

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS
CURSO DE DOUTORADO**

**ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM
DIFERENTES FASES DE SELEÇÃO E DE DEPRESSÃO
ENDOGÂMICA EM CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS
E DE RESISTÊNCIA A DOENÇAS EM MANDIOCA**

JUAN PAULO XAVIER DE FREITAS

**CRUZ DAS ALMAS / BAHIA
2016**

**ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM
DIFERENTES FASES DE SELEÇÃO E DE DEPRESSÃO
ENDOGÂMICA EM CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS
E DE RESISTÊNCIA A DOENÇAS EM MANDIOCA**

Juan Paulo Xavier de Freitas

Engenheiro Agrônomo

Universidade Federal dos Vales Jequitinhonha e Mucuri Minas Gerais,
2007

Tese apresentada ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências Agrárias (Área de Concentração: Fitotecnia).

Orientador: Prof. Dr. Eder Jorge de Oliveira

**CRUZ DAS ALMAS / BAHIA
2016**

FICHA CATALOGRÁFICA

Freitas, Juan Paulo Xavier de

Estimativas de parâmetros genéticos em diferentes fases de seleção e de depressão endogâmica em características agronômicas e de resistência a doenças em mandioca / Juan Paulo Xavier de Freitas. – Cruz das Almas, BA, 2017.

113 f. il.; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. Eder Jorge de Oliveira.

Tese (Doutorado em Ciências Agrárias)- Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 2017.

1. Mandioca. 2. Melhoramento vegetal. I. Oliveira, Eder Jorge de Oliveira. II. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia III. Título.

CDD: 633.682

Ficha catalográfica elaborada por Lucidalva R. G. Pinheiro- Bibliotecária CRB51161 – Embrapa Mandioca e Fruticultura

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS
CURSO DE DOUTORADO**

**ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM DIFERENTES
FASES DE SELEÇÃO E DE DEPRESSÃO ENDOGÂMICA EM
CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS E DE RESISTENCIA A
DOENÇAS EM MANDIOCA**

**COMISSÃO EXAMINADORA DA DEFESA DE TESE DE
Juan Paulo Xavier de Freitas**

Realizada em 29 de novembro de 2016

Prof. Dr. Eder Jorge de Oliveira
Embrapa Mandioca e Fruticultura
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia / UFRB
Examinador Interno (Orientador)

Prof. Dr. Vanderlei da Silva Santos
Embrapa Mandioca e Fruticultura
Examinador Externo

Profa. Dra. Edna Lobo Machado
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia / UFRB
Examinador Externo

Dra. Eva Maria Rodrigues Costa
Examinador Externo

Dr. Rafael Parreira Diniz
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia / UFRB
Examinador Externo

DEDICATÓRIA

Aos meus pais Paulo Cesar de Freitas e Maria Beralda Xavier
À minha irmã Janine Liz Xavier de Freitas
O incentivo de vocês foi fundamental
para a realização desta etapa da
minha vida.

DEDICO.

A minha noiva Amanda Cristina Diniz Alves.
Por seu amor, compreensão e companheirismo!!!

OFEREÇO.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, por ter me dado força e coragem para vencer todos os obstáculos e superar todas as dificuldades.

A meu pai Paulo Cesar de Freitas e minha mãe Maria Beralda Xavier que me deram a sabedoria para usufruir da melhor forma o conhecimento adquirido nas etapas da vida. Palavras de incentivo, amor, carinho, atenção sempre estiveram presentes e me deram suporte para chegar ao ponto almejado. Agradecimento é muito pouco por tudo que fizeram e fazem por mim!

Ao meu orientador Eder Jorge de Oliveira... admiração ao profissional responsável, pessoa humilde de extrema competência e caráter. Muito obrigado por todos os ensinamentos transmitidos... pela amizade... paciência... incentivo e atenção.... Obrigado por tudo!!!

Aos Amigos Gilmara Fachardo, Marcela Tonini, Seiji Hizumi e Rafael Diniz que me deram o prazer da companhia nesta caminhada e ajuda nas diversas tarefas... obrigado por tudo!!!

Ao Pessoal da equipe de mandioca da Embrapa Mandioca e Fruticultura: Jorge Nonato, Zara, Cinara, Paulo Laércio, Bodinho, Tonhão, Dai, Jorge da Silva, José Mario, José Luís, Dan, Ricardo, Edielson, Mestre, Branco e Reinaldo pelo apoio e inúmeras ajudas... agradeço pela turma extrovertida, responsável e capacitada.... Agradeço pela amizade formada!!!

