principais efeitos do déficit hídrico é a redução do crescimento vegetativo e produtivo, no qual, foi observado uma redução de 44% da biomassa da planta (BM).

Para fonte de variação genótipos, foram observados efeitos significativos para NN, sementes por planta (SP), GPX, APX, prolina, e para todas

as variáveis fisiológicas, exceto condutância estomática (g_s). Na interação estresses x genótipos (ExG), foi também observado efeito significativo para maioria das variáveis fisiológicas e bioquímicas, indicando comportamento diferenciado dos genótipos diante da variação ambiental (Tabela 3.2). No entanto, para as variáveis morfoagronômicas não foi observada efeito da interação ExG.

O desdobramento da interação ExG foi realizado para todas as variáveis, apesar de não ter sido verificado efeito significativo para alguns caracteres. Segundo Barbin (2013) embora a interação não tenha sido significativa, muitas vezes é aconselhável realizar o desdobramento dos graus de liberdade, pois pode ser possível detectar algum efeito significativo que na média (interação) fica diluído. Sendo assim, efeitos dos desdobramentos foram detectados para as variáveis, número de vagens por planta (VP), número de sementes por planta (SP), biomassa vegetal (BM) e g_s .

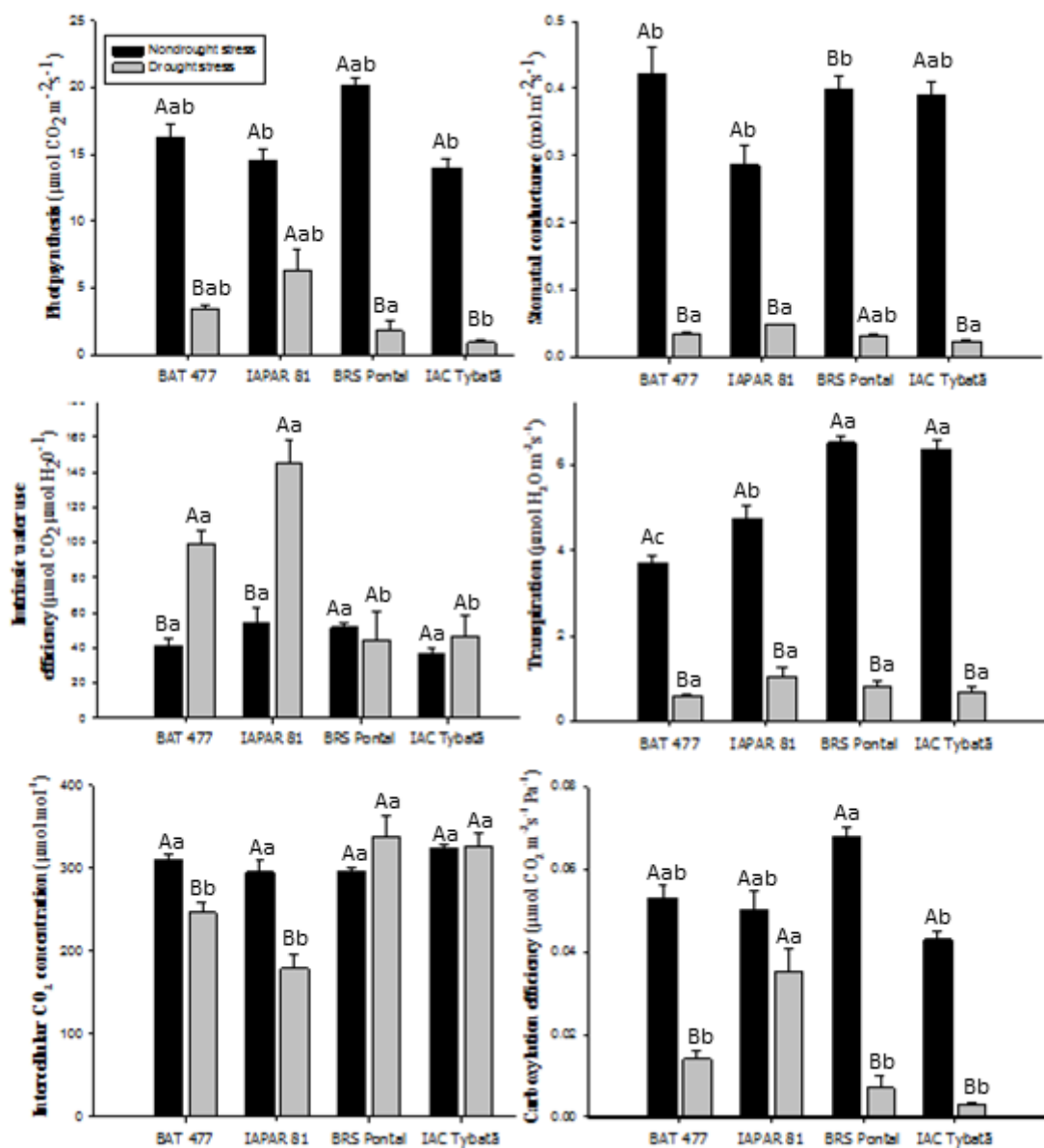
Tabela 3.2 - Análise de variância, médias e estimativas dos coeficientes de variação das características morfoagronômicas, bioquímicas e fisiológicas dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico.

Variáveis	Quadrado Médio ^{1/}				Média ^{2/}		CV%
	Estresse (E)	Genótipos (G)	ExG	Erro	C	DH	
Características fisiológicas							
A	1385,910**	19,51*	35,40**	5,31	16,25	3,09	23,83
g_s	0,923*	0,005 ^{ns}	0,009 ^{ns}	0,004	0,37	0,03	29,76
EIUA	11640,200**	550,800**	4016,7**	646,9	45,86	84,00	39,17
T	166,250**	3,870**	3,64**	0,270	5,34	0,78	17,03
C_i	9117,30*	12860,10**	9666,0**	1582,9	305,68	271,93	13,78
EC	0,012**	0,0005**	0,0007**	0,0001	0,05	0,01	30,49
Características bioquímicas							
GPX	0,217**	0,076**	0,046**	0,002	0,23	0,42	13,49
APX	0,418**	0,091*	0,123**	0,021	1,11	0,85	14,80
PPO	2,562 ^{ns}	1,909 ^{ns}	1,207 ^{ns}	0,606	6,57	5,92	12,46
PAL	0,023**	0,0004 ^{ns}	0,003*	0,0007	0,12	0,19	16,88
Proteína	910,52**	4,18 ^{ns}	19,51**	3,36	17,12	4,80	16,73
Prolina	0,149**	0,121**	0,020*	0,005	0,84	0,99	7,43
Características morfoagronômicas							
NN	0,682 ^{ns}	39,493*	21,397 ^{ns}	12,082	13,54	13,78	25,45
SP	736,71**	69,21*	25,89 ^{ns}	18,66	17,48	8,90	32,74
VP	30622,54**	2145,38*	1078,36 ^{ns}	620,51	97,86	42,52	35,49
CF	10,332 ^{ns}	0,436 ^{ns}	8,225 ^{ns}	3,743	11,70	10,72	17,67
LF	4,586 ^{ns}	1,654 ^{ns}	2,717 ^{ns}	2,671	7,99	8,27	20,17
BM	2866,88**	96,33 ^{ns}	109,90 ^{ns}	131,72	37,67	21,07	38,35

^{1/} A: fotossíntese líquica ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_s : condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), EIUA: eficiência intrínseca no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$), T: transpiração ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), C_i : concentração intercelular de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), EC: eficiência de carboxilação ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$), GPX: glutationa peroxidase (atividade por minuto), APX: ascorbato peroxidase (atividade por minuto), PPO: polifenol oxidase (atividade por minuto), PAL: fenilalanina amonia liase (atividade por minuto), NN: número de nós, VP: vagens por planta, SP: sementes por planta, CF: comprimento do folíolo (cm), LF: largura do folíolo (cm), BM: Biomassa seca (mg). ^{2/}C: controle, DH: déficit hídrico. ns: não significativo; e **, *: significativo pelo teste F a 1 e 5% de probabilidade, respectivamente.

Para as medidas de troca gasosa (fotossíntese líquida - A , transpiração - T e g_s) foram observadas reduções significativas para todos os genótipos sob WS (Figura 3.1). Uma das primeiras reações da planta ao déficit hídrico é o fechamento dos estômatos para menor perda de água por transpiração, diminuindo a disponibilidade de CO_2 no interior da folha, o que acarreta a diminuição na taxa de fotossíntese (ANDROCIOLI et al., 2016).

Figura 3.1. Comparação de médias pela análise de Tukey ($P < 0,05$) para os caracteres fisiológicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico.



Letras maiúsculas comparam o déficit hídrico, enquanto letras minúsculas comparam os genótipos.

A redução da fotossíntese líquida em consequência do WS foi menor nos genótipos tolerantes (IAPAR 81 e BAT 477 com 56,27 e 79,46%, respectivamente) quando comparado com os genótipos sensíveis (BRS Pontal e IAC Tybatã com 91,34 e 93,55%, respectivamente), sendo os tolerantes apresentando os maiores valores sob WS (Figura 3.1). Para T e g_s os genótipos tolerantes e sensíveis não diferenciaram sob WS, com valores médios de 0,775 (redução 85,48%) e 0,034 (redução 90,84%), respectivamente. No entanto, apesar do impacto negativo que o WS teve na troca gasosa, as cultivares tolerantes obtiveram um incremento na EIUA de 143,42 e 166,76%, respectivamente quando comparada com a condição de irrigação ideal. Os genótipos sensíveis não apresentaram diferenças para EIUA nas condições de déficit hídrico e irrigado.

Rosales et al. (2012) avaliando dois genótipos de feijão contrastantes para suscetibilidade à seca, observaram que aos 22 dias de estresse (capacidade de campo: 25%) houve uma redução drástica para as variáveis relacionadas com a troca gasosa em ambos os genótipos. No entanto, para eficiência no uso da água o genótipo tolerante obteve valor superior ao genótipo sensível sob WS. Os autores sugerem que a cultivar tolerante é capaz de superar a limitação na difusão de CO_2 através dos estômatos por uma difusão mais eficiente do CO_2 no mesófilo e uma fixação efetiva de CO_2 .

A concentração intercelular de CO_2 (C_i) foi reduzida para os genótipos tolerantes (20,25 e 39,47% para BAT 477 e IAPAR 81, respectivamente) sob WS, tendo obtido os menores valores para essa condição. Em condições de WS o fechamento dos estômatos limita a difusão do CO_2 do meio externo para o mesófilo da folha, ocasionando uma redução de CO_2 no seu interior (CHAVES et al., 2003). Uma das consequências dessa redução é aumento da atividade oxigenase da enzima Rubisco, para produzir 3-fosfoglicerato e fosfoglicolato, promovendo o estímulo da fotorrespiração. Esse processo reduz a eficiência da fotossíntese porque desvia parte do poder redutor das reações dependentes da luz e não gera nenhum ATP (TAIZ; ZEIGER, 2013). Além disso, a limitação do CO_2 pode resultar no acúmulo de ROS, causando danos indiscriminados ao aparato fotossintético (BHARGAVA; SAWANT, 2013).