À Embrapa Mandioca e Fruticultura, por toda a estrutura física para o desenvolvimento das atividades do projeto proposto...

À Universidade Federal do Recôncavo da Bahia - UFRB, por todo o programa proposto, pelos profissionais que atuam...

À CAPES pelo auxílio financeiro.

A todos que tive oportunidade de conviver durante o doutorado e que de alguma forma contribuíram para a elaboração desta tese.

Meu muito obrigado!

SUMÁRIO

	Página
RESUMO	
ABSTRACT	
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERENCIAL TEÓRICO	4
ARTIGO 1	
DEPRESSÃO ENDOGÂMICA E SELEÇÃO DE TRANSGRESSIVOS EM MANDIOCA PARA CARACTERES PRODUTIVOS.....	27
ARTIGO 2	
DEPRESSÃO POR ENDOGAMIA EM DOENÇAS FOLIARES EM MANDIOCA.....	50
ARTIGO 3	
PARÂMETROS GENÉTICOS E GANHOS DE SELEÇÃO EM ENSAIOS INICIAIS DE AVALIAÇÃO CLONAL: IMPLICAÇÕES PARA O MELHORAMENTO DA MANDIOCA.....	78
CONSIDERAÇÕES FINAIS	112

ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS GENÉTICOS EM DIFERENTES FASES DE SELEÇÃO E DE DEPRESSÃO ENDOGÂMICA EM CARACTERÍSTICAS AGRONÔMICAS E DE RESISTÊNCIA A DOENÇAS EM MANDIOCA

Autor: Juan Paulo Xavier de Freitas
Orientador: Dr. Eder Jorge de Oliveira

RESUMO: Este trabalho teve como objetivos: 1) avaliar os efeitos da depressão por endogamia em mandioca, bem como selecionar indivíduos transgressivos para caracteres produtivos e resistência a doenças foliares; 2) estimar parâmetros genéticos nas fases iniciais do melhoramento da mandioca (ensaio clonal - CET e preliminar de produção - PYT) em famílias de irmãos completos (F_1) e autofecundadas (S_1), além de estimar os ganhos genéticos. No primeiro objetivo, cinco variedades de mandioca (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca e BRS Mulatinha) foram autofecundadas e as famílias S_0 e S_1 foram avaliadas quanto a caracteres produtivos e doenças foliares em condições de campo. O delineamento utilizado foi de blocos aumentados contendo seis repetições dos parentais. Para o segundo objetivo, foram avaliadas 23 famílias F_1 (230 clones) e seis famílias S_1 (167 clones), em delineamento de blocos aumentados na fase CET e blocos completos casualizados na fase PYT. Foram avaliadas a produtividade de raízes, o teor de matéria seca e a produtividade de amido. Os parâmetros e valores genéticos foram preditos por meio da abordagem REML/BLUP. Foi observado que é possível selecionar indivíduos transgressivos em mandioca com desempenho superior para caracteres produtivos e resistência a doenças, de modo que a obtenção de linhagens para o uso per se ou como parentais para geração de híbridos é viável. Foi observado que no CET a maior parte da variância foi devido aos efeitos ambientais (σ_e^2). No PYT, especificamente na S_1 , a variância entre famílias (σ_{Fam}^2) foi mais importante que a σ_e^2 e variância entre indivíduos dentro de famílias ($\sigma_{Clone/Fam}^2$). Os ganhos preditos com o uso de índice de seleção foram maiores no PYT em comparação com o CET e nas famílias F_1 em comparação com a S_1 . Foi observada a necessidade de um maior número de clones por família nas fases iniciais do programa de melhoramento de mandioca, bem como uso de índice de seleção com intensidade moderada, sobretudo na fase CET. Entretanto, novas pesquisas são necessárias visando o desenvolvimento de estratégias de seleção nas fases iniciais do melhoramento genético da mandioca, nas quais a análise de famílias e aumento de clones dentro de famílias pode melhorar a compreensão dos efeitos da ação aditiva e não aditiva sobre características agrônômicas, associando o efeito ambiental nas fases iniciais do melhoramento.

Palavras-Chave: *Manihot esculenta* Crantz, melhoramento, seleção, endogamia, REML/BLUP.