Para os genótipos sensíveis não foi observado diferenciação da C_i nas condições de déficit hídrico e irrigado. A manutenção da C_i com o decréscimo de g_s no déficit hídrico indica que a redução da fotossíntese líquida não é devida

apenas a fatores estomáticos, pois a planta não está consumindo o CO₂ absorvido (YAN et al., 2010). Esse fato é corroborado pela eficiência de carboxilação (EC), no qual, os genótipos sensíveis obtiveram uma redução drástica (BRS Pontal e IAC Tybatã com 89.70 e 93.02%, respectivamente) quando comparado com os genótipos tolerantes (BAT 477 e IAPAR 81 com 73.58 e 30%, respectivamente) sob WS. O genótipo IAPAR 81 obteve a maior EC em condições de WS, indicando uma maior eficiência na fixação do carbono. Essa cultivar foi lançada pelo Instituto Agronômico do Paraná (IAPAR) em 1997, e ainda está em uso pelos agricultores, no qual, apresenta uma ampla adaptação e com níveis de tolerância a altas temperaturas e déficit hídrico (MODA-CIRINO et al., 2001; 2012).

Nas análises bioquímicas, foi observado que o WS promoveu um estresse oxidativo nas plantas, levando ao acúmulo de GPX, PAL e prolina e, diminuição de proteína na maioria dos genótipos (Tabela 3.3). Uma das respostas mais comuns aos estresses em plantas é a superprodução de diferentes tipos de solutos orgânicos (ASHRAF, 2007). A falta de água disponível leva à redução da atividade fotossintética e aumento na respiração das plantas, gerando uma produção excessiva das ROS, capazes de causar danos oxidativos aos lipídios, proteínas e DNA (APEL; HIRT, 2004; MØLLER; JENSEN; HANSSON, 2007). Para minimizar os efeitos citotóxicos dos ROS, as plantas ativam um complexo de sistemas enzimáticos e não enzimáticos (CHOUDHURY et al., 2016).

Os maiores valores de GPX, em condições de WS, foram observados nos genótipos BAT 477 e IAC Tybatã (incremento de 76 e 256%, respectivamente), enquanto para PAL foram para BAT 477, BRS Pontal e IAC Tybatã (incremento de 68, 37 e 114%, respectivamente), indicando a influência dessas enzimas no controle do estresse oxidativo desencadeado pela seca no feijão. Para prolina, foram observados incrementos na concentração nos genótipos BAT 477 e IAC Tybatã (49 e 6%, respectivamente) em condições de WS. No entanto, o maior valor de prolina em condições de WS foi observado no genótipo BRS Pontal (1.177 mM g⁻¹ de planta), no qual, não diferenciou na condição irrigada (1.069 mM g⁻¹ de planta) (Tabela 3.3). Para o genótipo IAPAR 81 não foi observado alteração da GPX, PAL e prolina quando submetido ao WS.

Tabela 3.3. Comparação de médias pelo método de tukey ($P < 0,05$) para caracteres bioquímicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico.

Genótipos	GPX ^{1/}		APX		PAL		Proteína		Prolina	
	Controle	DH ^{2/}	Controle	DH	Controle	DH	Controle	DH	Controle	DH
BAT 477	0.345Ba	0.608Aa	1.289Aa	0.784Bab	0.117Ba	0.197Aab	18.853Aa	4.379Ba	0.643Bc	0.957Ab
IAPAR 81	0.233Ab	0.248Ab	1.004Aab	0.623Bb	0.142Aa	0.146Ab	19.538Aa	3.626Ba	0.887Ab	0.843Ab
BRS Pontal	0.199Bb	0.281Ab	1.260Aa	0.942Bab	0.138Ba	0.190Aab	13.780Ab	5.906Ba	1.069Aa	1.177Aa
IAC Tybatã	0.156Bb	0.556Aa	0.897Ab	1.045Aa	0.099Ba	0.212Aa	16.302Aab	5.287Ba	0.793Bbc	0.843Ab

^{1/}GPX: glutationa peroxidase (atividade por minuto), APX: ascorbato peroxidase (atividade por minuto), PAL: fenilalanina amônia liase (atividade por minuto), Proteína: mg g⁻¹ de planta, Prolina: mM g⁻¹ de planta. ^{2/} DH: déficit hídrico. Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A acumulação de prolina tem sido relacionado com várias funções, como ajuste osmótico, reserva de carbono e nitrogênio utilizado para o restabelecimento após estresse, desintoxicação ao excesso de amônia, estabilizador de proteínas e membranas e eliminadores de ROS (KAVI-KISHOR et al., 2005). No entanto, o uso da prolina como indicativo de tolerância a seca, por si só, deve ser cauteloso, devido a complexa rede de alterações que ocorrem nas plantas quando submetido ao WS. Alguns autores sugerem que a acumulação de prolina em cultivares suscetíveis a seca está relacionada como um sintoma de estresse e não necessariamente como consequência do ajuste osmótico (ROSALES et al., 2012; SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ et al., 2010).

A acumulação de GPX e PAL podem ter influenciado a diminuição de APX na maioria dos genótipos submetidos à seca, o que também justifica menor crescimento das plantas e turgescência das folhas, devido a esses compostos estarem envolvidos na produção de auxina e lignina, as quais são responsáveis pelo crescimento vegetal e resistência das folhas, respectivamente.

Para os caracteres morfoagronômicos, os genótipos BAT 477 e BRS Pontal foram que obtiveram as menores reduções BM quando submetidos ao WS (Tabela 3.4). O decréscimo provocado pelo WS foi de 39 e 41% para BAT 477 e BRS Pontal, respectivamente, enquanto para IAC Tybatã e IAPAR 81 foi de 51 e 50%, respectivamente. Não foi observada diferenciação dos genótipos para as condições de WS e irrigado. Para VP e SP foi observada a mesma tendência, ou seja, um menor decréscimo para BAT 477 (32 e 44%, respectivamente) e BRS Pontal (37 e 43%, respectivamente) quando comparado com IAPAR 81 (57 e 61%, respectivamente) e IAC Tybatã (70 e 76%, respectivamente).

O genótipo BAT 477 foi desenvolvido pelo International Center for Tropical Agriculture (CIAT) como tolerante a seca e, vem sendo amplamente utilizado em programas de melhoramento para desenvolvimento de novas cultivares (SINGH et al., 2001; TERÁN; SINGH, 2002) e identificação de regiões genômicas ligadas a tolerância a seca (ASFAW; BLAIR, 2012). Por sua vez, o genótipo IAPAR 81 apesar de ter apresentado um bom ajuste fisiológico obteve reduções morfoagronômicas superiores ao genótipo BRS Pontal, considerado suscetível para WS. Segundo Lanna et al. (2016) o ajuste osmótico e sistema radicular foram considerados os principais indicadores da tolerância ao déficit hídrico em plantas de feijão. Nesse sentido, há necessidade de avaliações do sistema radicular desses

genótipos para uma melhor compreensão dos ajustes das plantas de feijão ao déficit hídrico.

Tabela 3.4. Comparação de médias pelo método de Tukey ($P < 0,05$) para caracteres morfoagronômicos dos genótipos de feijão avaliados na presença e ausência de déficit hídrico.

Genótipos	VP		SP		MS	
	Controle	DH	Controle	DH	Controle	DH
BAT 477	20.40Aa	13.80Ba	117.27Aa	66.04Ba	38.80Aa	23.80Ba
IAPAR 81	17.40Aa	7.40Bab	91.62Aa	35.65Bb	35.40Aa	17.20Ba
BRS Pontal	14.33Ab	9.00Bab	74.87Ab	43.00Bab	41.00Aa	24.20Ba
IAC Tybatã	17.80Aa	5.40Bb	107.68Aa	25.40Bb	38.20Aa	19.10Ba

¹AP: altura de planta (cm), VP: vagens por planta, SP: sementes por planta, MS: massa seca (mg);
²DH: Déficit hídrico. Médias seguidas pela mesma letra minúscula na coluna e maiúscula na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

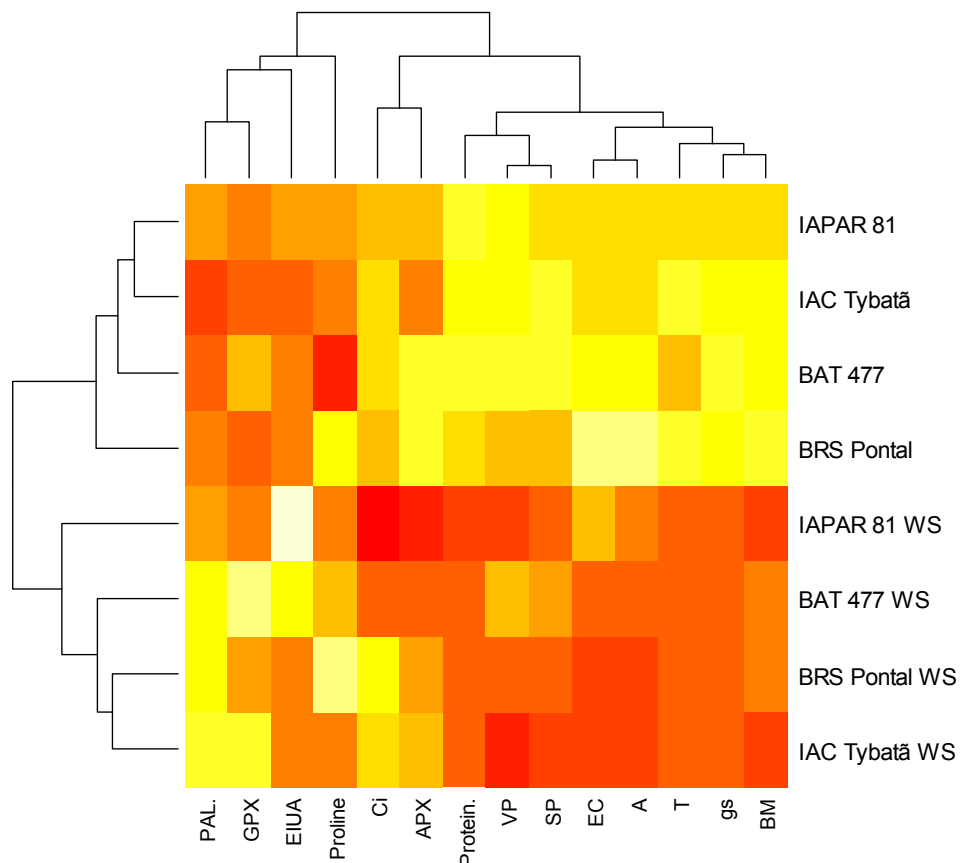
Asfaw e Blair (2012) observaram que o genótipo BAT 477 obteve um sistema radicular maior em volume e capacidade de enraizamento quando comparado com outros genótipos avaliados no mesmo estudo, além de expressar melhor potencial na extração de água em solo não irrigado. A absorção de água e translocação de biomassa para os grãos de maneira mais eficiente são características importantes que contribuem para a estabilidade da produção em condições de WS (MUKESHIMANA, 2014).