ESTIMATES OF GENETIC PARAMETERS IN DIFFERENT SELECTION STEPS AND INBREEDING DEPRESSION FOR AGRONOMIC TRAITS AND RESISTANCE TO DISEASE IN CASSAVA

Author: Juan Paulo Xavier de Freitas

Advisor: Dr. Eder Jorge de Oliveira

This study aimed to: 1) evaluate the effects of inbreeding depression in cassava, as well as select transgressive individuals for productive traits and resistance to foliar diseases; 2) to estimate genetic parameters in the early stages of cassava breeding (clonal evaluation trial - CET and preliminary yield trial- PYT) in full-sib families (F_1) and selfed (S_1), and to estimate the genetic gains. To the first goal five varieties of cassava (Casçada, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca and BRS Mulatinha) were selfed and the S_0 and S_1 families were evaluated for productive traits and foliar diseases under field conditions. The augmented blocks design with six repetitions of the progenitors was used. In the second objective, it was assessed 23 F_1 families (230 clones) and six S_1 families (167 clones) in augmented block design in CET and randomized complete block design in PYT for dry matter content in the roots, root yield and starch yield. The parameters and breeding values were estimated by REML/BLUP. It was observed that it is possible to select transgressive individuals in cassava with superior performance for productive traits and resistance to diseases, so that the obtainment of inbreed lines for the use per se or as parental for the generation of hybrids is feasible. It was observed that in the CET most of the variance was due to environmental effects (σ_e^2). In the PYT, specifically in S_1 the variance between families (σ_{Fam}^2) was greater than (σ_e^2) and ($\sigma_{Clone/Fam}^2$). Predicted gains with the use of selection index were higher in PYT compared to CET and in F_1 families compared to S_1 . Therefore, it was noted that in the early stages of the cassava breeding programs, a greater number of clones per family is required, as well as the use of a selection index with moderate intensity, especially in the CET. New researches are needed to develop selection strategies in the early stages of cassava breeding programs, in which the analysis of families and the increase of clones within families might improve the understanding of the additive and non-additive effects of agronomic traits, associating the environmental effect in the early stages of the breeding programs.

Keywords: *Manihot esculenta* Crantz, breeding, selection, inbreeding, REML/BLUP.

INTRODUÇÃO GERAL

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz.) é uma cultura de suma importância por ser o quarto alimento básico mais importante depois do trigo, arroz e milho, sendo componente fundamental na dieta de milhões de pessoas (Nassar e Ortiz, 2007). O Brasil cultiva cerca de 1,5 milhão de hectares de mandioca, cuja receita anual é de aproximadamente R\$ 8,2 bilhões (IBGE, 2015). Mundialmente foram produzidas mais de 263 milhões de toneladas de mandioca, distribuídos em cerca de 80 países produtores (FAO, 2013). A Oceania é o continente de maior produção, com 20,84 milhões de ha, seguido da África com 17,26 milhões de ha e Ásia com 4,18 milhões de ha. O continente Asiático possui o maior rendimento, com 21,11 t.ha⁻¹, seguido das Américas com 12,34 t.ha⁻¹, Oceania com 12,34 t.ha⁻¹ e África com 8,36 t.ha⁻¹. Dentre os países produtores, a Nigéria é o maior produtor mundial (47,4 milhões de toneladas em 2013), seguido da Tailândia (30,2 milhões de toneladas), Indonésia (23,9 milhões de toneladas), Brasil (21,5 milhões de toneladas) e República Democrática do Congo (8,05 milhões de toneladas) (FAO, 2013). Dentre as principais regiões produtoras no Brasil, destacam-se o Norte e Nordeste, com produção de 8,04 e 5,67 milhão de t, com produtividade de 15,41 t.ha⁻¹ e 9,71 t.ha⁻¹, respectivamente (IBGE, 2013). Os maiores estados produtores de mandioca são o Pará, Paraná e Bahia com a produção de 4,9, 3,96, e 2,13 milhão de toneladas e produtividade de 14,27, 25,19 e 11 t.ha⁻¹, respectivamente. Portanto, a mandioca é uma espécie de fundamental importância para o país, pois é uma das culturas mais relevantes para a agricultura de subsistência, segurança alimentar, e cuja história recente demonstra uma crescente demanda para o desenvolvimento agrícola como matéria-prima para múltiplos usos industriais, incluindo a produção de amido e produtos derivados de amido, como álcool e xaropes de glicose-frutose (Kunkeaw et al., 2011).