Ao avaliar o comportamento das variáveis fisiológicas, bioquímicas e morfoagronômicos pela análise de cluster heatmap, observa-se a separação dos genótipos quando submetido ao WS e irrigado (Figura 3.2). Em condições de WS, foi observada a formação de três grupos, sendo o genótipo IAPAR 81 o mais distante. Esse genótipo obteve uma maior eficiência fisiológica (EIUA, EC e A) quando comparado com os demais genótipos. No entanto, para as características bioquímicas foi observada uma baixa eficiência nas atividades de peroxidase (APX e GPX) e prolina para o ajuste osmótico e, conseqüentemente, no combate do estresse oxidativo provocado pelo déficit hídrico.

O segundo grupo foi constituído pelo genótipo BAT 477, no qual, obteve também um bom ajuste fisiológico quando comparado com os suscetíveis, obtendo um menor decréscimo das variáveis morfoagronômicas nas condições de WS. Os dois genótipos suscetíveis foram reunidos no terceiro grupo, sendo que os mesmos obtiveram baixos valores de EIUA, EC e A. No entanto, o genótipo BRS

Pontal obteve valores morfoagronômicos semelhantes ao genótipo BAT 477 em condições de WS. Esse resultado indica que provavelmente outros mecanismos podem estar relacionados com maior tolerância do BRS Pontal ao WS.

Figura 3.2 – Representação em *heatmap* dos valores das características fisiológicas, bioquímicas e morfoagronômicas em genótipos na presença e ausência do déficit hídrico.



AP: altura de planta (cm), NN: número de nós, VP: vagens por planta, SP: sementes por planta, CF: comprimento do folíolo (cm), LF: largura do folíolo (cm), CP: comprimento do pecíolo (cm), CR: comprimento da raque (cm), MS: massa seca (mg), GPX: glutathione peroxidase (atividade por minuto), APX: ascorbato peroxidase (atividade por minuto), PPO: polifenol oxidase (atividade por minuto), PAL: fenilalanina amônia liase (atividade por minuto), A: fotossíntese líquica ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), g_s : condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), EIUA: eficiência intrínseca no uso da água ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$), T: transpiração ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), *Ci*: concentração intercelular de CO_2 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$), EC: eficiência de carboxilação ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ Pa}^{-1}$).

3.6 CONCLUSÕES

Em condições de déficit hídrico, o genótipo BAT 477 demonstrou adaptações fisiológicas, bioquímicas e morfoagronômicas, enquanto IAPAR 81 apenas nos caracteres fisiológicos. Os genótipos sensíveis obtiveram uma menor eficiência fisiológica em condições de WS. No entanto, o genótipo BRS Pontal obteve valores morfoagronômicos semelhantes ao genótipo BAT 477. Outros mecanismos podem estar relacionados com uma tolerância parcial do BRS Pontal ao WS.

4 CAPACIDADE COMBINATÓRIA PARA CARACTERES MORFOAGRONÔMICOS E FISIOLÓGICOS EM DIFERENTES GENE POOLS DE FEIJÃO SUBMETIDOS À SECA

4.1 Resumo - O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa de grande importância utilizada para o consumo humano, considerada a principal fonte de proteína vegetal. A seca é o principal estresse abiótico que afeta as áreas agrícolas em todo o mundo e, com as mudanças climáticas cada vez mais severas, os grupos de pesquisa que atuam no melhoramento genético do feijão visam identificar genótipos tolerantes à seca. O uso dos cruzamentos dialélicos tem se destacado dentre os métodos de análises genéticas. Sendo assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar, por meio da análise dialélica, a herança de características agromorfológicas e fisiológicas para tolerância a seca. O experimento foi realizado em casa de vegetação e foram feitas hibridações em esquema de dialelo parcial entre três genitores tolerantes (IAPAR 81, BAT 477 e SEA 5), e nove genitores sensíveis à seca, sendo estes oriundos dos grupos mesoamericano carioca (BRS Estilo, IAC Alvorada e IPR Campos Gerais), mesoamericano preto (IPR Uirapuru, IPR Ihambú e BRS Esteio) e andino (IPR Garça, BRS Radiante e DRK 18). O delineamento experimental adotado foi de blocos ao acaso, com quatro repetições. Os genitores e a progênie F_1 foram cultivados sob 80% da capacidade de vaso, até o estágio fenológico R5, quando foi iniciado o déficit hídrico nas parcelas submetidas ao estresse, nas quais foi adotado o regime hídrico de 30% da capacidade de vaso por 20 dias. A fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s) e temperatura foliar (Tf) foram mensuradas no último dia de estresse. Na maturidade fisiológica as plantas foram avaliadas quanto à altura da planta (AP), número de nós (NN), números de vagens por planta (VP), sementes por vagem (SV) e sementes por planta (SP), produção por planta (PP) e biomassa total (BT). A condição de déficit hídrico reduziu a maioria das variáveis agromorfológicas, especialmente biomassa total (BT), além de alterar o metabolismo fisiológico das plantas, diminuindo a condutância estomática (g_s) e a fotossíntese líquida (A) e aumentando a Tf. As estimativas dos efeitos de CGC do grupo I demonstraram que a linhagem BAT 477 apresentou os melhores resultados nos dois ambientes avaliados, contribuindo para o aumento de VP e SP em condições de seca. Assim, as hibridações para o desenvolvimento de cultivares de feijão tolerantes ao déficit hídrico e com bom potencial produtivo são as que tiveram a linhagem BAT 477 como genitor, além de apresentar acréscimo de produção por planta (PP) nas estimativas de CEC em plantas submetidas ao déficit hídrico, como BAT 477 x BRS Estilo, BAT 477 x IAC Alvorada e BAT 477 x DRK 18, as quais obtiveram aumento nas características VP, SP, e PP.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L.. Estresse hídrico. Melhoramento genético. Fisiologia vegetal.

4.2 - Abstract: Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a legume of great importance used for human consumption, considered the main source of vegetable protein. Drought is the main abiotic stress affecting agricultural areas around the world due increasingly severe weather changes, research groups working on genetic improvement of common beans aim to identify drought tolerant genotypes. The use of diallel crosses has stood out among methods of genetic analysis. Thus, the

present study aimed to evaluate, through diallel analysis, the inheritance of morphological, physiological and yield components characters for drought tolerance. The experiment was conducted in greenhouse and partial diallel hybridizations were made between three tolerant parents (IAPAR 81, BAT 477 and SEA 5), which composed group I and nine parentes sensitive to drought, from three groups: pinto mesoamerican (BRS Estilo, IAC Alvorada and IPR Campos Gerais), black mesoamerican (IPR Uirapuru, IPR Inhambú and BRS Esteio) and andean (IPR Garça, BRS Radiante and DRK 18), composing group II. The experimental design was a randomized block, with four replications. The parentes and their progenies were grown in pots with substrate under 80% of the pot capacity until the phenological stage R5, when the drought began in the plots under stress, in which was adopted the water treatment of 30% of the pot capacity per 20 days. Liquid photosynthesis, stomatal conductance and leaf temperature were measured on the last day of stress. At physiological maturity the plants, plant height, number of nodes, number of pods per plant, seeds per pod, seeds per plant and total dry mass were evaluated. The cultivar BAT 477 showed the best CGC for SP and MS and IAPAR 81 for Tf, both belonging to group I. In group II, the cultivars BRS Alvorada and BRS Esteio were the ones that contributed the most to the increase of SP. The hybrid combinations that showed the best performances under water deficit were 2x5 (BAT 477 x IPR Inhambu) and 2x9 (BAT 477 and BRS Radiante), for increasing SP and having BAT 477 as a genitor, which showed the highest CGC value for this characteristic.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L.. Water stress. Genetic breeding. Vegetal physiology.

4.3 INTRODUÇÃO

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é considerado a principal leguminosa para o consumo humano, sendo uma importante fonte de proteínas, carboidratos, fibras e minerais (BLAIR et al., 2016; PETRY et al., 2015). No entanto, a maior parte do seu cultivo ocorre sob condições de sequeiro, sendo o déficit hídrico um dos principais fatores limitantes para a produção (ROSALES et al., 2012; SZILAGYI, 2003).

Sob déficit hídrico, a diminuição da quantidade de água na folha induz o fechamento dos estômatos, diminuindo a disponibilidade de CO₂, a fotossíntese líquida e o acúmulo de biomassa seca. Além disso, o déficit hídrico provoca aborto de flores, queda de vagens, diminuindo produção e peso de sementes (ASFAW; BLAIR 2012; BLUM, 2009; ROSALES et al. 2012). O impacto da seca sobre o rendimento de grãos pode variar em função da frequência, duração e intensidade do estresse, da fase de crescimento da cultura e da sua ocorrência com outros estresses. Por exemplo, altas temperaturas promovem uma maior

evapotranspiração e afetam a fotossíntese, intensificando os efeitos da seca e reduzindo ainda mais as produções das culturas.

Na cultura do feijão, diversas pesquisas têm sido desenvolvidas visando identificar fontes de germoplasma tolerantes ao déficit hídrico, sendo encontrado principalmente no *pool* gênico Mesoamericano nas raças Durango, Mesoamerica e Jalisco (MIKLAS et al., 2006; MUÑOZ-PEREA et al. 2006; RAMIREZ-VALLEJO; KELLY 1998; TERÁN; SINGH, 2002).

White e Singh (1991), por meio de estudos a campo, identificaram algumas linhagens de feijão tolerantes à seca, tais como BAT 477, A 195 e BAT 1289. A adaptação superior da BAT 477 ao déficit hídrico foi atribuída principalmente maior densidade de raízes e uma extração mais profunda da umidade do solo (SPONCHIADO et al., 1989). Uma outra cultivar amplamente utilizada para tolerância ao déficit hídrico é a linhagem SEA 5, a qual é derivada do cruzamento entre as raças Mesoamericana e Durango, sendo a cultivar BAT 477 um dos parentais que deram origem à linhagem (SINGH et al., 2002). Terán e Singh (2002) também observaram superioridade produtiva do genótipo SEA 5, tanto em déficit hídrico como em condição sem estresse hídrico.

A tolerância à seca é uma característica complexa, multigênica, influenciada pelo ambiente e dependente de várias características morfofisiológicas (PASSIOURA, 2002; RAMIREZ-VALLEJO; KELLY, 1998). Para abordar a complexidade das respostas das plantas ao déficit hídrico, é fundamental compreender a base fisiológica e genética destas respostas. A falta de compreensão dos mecanismos genéticos em relação ao rendimento das culturas tem dificultado tanto o melhoramento convencional, como a utilização da genética moderna no melhoramento para tolerância à seca (PASSIOURA, 2010; SINCLAIR, 2011).

A seleção de genótipos superiores para o desenvolvimento de novas cultivares é um dos principais objetivos dos programas de melhoramento. Dentre os métodos de análises genéticas, o uso dos cruzamentos dialélicos tem se destacado, fornecendo estimativas de parâmetros para seleção de genitores para hibridação e sendo úteis no entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres. Entre as principais metodologias de análise dialélica, destacam as propostas de Griffing (1956), pelo qual são estimados os efeitos da capacidade geral e específica de combinação, Gardner e Ebehart (1966), no qual são avaliados os

efeitos variedade e heterose varietal; e Hayman (1954) que gera informações sobre os mecanismos básicos de herança da característica em estudo.

Gonçalves et al. (2015), analisando a capacidade combinatória em feijão submetido ao déficit hídrico, observaram a superioridade do genótipo SEA 5 para compor programas de melhoramento para tolerância à seca em virtude de sua capacidade de combinação, considerando a produtividade de grãos em condição de seca. Sendo assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar, por meio da análise dialélica parcial, a herança de caracteres agrônômicos e fisiológicos para tolerância a seca.

4.4 MATERIAL E MÉTODOS

4.4.1 Material Vegetal

Foram realizadas hibridações artificiais em esquema de dialelo parcial entre três cultivares de feijão do grupo Mesoamericano consideradas tolerantes à seca (IAPAR 81, BAT 477 e SEA 5), as quais compuseram o grupo 1 (Tabela 4.1). O grupo 2 foi composta por nove cultivares amplamente utilizadas por produtores, sendo três do grupo Mesoamericano carioca (BRS Estilo, IPR Campos Gerais e IAC Alvorada), três do grupo Mesoamericano preto (IPR Uirapuru, IPR Nhambú e BRS Esteio) e três do grupo Andino (IPR Garça, DRK 18 e BRS Radiante). Todas as sementes foram provenientes do banco de germoplasma do IAPAR.

Tabela 4.1 – Descrição dos genitores utilizados nos cruzamentos dialélicos

Genitor	Origem	Grupo comercial	Ciclo médio	Reação à seca
IAPAR 81	IAPAR	Carioca	92 dias	Tolerante
BAT 477	CIAT	Pardo	94 dias	Tolerante
SEA 5	CIAT	Pardo	90 dias	Tolerante
BRS Estilo	EMBRAPA	Carioca	90 dias	Sensível
IPR Campos Gerais	IAPAR	Carioca	88 dias	Sensível
IAC Alvorada	EMBRAPA	Carioca	90 dias	Sensível
IPR Uirapuru	IAPAR	Preto	86 dias	Sensível
IPR Inhambu	IAPAR	Preto	90 dias	Sensível
BRS Esteio	EMBRAPA	Preto	90 dias	Sensível
IPR Garça	IAPAR	Branco	67 dias	Sensível
DRK 18		Vermelho	85 dias	Sensível
BRS Radiante	EMBRAPA	Rajado	75 dias	Sensível

IAPAR: Instituto Agrônomo do Paraná; CIAT: Centro Internacional de Agricultura Tropical; EMBRAPA: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária.

As sementeiras dos pais foram realizadas de maneira escalonada para sincronizar o florescimento em função da variabilidade do ciclo apresentado pelas cultivares. As sementes híbridas foram obtidas por polinizações artificiais no período da manhã, entre 8 e 11h, em casa de vegetação do Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR), Londrina, utilizando-se a técnica de hibridação por emasculação e polinização, cobrindo-se, posteriormente, o estigma (CIAT, 1977), conforme Tabela 4.2.

Tabela 4.2 – Dialelo parcial entre os *pools* gênicos Mesoamericano e Andino de feijão comum.

Pools gênicos	Genitores	Mesoamericanos tolerantes		
		IAPAR 81	BAT 477	SEA 5
Mesoamericanos cariocas	BRS Estilo	H2015-01	H2015-10	H2015-19
	IPR Campos Gerais	H2015-02	H2015-11	H2015-20
	IAC Alvorada	H2015-03	H2015-12	H2015-21
Mesoamericanos pretos	IPR Uirapuru	H2015-04	H2015-13	H2015-22
	IPR Inhambu	H2015-05	H2015-14	H2015-23
	BRS Esteio	H2015-06	H2015-15	H2015-24
Andinos	IPR Garça	H2015-07	H2015-16	H2015-25
	DRK 18	H2015-08	H2015-17	H2015-26
	BRS Radiante	H2015-09	H2015-18	H2015-27

4.4.2 Condução do experimento e delineamento experimental

As sementes da progênie F₁ (27 híbridos) e dos 12 genitores foram pré-germinadas em bandejas de isopor de 128 células com Plantimax[®] e após emissão da folha primária (V2), as plântulas foram transferidas para vasos com volume de oito litros, contendo nove quilos de substrato, composto por 5,62 kg de solo (Latosolo Vermelho) e 3,38 kg de areia, peneirados em malha de três milímetros e adicionados 50 g do adubo formulado 4-30-10 (N - P₂O₅ - K₂O). Os tratamentos culturais adotados foram os recomendados para a cultura do feijão na região.

O delineamento experimental adotado foi de blocos ao acaso, com quatro repetições. As plantas foram cultivadas sob 80% da capacidade de vaso, até o estágio fenológico R5 (CIAT, 1983), aparecimento do primeiro botão floral, quando foi iniciado o déficit hídrico nas parcelas submetidas ao estresse, nas quais foi adotado o regime hídrico de 30% da capacidade de vaso por 20 dias, enquanto as demais parcelas continuaram com a suplementação normal de água. Este período foi estipulado levando-se em consideração o dia do déficit hídrico máximo, no qual

as plantas apresentavam sintomas de murcha acentuada, elevada senescência e abscisão foliar e, de acordo com Boyer (1976), é o ponto limite para a recuperação do feijoeiro após um período de déficit hídrico. As variações da temperatura máxima, mínima e média no interior da casa de vegetação foram monitoradas por termógrafo.

4.4.3 Avaliações Fisiológicas e Agromorfológicas e Análises dos Dados

A fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s) e temperatura foliar (T_f) foram mensuradas no início da manhã (entre 8:00h e 10:00h) em dias de sol, para evitar momentos de máxima transpiração e fechamento estomático, no último dia de estresse, usando o sistema portátil Photosynthesis LI-6400XT (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, EUA), proveniente da Área de Agrometeorologia do IAPAR. As folhas foram colocadas numa câmara de medição 6400-02B de 6 cm², com densidade de fluxo de fótons em 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Na maturidade fisiológica, as plantas foram avaliadas quanto à altura da planta (do colo ao ápice da planta) (AP), número de nós (NN), número de vagens por planta (VP), de sementes por vagem (SV), sementes por planta (SP), produção por planta (PP) e biomassa total (raiz, caule, folhas e vagens) (BT).

O modelo estatístico utilizado para análise dialélica foi o de Griffing (1956) e adaptado aos cruzamentos dialélicos parciais por Geraldi e Miranda Filho (1988):

$$Y_{ijk} = m + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ijk}, \text{ em que:}$$

Y_{ijk} = média dos cruzamentos entre os genótipos i e j , na repetição k ;

m = média geral;

g_i = efeito da capacidade geral de combinação do genótipo i , em que i representa o grupo I;

g_j = efeito da capacidade geral de combinação do genótipo j , em que j representa o grupo II;

s_{ij} = efeito da capacidade específica de combinação para o cruzamento entre os i e j pais;

e_{ijk} = média dos erros experimentais do tratamento ij nas k repetições.

Esse procedimento permitiu obter as estimativas das capacidades gerais e específicas de combinação. As análises dos dados foram realizadas com auxílio do Software Genes (Cruz, 2016).

4.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Pela análise de variância foi observado efeito significativo de genótipos para maioria das características avaliadas, exceto para temperatura foliar (Tf) em condição de déficit hídrico (Tabela 4.3). Esse resultado indica a existência de variabilidade genética entre os genótipos, denotando a possibilidade de seleção de genótipos para programa de melhoramento visando déficit hídrico (SILVA et al., 2004).

A condição de déficit hídrico promoveu redução para maioria das características agromorfológicas, além de alterar o metabolismo fisiológico das plantas, diminuindo a condutância estomática (g_s) e a fotossíntese líquida (A) e aumentando a Tf em mais de 4°C (Tabela 4.3). Um dos principais efeitos do déficit hídrico é a redução do crescimento vegetativo e produtivo, no qual, foi observado uma redução de 42 e 34% para produção por planta (PP) e biomassa total (BT), respectivamente.

O déficit hídrico reduz a turgescência celular com progressiva desidratação do protoplasma, assim, todos os processos vitais são afetados pelo decréscimo do potencial hídrico, comprometendo o crescimento da planta e diminuindo a biomassa total (ANDROCIOLI et al., 2016). A redução da biomassa total em plantas de feijão submetidas ao déficit hídrico também foi observada por GOMES et al. (2000) e, segundo GHOLZ et al. (1990), pode ser explicada pelo controle estomático, o qual influencia o crescimento e a produção de biomassa das plantas pela entrada de CO₂ no metabolismo vegetal.

Tabela 4.3 - Análise de variância para características agromorfológicas e fisiológicas em genótipos de feijão com e sem déficit hídrico.

FV	GL	Caracteres Morfoagronômicos e fisiológicos – Com déficit hídrico									
		AP	NN	VP	SV	SP	PP	BT	Tf	g_s	A
Genótipos	38	2849,45**	12,93**	58,38**	1,87**	1751,33**	112,64**	207,92*	2,38 ^{ns}	0,02**	0,65**
CGC I	2	16351,33**	35,02*	147,64**	1,35 ^{ns}	4049,69*	57,50 ^{ns}	198,86 ^{ns}	4,42 ^{ns}	0,0001 ^{ns}	0,16 ^{ns}
CGC II	8	635,41 ^{ns}	28,12**	77,65**	5,54**	3583,99**	207,28**	278,37*	1,51 ^{ns}	0,04**	0,56**
CEC	27	2609,69**	6,36**	43,23**	0,88 ^{ns}	1006,44**	90,64**	191,50*	2,36 ^{ns}	0,01**	0,67**
Erro	114	482,44	4,14	12,41	0,69	436,54	25,46	113,43	1,72	0,001	0,17
Média		90,67	9,53	10,08	4,24	44,68	11,24	27,16	30,94	0,69	1,11
CV (%)		24,22	21,33	34,96	19,62	46,75	44,83	39,21	4,24	5,54	36,93
FV	GL	Caracteres Morfoagronômicos e fisiológicos – Sem déficit hídrico									
		AP	NN	VP	SV	SP	PP	BT	Tf	g_s	A
Genótipos	38	4915,11**	19,19**	72,94**	2,24**	2971,68**	164,32**	655,17**	12,19**	0,19**	2,22**
CGC I	2	4091,31*	0,79 ^{ns}	114,63*	2,24 ^{ns}	5616,74*	230,49*	693,70 ^{ns}	1,47 ^{ns}	0,01 ^{ns}	0,69 ^{ns}
CGC II	8	5374,53*	44,92**	67,87 ^{ns}	3,97**	3326,34*	218,96**	706,28*	24,47**	0,39**	4,11**
CEC	27	4713,51**	12,02**	71,08**	1,81**	2633,85**	144,73**	650,05*	6,30**	0,09**	1,47**
Erro	114	912,48	4,99	33,80	0,74	1250,99	69,27	264,21	1,00	0,03	0,38
Média		119,25	11,65	15,12	4,95	77,49	19,56	41,47	26,47	0,96	3,03
CV (%)		25,33	19,17	38,44	17,3	45,65	42,55	39,22	3,78	16,97	20,22

^{ns}: não significativo; * : significativo a 5% de probabilidade; ** : significativo a 1% de probabilidade. AP: altura de planta (cm); NN: número de nós; VP: número de vagens por planta; SV: número de sementes por vagem; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta⁻¹); BT: biomassa total (mg); Tf: temperatura foliar (°C); g_s : condutância estomática (mol m⁻² s⁻¹); A: fotossíntese líquida (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹).

A queda da condutância estomática nos tratamentos submetidos à seca caracteriza o fechamento parcial dos estômatos como forma de evitar a perda de água pela folha em períodos críticos de déficit, conforme relatado por OLIVEIRA et al. (2005). Quando a planta passa por períodos de déficit hídrico, há menor perda de água por transpiração, porém há diminuição da disponibilidade de CO₂ no interior da folha, e, conseqüentemente, da taxa de fotossíntese, a qual também é afetada pelo aumento da temperatura foliar, já que a planta se encontra em níveis insuficientes para repor o carbono utilizado como substrato no processo da respiração (MAGGIOTTO, 1996).

Pelo desdobramento da soma de quadrados de genótipos, em soma de quadrados para capacidade geral e específica de combinação (CGC e CEC, respectivamente), observou-se que a CGC do grupo I (submetido ao déficit hídrico) foi significativa para altura de planta (AP), número de nós (NN), número de vagens por planta (VP) e número sementes por plantas (SP), enquanto sob condição sem estresse houve efeito significativo para AP, VP, SP e produção por planta (PP) (Tabela 4.3). Essas diferenças indicam que, para essas características, existe pelo menos um genitor superior aos demais com relação ao seu desempenho médio nas combinações híbridas.

Para CGC do grupo II, houve efeito significativo para a maioria das características nos dois experimentos, exceto para AP e Tf em condições de déficit hídrico e VP no experimento sem estresse, indicando que os efeitos aditivos estão envolvidos no controle genético dessas características (Tabela 4.3). A significância da CGC é de elevada importância, sobretudo em se tratando de uma espécie autógama, implicando que os valores superiores para essas características podem ser fixados ao longo das sucessivas gerações de autofecundação, obtendo-se linhagens superiores às existentes atualmente.

Os valores apresentados na análise de variância para CEC revelam efeito significativo para maioria das características, exceto para número de sementes por vagem (SV) e Tf em condições de déficit hídrico (Tabela 4.3). As significâncias dos quadrados médios em relação à CEC indicam que efeitos gênicos não aditivos estão envolvidos no controle dessas características e que as combinações híbridas obtidas diferem entre si (SIBIYA et al., 2011).

As estimativas dos efeitos de CGC do grupo I demonstraram que a linhagem BAT 477 apresentou os melhores resultados em ambos os experimentos, com valores positivos para todas as características agromorfológicas (Tabela 4.4). A escolha dos genitores para formação de populações segregantes é crucial para a obtenção de êxito nos programas de melhoramento, sendo a capacidade combinatória, com a presença de genes complementares, a grande responsável pelo sucesso. Nesse sentido, o genótipo BAT 477 é considerado um importante genitor no desenvolvimento de cultivares, mesmo que estas não enfrentem períodos de seca em seu cultivo.

Tabela 4.4 – Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (G) avaliada nos genótipos de feijão tolerantes à seca cultivados em ambientes com e sem déficit hídrico.

Genótipos	Com déficit Hídrico ^{1/}			
	AP	NN	VP	SP
IAPAR 81	2,11	0,10	0,49	5,08
BAT 477	16,58	0,76	1,38	5,11
SEA 5	-18,69	-0,86	-1,87	-10,19
Genótipos	Sem déficit hídrico			
	AP	VP	SP	PP
IAPAR 81	0,41	-0,81	-6,37	-1,37
BAT 477	8,66	1,71	11,99	2,42
SEA 5	-9,07	-0,90	5,62	-1,05

^{1/}AP: altura de planta (cm); NN: número de nós; VP: número de vagens por planta; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta⁻¹).

Para as estimativas dos efeitos de CGC dos genótipos de feijão sensíveis à seca (grupo II) submetidos ao déficit hídrico, destacaram-se as cultivares do grupo Mesoamericano IAC Alvorada, IPR Uirapuru e BRS Esteio, com incremento em todas características agromorfológicas (Tabela 4.5). A cultivar BRS Esteio apresentou aumento de 22,01, 4,69 e 6,05 para SP, PP e BT, respectivamente, demonstrando ser um bom genitor em programas de melhoramento que visam o desenvolvimento de cultivares de feijão tolerantes à seca.

Tabela 4.5 – Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}) avaliada nos genótipos sensíveis à seca submetidos ao déficit hídrico.

Genótipos	Características Morfoagronômicas e fisiológicas ^{1/}							
	NN	VP	SV	SP	PP	BT	g_s	A
BRS Estilo	0,74	-0,72	0,00	-3,96	-2,46	-1,85	-0,06	-0,12
IPR Campos Gerais	0,61	-0,92	0,14	-2,72	-2,90	-3,02	-0,05	-0,11
IAC Alvorada	0,58	1,81	0,29	10,26	0,99	3,44	0,02	-0,01
IPR Uirapuru	0,47	0,93	0,39	7,33	1,73	1,42	0,02	-0,04
IPR Inhambu	0,46	-1,46	0,00	-6,64	-3,75	-2,26	-0,04	-0,10
BRS Esteio	0,95	3,16	0,58	22,01	4,69	6,05	0,04	-0,15
IPR Garça	-1,78	-1,92	-0,75	-14,75	-0,99	-2,90	0,03	0,26
DRK 18	-0,66	0,09	0,00	-1,90	1,61	-1,58	0,02	0,13
BRS Radiante	-1,36	-0,95	-0,65	-9,61	1,08	0,70	0,03	0,13

^{1/}NN: número de nós; VP: número de vagens por planta; SV: número de sementes por vagem; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta^{-1}); BT: biomassa total (mg); g_s : condutância estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A: fotossíntese líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Em relação às estimativas dos efeitos de CGC dos genótipos de feijão sensíveis à seca (grupo II) cultivados sem déficit hídrico, as cultivares IAC Alvorada e IPR Uirapuru novamente apresentaram incremento em todas as características agromorfológicas, principalmente em SP e BT. Quanto à PP, o genótipo IPR Uirapuru demonstrou o maior acréscimo (5,75 g), seguido da cultivar BRS Estilo (3,27 g), sendo todas do grupo Mesoamericano (Tabela 4.6).

Shii et al. (1980) demonstraram que no controle genético da incompatibilidade ocorre epistasia recessiva dupla. Os alelos dominantes dos genes *DL1* e *DL2*, quando presentes no genótipo, ocasionam a inviabilidade da planta. Na geração F_1 do cruzamento, dois alelos dominantes estarão presentes nos dois locos, surgindo a incompatibilidade, que é devida ao genótipo $D1d1D2d2$. Os autores mostraram também que a incompatibilidade é influenciada pelo ambiente e pela dosagem alélica. As plantas heterozigotas apresentam crescimento severamente reduzido sob condições de altas temperaturas. Porém, em temperaturas mais baixas, a expressão da incompatibilidade é retardada ou incompleta, o que permitiu a obtenção da F_2 e o estudo da herança desse caráter. A comprovação desse controle genético foi realizada por Arantes et al. (2007).

Outro fato que evidencia a evolução divergente dos feijões Mesoamericanos e Andinos é que, quando a geração F_1 é viável, a população segregante, na maioria das vezes, apresenta performance inferior a ambos os genitores (JOHNSON; GEPTS, 2002; BRUZI et al., 2007; BALDONI et al., 2007). Ao que tudo indica, esses dois *pools* gênicos desenvolveram combinações epistáticas

que lhes proporcionaram maior adaptação, sendo que essas combinações são desfeitas e a performance é inferior quando há cruzamento entre eles.

As estimativas da CGC proporcionam informações sobre a concentração de genes predominantemente aditivos em seus efeitos, sendo de grande utilidade na identificação de genitores a serem empregados nos programas de melhoramento (CRUZ et al. 2004). Desse modo, quanto maior a estimativa da CGC, maior será a frequência de alelos favoráveis e assim, maior será o incremento nas características selecionadas com determinado comportamento (KRAUSE et al., 2012). Elevados valores positivos para as estimativas de CGC indicam que a média dos cruzamentos que envolvem um determinado genitor é superior à média geral de todos os genitores envolvidos.

Tabela 4.6 – Estimativas dos efeitos de capacidade geral de combinação (\hat{g}) avaliada nos genótipos sensíveis à seca cultivados sem déficit hídrico.

Genótipos	Características Morfoagronômicas e fisiológicas ^{1/}								
	AP	NN	SV	SP	PP	BT	Tf	g_s	A
BRS Estilo	-16,53	-0,22	-0,13	-15,25	3,27	-7,72	1,10	0,16	-0,41
IPR Campos Gerais	2,21	0,17	-0,09	-8,62	-0,35	-6,59	1,33	0,09	-0,56
IAC Alvorada	10,99	1,40	0,40	13,45	0,84	7,76	-0,87	-0,08	0,23
IPR Uirapuru	3,15	0,91	0,31	16,73	5,75	3,22	-0,70	-0,01	0,44
IPR Inhambu	-1,22	0,48	0,33	3,93	-1,21	-2,35	1,27	0,19	-0,45
BRS Esteio	-9,27	0,12	0,28	5,92	-12,10	4,22	-0,66	-0,02	0,39
IPR Garça	-18,30	-2,50	-0,78	-9,42	-1,02	-0,85	-0,45	-0,11	0,25
DRK 18	26,42	1,13	-0,09	-6,61	2,45	2,02	-0,36	-0,12	-0,02
BRS Radiante	2,55	-1,49	-0,21	-0,12	6,07	0,30	-0,66	-0,09	0,13

^{1/}AP: altura de planta (cm); NN: número de nós; SV: número de sementes por vagem; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta⁻¹); BT: biomassa total (mg); Tf: temperatura foliar; g_s : condutância estomática (mol m⁻² s⁻¹); A: fotossíntese líquida (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹).

Em relação à capacidade específica de combinação (CEC) das plantas submetidas ao déficit hídrico, os cruzamentos que apresentaram os maiores acréscimos em PP e BT foram 1x2 (IAPAR 81 x IPR Campos gerais), 1x7 (IAPAR 81 x IPR Garça) e 3x9 (SEA 5 x BRS Radiante), sendo que nos cruzamentos 2x1 (BAT 477 x BRS Estilo) e 2x8 (BAT 477 x DRK 18) também houve incremento considerável de PP (Tabela 4.7). Quando avaliados em condições sem déficit hídrico, os principais cruzamentos que apresentaram maior acréscimo de PP foram os que tiveram a cultivar BRS Esteio como um dos genitores: 1x6 (IAPAR 81 x BRS Esteio) e 2x6 (BAT 477 x BRS Esteio (Tabela 4.8).

Altos valores (positivos ou negativos) da CEC indicam que o desempenho de um determinado cruzamento é relativamente melhor ou pior do que o esperado, com base na CGC. As CEC são medidas dos efeitos genéticos não aditivos, estimados como desvios no comportamento em relação ao que seria esperado com base na CGC, interessando ao melhorista combinações híbridas com melhores estimativas de CEC e que envolvam pelo menos um dos genitores que tenha apresentado estimativas favoráveis para o efeito da CGC (CRUZ et al., 2004).

Tabela 4.7 – Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação (CEC) resultantes dos cruzamentos dialélicos entre genótipos de feijão submetidos ao déficit hídrico.

Genitores ^{2/}	Características Morfoagronômicas e Fisiológicas ^{1/}							
	AP	NN	VP	SP	PP	MS	g _s	A
1x1	-0,41	-0,47	3,49	13,10	0,68	7,73	0,06	0,20
1x2	13,42	0,27	7,16	39,06	8,92	10,98	0,06	-0,04
1x3	-9,64	-0,49	-0,19	-1,01	-3,06	-4,46	-0,01	0,12
1x4	5,31	0,63	0,19	6,17	3,59	3,06	-0,01	-0,04
1x5	-4,08	-0,12	5,08	18,14	4,19	1,74	0,04	-0,21
1x6	2,99	0,99	-0,72	-5,53	-9,42	-0,83	-0,04	-0,03
1x7	62,52	2,38	-0,98	-5,95	5,79	6,79	-0,02	-0,39
1x8	-8,13	0,00	-3,45	-22,28	0,77	-5,73	-0,02	-0,25
1x9	32,09	1,14	-5,16	-26,12	-6,54	-10,65	0,03	0,44
2x1	-7,33	1,05	2,20	5,94	4,84	-1,58	0,07	-0,26
2x2	-9,98	2,08	0,15	-1,43	-3,05	2,60	0,05	-0,05
2x3	-29,44	-0,80	0,52	3,14	3,36	0,42	-0,01	-0,38
2x4	-10,15	-1,01	0,73	-1,93	-2,03	-2,60	-0,01	-0,18
2x5	-16,18	-0,53	1,68	12,99	2,13	3,83	0,04	0,28
2x6	-9,67	-0,51	1,82	5,84	-2,12	-2,98	-0,04	-0,24
2x7	42,39	0,05	-3,20	-16,97	-6,70	-0,45	0,03	1,18
2x8	14,06	-0,10	1,32	8,86	6,25	-3,31	-0,02	0,17
2x9	27,67	-0,59	2,42	10,27	1,21	9,30	-0,01	0,56
3x1	5,20	0,58	3,71	22,36	3,18	7,33	0,07	0,05
3x2	1,74	-0,37	1,06	4,29	0,70	-10,75	0,06	0,12
3x3	19,66	2,23	0,68	-1,86	0,70	7,04	-0,01	0,10
3x4	-6,88	1,35	-0,94	-0,18	0,21	1,07	-0,01	-0,14
3x5	-16,90	-0,39	-0,30	-0,96	-2,59	5,24	0,05	-0,03
3x6	-0,39	-0,13	-1,92	-11,48	-0,46	-3,07	-0,03	-0,05
3x7	-23,88	-1,93	-0,71	-7,33	-0,16	-9,09	-0,02	0,28
3x8	-10,69	0,46	4,78	16,07	-3,33	0,59	0,01	0,78
3x9	22,90	1,11	0,21	2,65	7,78	14,02	-0,02	-0,40

^{1/}AP: altura de planta (cm); NN: número de nós; VP: número de vagens por planta; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta⁻¹); BT: biomassa total (mg); g_s: condutância estomática (mol m⁻² s⁻¹); A: fotossíntese líquida (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). ^{2/}Genitores do grupo 1: 1-IAPAR 81, 2- BAT 477 e 3- SEA 5. Genitores do grupo 2: 1- BRS Estilo, 2- IPR Campos Gerais, 3- IAC Alvorada, 4- IPR Uirapuru, 5- IPR Inhambu, 6- BRS Esteio, 7- IPR Garça, 8- DRK 18 e 9- BRS Radiante.

Tabela 4.8 – Estimativas dos efeitos de capacidade específica de combinação (CEC) resultantes dos cruzamentos dialélicos entre genótipos de feijão cultivados sem déficit hídrico.

Genitores ^{2/}	Características Morfoagronômicas e Fisiológicas ^{1/}									
	AP	NN	VP	SV	SP	PP	BT	Tf	g _s	A
1x1	-29,68	-1,51	-3,15	-0,49	-18,97	-4,87	-9,70	-1,86	-0,18	0,77
1x2	-48,78	-0,82	-8,90	-1,05	-46,37	-3,62	-10,42	-1,10	-0,17	0,49
1x3	-15,20	1,38	-2,73	-0,14	-20,17	-4,19	-16,68	0,21	0,08	-0,04
1x4	-15,61	-2,38	-2,10	0,07	-11,69	-1,62	-4,64	0,24	-0,09	-0,84
1x5	-27,49	-0,45	-0,03	-0,20	-5,60	-1,91	0,93	-0,92	-0,17	0,57
1x6	6,56	-0,59	4,65	0,85	34,37	11,50	17,36	1,06	0,02	-0,28
1x7	43,34	2,02	6,96	0,54	34,58	0,71	18,42	0,35	-0,01	-0,48
1x8	22,79	1,03	-0,89	0,17	-5,20	7,02	6,64	0,46	-0,03	-0,09
1x9	98,23	3,27	6,34	-0,16	24,91	3,34	8,78	0,87	-0,05	-0,28
2x1	-23,18	-0,64	-0,51	0,48	0,41	-0,17	0,86	-1,43	-0,13	0,82
2x2	2,83	-0,02	-2,32	0,44	-8,47	0,76	-5,78	-1,07	-0,08	0,82
2x3	-3,96	-1,93	-1,11	0,21	-2,10	4,47	6,67	0,68	-0,05	-0,69
2x4	4,64	-0,01	0,87	0,66	14,94	-2,05	3,92	0,32	-0,04	-0,45
2x5	-13,48	0,67	-2,39	-0,36	-18,01	-2,14	-3,51	-1,55	-0,12	0,82
2x6	18,32	0,53	6,37	1,07	53,75	9,40	27,92	0,44	0,08	-0,02
2x7	-48,51	-3,54	-6,50	-0,77	-37,93	1,55	-18,60	0,16	0,04	-0,14
2x8	-23,13	-0,99	-0,23	-0,71	-16,92	-6,62	-7,89	-0,22	0,09	0,27
2x9	-3,39	0,39	3,07	-0,49	-3,09	-8,69	-7,16	1,00	-0,03	-0,06
3x1	7,30	0,61	-0,32	-0,26	-3,73	-1,50	-5,93	-1,30	-0,21	0,40
3x2	1,97	-0,01	5,45	0,02	26,63	3,58	11,87	-1,74	-0,23	0,13
3x3	1,10	-1,51	2,84	0,31	22,51	-1,96	5,55	0,01	0,09	0,04
3x4	-12,26	1,49	-3,51	-0,70	-28,58	-7,84	-11,37	0,94	0,10	0,31
3x5	8,74	-0,33	2,73	0,91	28,10	6,47	13,20	-1,38	-0,10	0,45
3x6	-17,83	-0,72	-2,01	0,46	-10,52	3,32	1,62	0,69	-0,01	-0,05
3x7	47,15	2,99	4,04	0,38	21,93	-0,22	16,80	-0,30	0,00	-0,08
3x8	-1,65	-0,73	0,64	-0,17	0,63	-5,30	-1,18	-0,26	0,18	0,46
3x9	17,71	1,14	-1,07	-0,93	-13,35	-6,80	-2,95	0,19	0,12	-0,04

^{1/}AP: altura de planta (cm); NN: número de nós; VP: número de vagens por planta; SV: número de sementes por vagem; SP: número de sementes por planta; PP: produção por planta (g planta⁻¹); BT: biomassa total (mg); Tf: temperatura foliar (°C); g_s: condutância estomática (mol m⁻² s⁻¹); A: fotossíntese líquida (μmol CO₂ m⁻² s⁻¹). ^{2/}Genitores do grupo 1: 1-IAPAR 81, 2- BAT 477 e 3- SEA 5. Genitores do grupo 2: 1- BRS Estilo, 2- IPR Campos Gerais, 3- IAC Alvorada, 4- IPR Uirapuru, 5- IPR Inhambu, 6- BRS Esteio, 7- IPR Garça, 8- DRK 18 e 9- BRS Radiante.

4.6 CONCLUSÕES

As hibridações de interesse para o desenvolvimento de cultivares de feijão tolerantes ao déficit hídrico e com bom potencial produtivo são as que tiveram a linhagem BAT 477 como genitor. Além dessa condição, visando uma maior produção nas plantas tolerantes à seca, o resultado da hibridação também deve ter apresentado acréscimo de PP nas estimativas de CEC em plantas submetidas ao déficit hídrico, como BAT 477 x BRS Estilo, BAT 477 x IAC Alvorada e BAT 477 x DRK 18, as quais obtiveram aumento nas características VP, SP, e PP (Tabela 4.8).

5 CONCLUSÕES GERAIS

A cultivar IAC Tybatã não apresentou resultados satisfatórios quanto à tolerância à seca pelas variáveis avaliadas. Em contrapartida, BRS Pontal, inicialmente considerada sensível ao déficit hídrico, demonstrou bons resultados sob estresse.

O genótipo IAPAR 81, em ambiente estressado, destacou-se apenas quanto às adaptações fisiológicas, porém não apresentou características agronômicas satisfatórias. A linhagem BAT 477 foi considerada tolerante à seca devido ao seu bom desempenho agronômico e bioquímico, mesmo sob déficit hídrico.

A linhagem BAT 477 apresentou a melhor CGC para número de sementes por plantas e os cruzamentos com melhores desempenhos sob déficit hídrico foram 2x5 (BAT 477 x IPR Inhambu) e 2x9 (BAT 477 e BRS Radiante).

REFERÊNCIAS

- ABRASEM** – Associação Brasileira de Sementes e Mudas. Disponível em: <<http://www.abrasem.com.br/estatisticas>>. Acesso em: 6 set. 2016.
- AGUIAR, R. et al. Avaliação de linhagens promissoras de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerantes ao déficit hídrico. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 29, n. 1, p. 1-14, 2008.
- AJITHKUMAR, I. P.; PANNEERSELVAM, R. Osmolyte accumulation, photosynthetic pigment and growth of *Setaria itálica* (L.) P. Beauv. under drought stress. **Asian Pacific Journal of Reproduction**, v. 3, p. 220–224, 2013.
- ANDRADE, E. R. et al. Biochemical indicators of drought tolerance in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, SL, v. 210, n. 2, 277-289, 2016.
- ANDROCIOLO, L. G.; TOMAZ, J. P.; MODA-CIRINO, V. Physiological responses of two drought tolerant common bean cultivars. **Annual report of the bean improvement cooperative**, SL, v. 59, p. 35-36, 2016.
- APEL, K.; HIRT, H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress and signal transduction. **Annual Review of Plant Biology**, SL, v. 55, p. 373-399, 2004.
- ASFAW, A.; BLAIR, M. W. Quantitative trait loci for rooting pattern traits of common beans grown under drought stress versus non-stress conditions. **Molecular breeding**, SL, v. 30, p. 681–695, 2012.
- ASHRAF, M.; FOOLAD, M.R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, p. 206-216, 2007.
- AZEVEDO NETO, A.D. de. **Aspectos fisiológicos e bioquímicos do estresse salino em plantas de milho**. 2005. 149 fls. Tese (Doutorado em Bioquímica) - Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2005.
- BALDISSERA, J. N. C. et al. Capacidade combinatória e efeito recíproco em características agrônômicas do feijão. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 33, n. 2, p. 471-480, 2012.

BARBIN, D. **Planejamento e análise estatística de experimentos agrônômicos**. Londrina: Mecenaz, 2013. 214 p.

BARNABAS, B.; JAGER, K.; FEHER, A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. **Plant Cell Environ**, SL, v. 31, p. 11–38, 2008.

BEEBE, S. E. et al. Phenotyping common beans for adaptation to drought. **Frontiers in Physiology**, Lausana, v. 4, p. 1-20, 2013.

BEEBE, S. E. et al. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. **Crop Science**, Madison, v. 48, n. 2, p. 582-592, 2008.

BEEBE, S.E. Phenotyping common beans for adaptation to drought. **Frontiers in Physiology**, SL, v. 4, Article 35, 2013.

BHATTACHARGEE, D. D.; RAMAKRISHNAYYA, G.; RAND, S. C. Physiological basis of drought conditions. **Oryza**, SL, v. 8, n. 2, p. 61-68, 1971.

BLAIR, M. W., et al. Development of a Mesoamerican intra-genepool genetic map for quantitative trait loci detection in a drought tolerant vs. susceptible common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. **Molecular breeding: new strategies in plant improvement**, SL, v. 29, p. 71-88, 2012.

BLAIR, M.W.; CORTÉS, A.J.; THIS, D. Identification of an ERECTA gene and its drought adaptation associations with wild and cultivates common bean. **Plant Science**, SL, v. 242, p. 250-259, 2016.

BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. **Field Crop Research**, SL, v. 112, p.119–123, 2009.

Boyer, J. S. Water deficits and photosynthesis. In: Kozlowski, T.T. (ed.) **Water deficits and plant growth**. New York: Academic Press, v.4, p.154-191, 1978.

BURLE, M. L. et al. Microsatellite diversity and genetic structure among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces in Brazil, a secondary center of diversity. **Theoretical and Applied Genetics**, Heidelberg, v. 121, n. 5, p. 801-813, 2010.

CARABALLO, R. A. **Mejoramiento para resistenciala sequia enel cultivo del arroz. Instituto de Investigacionesdel Arroz (IIArroz).** Sanctispiritu, 2006.

CARVALHO, C. J. R. Respostas de plantas de *Schizolobium amazonicum* [*S. parahyba* var. *amazonicum*] e *Schizolobium parahyba* [*Schizolobium parahybum*] à deficiência hídrica. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 29, n. 6, p. 907-914, 2005.

CARVALHO, J. A. et al. Efeito do déficit hídrico sobre o rendimento do feijão caupi (*Vigna unguiculata* (L.) Walp). **Ciência Agrotécnica**, Lavras, v. 24, n. 3, p. 710-717, 2000.

CHANG, T. T. et al. Strategy and methodology of breeding rice for drought prone areas. In: CHANG, T. T. et al. **Drought resistance in crops with emphasis on rice.** Los Baños: IRRI, 1983, p. 217-244.

CHAVES, M.M.; OLIVEIRA, M.M. Mechanisms underlying plant resilience to water defecits: prospects for water-saving agriculture. **Journal of Experimental Botany**, SL, v. 8, p. 1-20, 2004.

CHOUDHURY, F.K. et al. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, SL, DOI: 10.1111 / tpj.13299, 2016.

CIAT. **Cruzamiento del frijol: guia de estudio.** Cali, CIAT, 1977. 36p.

CIAT. **Etapas de desarrollo de la planta de frijol común.** Eds.: F. Fernàndez; P. Gepts; M. López. Cali, Colombia. CIAT. 1983. 26p.

CIAT INFORME ANUAL. Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), 1988.

Cruz, CD. Genes Software – Extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. **Acta Scientiarum Agronomy** 38: 547-552.

CRUZ, C. D. GENES - A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**, SL, v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.

CRUZ, C. D., REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético.** 2. ed. Viçosa: UFV, 1997. 390 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: UFV, p. 223-375, 2004.

CRUZ, C. D.; VENCOSKY, R. Comparação de alguns métodos de análise dialélica. **Revista Brasileira de Genética**, SL, v. 12, n. 2, p. 425-438, 1989.

DEBOUCK, D. G. Systematics and morphology. In: SCHOONHOVEN, A. V.; VOYSEST, O. (Ed.). **Common beans: research for crop improvement**. Cali: CIAT, 1991. p. 55-118.

DUAN, B. et al. Interactions between drought stress, ABA and genotypes in *Picea asperata*. **Journal Experimental Botany**, v. 58, p. 3025–3036, 2007.

EMAM, Y. et al. Water Stress Effects on Two Common Bean Cultivars with Contrasting Growth Habits. **American-Eurasian J. Agric. & Environ**, SL, v. 9, p. 495-499, 2012.

FAGERIA, N. K.; SANTOS, A. B. dos. Yield physiology of dry bean. **Journal of Plant Nutrition**, SL, v. 31, p. 983-1004, 2008.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: UFV, 1987, 279 p.

FARIAS, J. R. B. **Dinâmica da água no sistema solo-água-atmosfera: déficit hídrico em culturas**, 2005. p. 32-37.

FLEURY, D. et al. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat, **Journal of Experimental Botany**, SL, v. 61, n. 12, 2010.

FLEXAS, J. et al. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. **Annals of Applied Biology**, Wellesbourne, v. 144, p. 273–283, 2004.

FREITAS, F. O. Evidências genético-arqueológicas sobre a origem do feijão comum no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 41, n. 7, p. 1199-1203, 2006.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, SL, v. 22, p. 439-452, 1966.

GERALDI, I. O.; MIRANDA FILHO J. B. Adapted models for the analysis of combining ability of varieties in partial diallel crosses. **Brazilian Journal of Genetics**, v.2, p. 419-430, 1988.

GHASSEMI-GOLEZANI, K.; LOTFI, R.; NOROUZI, M. **Seed quality of soybean**. 2012. In: GILL, S. S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidante machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, SL, v. 48, p. 909-930, 2012.

GILL, S.S.; TUTEJA, N. Reactive oxygen species and antioxidante machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. **Plant Physiology and Biochemistry**, SL, v.48, p. 909-930. 2010.

GONÇALVES, J. G. R. et al. Análise da capacidade combinatória em feijoeiro comum submetido ao déficit hídrico. **Bragantia**, Campinas, v. 74, n. 2, p.149-155, 2015.

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

Guimarães, C. M.; Stone, L. F.; Brunini, O. Adaptação do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) à seca. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.10, p.70-75, 2006.

HAYMAN, B. I. The theory and analysis of diallel crosses. **Genetics**, Bethesda, v. 39, n. 6, p. 789-809, 1954.

Kadioglu, A. et al. Exogenous salicylic acid alleviates effects of long term drought stress and delays leaf rolling by inducing antioxidante system. **Plant Growth Regulation**, v. 64, p. 27–37, 2011.

KAPLAN, L.; LYNCH, T. F.; SMITH C. E. Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris* L.) from an intermonatanepuvian valley. **Science**, Washington, v. 179, p. 66-76, 1973

KRAUSE, W.; RODRIGUES, R.; LEAL, N. R. Capacidade combinatória para características agrônômicas em feijão de vagem. **Revista Ciência Agrônômica**, Universidade Federal do Ceará, v. 43, p. 522-531, 2012.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: RIMA, 2006, 531 p.

LEIDI, E. O. et al. Searching for tolerance to water stress in cotton genotypes: photosynthesis, stomatal conductance and transpiration. **Photosynthetica**, SL, v. 28, p. 383-390, 1993.

LUKOVIC, J.; MAKSIMOVI, I. Histological characteristics of sugar beet leaves potentially linked to drought tolerance. **Industrial Crops and Products**, SL, v. 30, p. 281–286, 2009.

MAGGIOTTO, S. R. **Estimativa da evapotranspiração de referência pelo uso da termometria ao infravermelho**. Piracicaba: Esalq-USP, 1996. 71 p.

MARENCO, R. A.; LOPES, N. F. **Fisiologia vegetal: fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral**. Viçosa: UFV, 2005, 451p.

MATTOS, J. L. S.; GOMIDE, J. A.; HUAMAN, C. A. M. Crescimento de espécies do gênero *Brachiaria*, sob déficit hídrico, em casa de vegetação. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 34, p. 746-754, 2005.

MELCHIOR, H.A. **Engler's syllabus der pflanzen familien**. 12° Edição. Berlin, Gebrüder Bornträger, 1964. 666 p.

MENDES, R. M. S. et al. Relações fonte-dreno em feijão-de-corda submetido à deficiência hídrica. **Ciência Agronômica**, v.38, p.95-103, 2007.

MIKLAS, P. N. et al. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. **Euphytica**, Wageningen, v. 147, n. 1, p. 105-131, 2006.

MITRA, J. Genetics and genetic improvement of drought resistance of crop plants. **Current Science**, SL, v.80, p. 758-763, 2001.

MODA-CIRINO, V. et al. IAPAR 81 - Common bean. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 1, n. 2, p. 203-204, 2001.

MOLINA, J. C. et al. Response of common bean cultivars and lines to water stress. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 1, n. 4, p. 363-372, 2001.

MOLLER, I. M.; JENSEN, P. E.; HANSSON, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. **Annual Review of Plant Biology**, SL, v. 58, p. 459-481, 2007.

MORRISON, D.F. **Multivariate statistical methods**. 5. ed. New York: McGraw-Hill, 1976. 85p.

MUKESHIMANA, G. et al. Quantitative trait loci associated with drought tolerance in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 54, p. 923-938, 2014.

MUÑOZ-PEREA, C.G. et al. Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 9, p. 2111-2120, 2006.

NAMBARA, E.; MARION-POLL, A. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 56, n. 1, p. 165-185, 2005.

NINO, E. et al. Effect of irrigation on the relationships between leaf gas exchange related traits and yield in dwarf dry bean grown under Mediterranean conditions. **Agricultural Water Management**, Amsterdã, v. 116, n. 1, p. 1–7, 2012.

OLIVEIRA, A. D.; FERNANDES, E. J.; RODRIGUES, T. J. D. Condutância estomática como indicador de estresse hídrico em Feijão. **Engenharia Agrícola**, v.25, p.86-95, 2005.

OSAKABE, Y. et al. ABA control of plant macroelement membrane transport systems in response to water deficit and high salinity. **New Phytologist**, v. 202, p.35–49, 2014.

PAIVA, R.; OLIVEIRA, L. M. **Fisiologia e produção vegetal**. Lavras: Editora UFLA, 2006, 104 p.

PARANZINI, J. P. D. **Avaliação da reação de cultivares de feijoeiro ao déficit hídrico**. 2007. 55 fls. Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 2007.

PASSIOURA, J. B. Scaling up: the essence of effective agricultural research. **Funct Plant Biol**, SL, v. 37, p. 585–591, 2010.

PAVANI, L. C.; LOPES, A. S.; GALBEIRO, R. B. Manejo da irrigação na cultura do feijoeiro em sistemas plantio direto e convencional. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, SL, v. 28, n. 1, p. 12-21, 2008.

PASSIOURA, J.B. Soil conditions and plant growth. **Plant Cell Environment**, SL, v. 25, p. 311-318, 2002.

PEREIRA, J. W. L. et al. Mudanças bioquímicas em genótipos de amendoim submetidos a déficit hídrico moderado. **Revista Ciência Agronômica**, Universidade Federal do Ceará, v. 43, n. 4, p. 766-773, 2012.

PERILLA, H. E. R. **Controle genético da tolerância ao déficit hídrico em feijoeiro**. 2009. 43 fls. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 2009.

PETRY, N. et al. Review: The Potential of the Common Bean (*Phaseolus vulgaris*) as a Vehicle for Iron Biofortification. **Nutrients**, SL, v. 7, p. 1144-1173, 2015.

PIMENTEL, C. **A relação da planta com a água**. Seropédica-RJ: Edur, 2004. 191 p.

PIÑOL, M. T.; PALAZÓN, J. Metabolismo secundário. **Fisiologia y bioquímica vegetal**, SL, p. 273-283, 1996.

POLANIA, J. A. et al. Effective use of water and increased dry matter partitioned to grain contribute to yield of common bean improved for drought resistance. **Frontiers in Plant Science**, SL, v.7, 2016.

PORCH, T. G. et al. Evaluation of common bean for drought tolerance in Juana Diaz, Puerto Rico. **Journal of Agronomy & Crop Science**, SL, v. 195, p. 328-334, 2009.

PORTES, T.A. Ecofisiologia. In: ARAÚJO, R. S. et al. **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba-SP: Potafos, 1996. p. 101-137.

Produção Agropecuária 2017 – Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB). Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 7 fev. 2017.

PUERTA ROMERO, J. **Variedades de judías cultivadas en España**. 1961. 798 fls. (Monografías, 11) - Ministerio de Agricultura, Madrid. 1961.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; ZIMMERMANN, M. J. O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: UFG, 1993. 271 p.

RAMIREZ-VALLEJO, P.; KELLY, J. D. Traits related to drought resistance in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 99, n. 2, p. 127-136, 1998.

RAO, D. E.; CHAITANYA, K. V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants. **Biologia Plantarum**, SL, v. 60, p. 201-218, 2016.

RAUF, S. et al. Breeding strategies to enhance drought tolerance in crops. In: AL-KHAYRI, J. M.; JAIN, S. M.; Johnson, D. V. **Advances in plant breeding strategies: Agronomic, abiotic and biotic stress traits**. Springer-EUA, 2016. p. 397-445.

REDDY, A. T. et al. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. **Journal of Plant Physiology**, v. 161, p. 1189-1202, 2004.

REZENE, Y.; GEBEYEHU, S.; ZELLEKE, H. Morpho-physiological response to post-flowering drought stress in small red seeded common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. **Journal of Plant Studies**, SL, v. 2, p. 41-53, 2013.

ROCHA, F. et al. Análise dialéctica como ferramenta na seleção de genitores em feijão. **Revista Ciência Agronômica**, Universidade Federal do Ceará, v. 45, n. 1, p. 74-81, 2014.

RODRIGUES, R.; LEAL, N. R.; PEREIRA, M. G. Análise dialéctica de seis características agronômicas em *Phaseolus vulgaris* L. **Bragantia**, SL, v. 57, n. 2, p. 241-250, 1998.

ROSALES, M. A. et al. Physiological analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars uncovers characteristics related to terminal drought resistance. **Plant Physiology and Biochemistry**, SL, v. 56, p. 24-34, 2012.

ROSALES-SERNA, R. et al. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. **Field Crops Research**, SL, v. 85, p. 203-211, 2004.

SANTOS, R. F.; CARLESSO, R. Déficit hídrico e os processos morfológicos e fisiológicos das plantas. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 2, n. 3, p. 287-294, 1998.

SERRAJ, R.; SINCLAIR, T. R. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? **Plant Cell and Environment**, SL, v. 25, p. 333-341, 2002.

SIBIYA, J. et al. Combining ability analysis for Phaeosphaeria leaf spot resistance and grain yield in tropical advanced maize inbred lines. **Field Crops Research**, SL, v. 120, n. 1, p. 86-93, 2011.

SILVA, M. P. et al. Análise dialélica da capacidade combinatória em feijão-vagem. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 2, p. 277-280, 2004.

SILVEIRA, P. M. et al. Avaliação de cultivares de feijão para resistência à seca, baseada em dias de estresse de água no solo. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 16, n. 5, p. 693-699, 1981.

SINCLAIR, T. R. Challenges in breeding for yield increase for drought. **Trends Plant Sci**, SL, v. 16, p. 289-293, 2011.

SINGH, M.; et al. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plantas: a review. **Reviews in Environmental Science and Bio/Technology**, SL, v. 14, p. 407-426, 2015.

SINGH, S. P. Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. **Crop Science**, Madison-Reino Unido, v. 41, p. 1659-1675, 2001.

SINGH, S. P. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. **Crop Science**, Madison, v. 35, p. 118-124, 1995.

SINGH, S. P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*). **Economic Botany**, New York, v. 45, p. 379-396, 1991.

SOMMANO, S. Physiological and Biochemical Changes During Heat Stress Induced Browning of Detached *Backhousia myrtifolia* (Cinnamon Myrtle) Tissues. **Tropical Plant Biology**, SL, n. 8, 2015.

SPONCHIADO, B. N. et al. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought to tolerance in environments with contrasting soil types. **Experimental Agriculture**, SL, v. 25, p. 249–257, 1989.

SPRAGUE, G. F.; TATUM, L. A., General vs. specific combining ability in single crosses of corn. **American Society of Agronomy**, SL, v. 34, p. 923-392, 1942.

SZILAGYI, L. Influence of drought on seed yield components in common bean. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, SL, p. 320-330, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

TANAKA, Y. et al. Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 138, n. 4, p. 2337-2343, 2005.

TERÁN, H.; SINGH, S.P. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. **Crop Science**, Madison-Reino Unido, v. 42, p. 64-70, 2002.

TISDALE, S.L. et al. **Soil fertility and fertilizers**. 4. ed. New York: Macmillan, 1985. 754 p.

TURNER, N. C. Adaptation to water deficits: A changing perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, SL, v. 13, p. 175-190, 1986.

VARDHARAJULA, S. et al. Drought-tolerant plant growth promoting *Bacillus* spp.: effect on growth, osmolytes, and antioxidant status of maize under drought stress. **Journal Plant Interactions**, v. 1, p. 1–14, 2011.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 486 p.

VERSLUES, P. E. et al. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. **The Plant Journal**, SL, v. 45, p. 523–539, 2006.

VIERIA, E. L. Produtividade Vegetal: Principais Fatores. **Tópicos em Ciências Agrárias**, SL, v.1, p. 79-89. 2009.

VILHORDO, B. W. et al. Hábito de crescimento em feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Agronomia Sulriograndense**, Porto Alegre, v. 16, n. 1, p. 79-98, 1980.

VILHORDO, B. W.; MÜLLER, L. **Correlação entre caracterização botânica e classificação comercial em cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 8. ed. Porto Alegre: IPAGRO, 1981, 62 p.

WAHID, A. et al. Heat tolerance in plants: an overview. **Environ Exp Bot**, SL, v. 61, p. 199–223, 2007.

WHITE, J. W. et al. Relations of carbono isotope discriminations and other physiological traits to yield in common bean (*Phaseolus vulgaris*) under rainfed conditions. **The Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 122, n. 2, p. 275-284, 1994.

WHITE, J. W.; SINGH, S.P. Sources and inheritance of earliness in tropically adapted indeterminate common bean. **Euphytica**, SL, v. 55, p. 15-97, 1991.

YADAV, G. et al. Light intensity alters the extent of arsenic toxicity in *Helianthus annuus* L. seedlings. **Biological Trace Element Research**, v. 158, p.410–421, 2014.

YAN K. et al. Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O₃. **Environmental and Experimental Botany**, SL, v. 69, p. 198–204, 2010.