Em função da grande importância social e econômica, é preciso garantir a sustentabilidade e a competitividade da cultura da mandioca nas mais diversas regiões produtoras do Brasil. Dentre os diversos fatores que contribuem para a obtenção de ganhos inexpressivos de produtividades, pode-se destacar o baixo uso de insumos agrícolas, as intempéries ambientais, sobretudo em zonas marginais de cultivo, e os pequenos ganhos no potencial produtivo das novas variedades (Freitas et al., 2016). Neste último caso, isto se deve em parte às limitadas

estratégias de seleção utilizadas até o momento, pois tipicamente a maioria dos programas de melhoramento promovem cruzamentos entre parentais contrastantes, onde os indivíduos da geração F_1 são altamente heterozigóticos. Uma vez identificado um genótipo superior este é multiplicado vegetativamente para testes de validação em condições de campo (Oliveira et al., 2012). A obtenção de linhagens de mandioca, como estratégia de melhoramento para características recessivas, ou com vistas à exploração dos efeitos aditivos e redução da carga genética dos genótipos tem sido utilizada de forma bastante limitada.

Para garantir aumentos mais significativos na produtividade da mandioca e a competitividade da cultura, é preciso adotar novas abordagens para o desenvolvimento de variedades, bem como dar maior ênfase na busca de valor agregado ao amido de mandioca, para atender às oportunidades abertas pela globalização das economias em muitos países tropicais (Ceballos et al., 2004, 2006). Portanto, os programas de melhoramento devem adotar novas estratégias que permitam a obtenção de ganhos mais expressivos no menor espaço de tempo possível.

Após a obtenção das populações segregantes, sejam elas de irmãos completos, meios irmãos ou parcialmente endogâmicas, a seleção de clones superiores de mandioca é realizada em diferentes fases de avaliação clonal, nas quais, por meio da seleção recorrente fenotípica, os melhores clones são selecionados e avançados para fases subsequentes de avaliação (Ceballos et al., 2004). Nesse processo, o conhecimento dos parâmetros genéticos como a variância entre e dentro de famílias, a variância ambiental, a magnitude do coeficiente de herdabilidade, entre outros, é imprescindível para que o melhorista possa delinear estratégias visando a maximização do ganho com a seleção em cada fase de avaliação. A obtenção de estimativas dos parâmetros genéticos de diferentes populações é reportada em alguns trabalhos (Ceballos et al., 2016; Oliveira et al., 2014), entretanto, não tem sido dada ênfase nas mudanças nas estimativas desses parâmetros devido à seleção. É notório ressaltar, que a condução de populações segregantes oriundas de hibridações intraespecíficas e de autofecundações é realizada de forma análoga nos programas de melhoramento de mandioca, nos quais as diferenças na estrutura populacional não são levadas em consideração (Ceballos et al., 2015). Isso pode levar a diferenças na estimativa dos parâmetros genéticos, sendo, portanto, evidente que maiores estudos são

necessários para elucidar se as estratégias de seleção que possam ser empregadas independentemente do tipo da população.

A utilização de populações parcialmente endogâmicas de mandioca tem sido pouco explorada nos programas de melhoramento genético, sobretudo no germoplasma oriundo da América Latina (Freitas et al., 2016). Todavia, por meio delas pode-se descobrir alelos recessivos de interesse (Aiemnaka et al. 2012), reduzir a variação genética dentro de famílias de modo a melhorar a predição e o emprego do valor reprodutivo dos indivíduos na escolha de genitores (Ceballos et al., 2016a), além de identificar e selecionar indivíduos transgressivos para caracteres agrônômicos de interesse (Freitas et al., 2016; Kawuki et al., 2011).

Os resultados reportados por Freitas et al. (2016) e Kawuki et al. (2011) sugerem que a depressão por endogamia em mandioca varia conforme a proporção de heterozigosidade do genitor autofecundado e do caráter avaliado, e que é possível obter progênies transgressivas em mandioca por meio de endogamia.

A depressão por endogamia exerce influência na média dos caracteres agrônômicos, mas pouco se sabe sobre a influência dela na resistência à doenças. Para viroses, foi observado que a depressão por endogamia não influencia na resistência ao listrado castanho (*Cassava brown streak disease*) em mandioca (Kaweesi et al., 2016). Resultados contraditórios foram obtidos em estramônio (*Datura stramonium*), pelos quais foi reportado efeito da depressão por endogamia de 16% para a resistência ao *Tobacco etch virus* (Bello-Bedoy e Núñez-Farfán, 2011). Estudos sobre o efeito da depressão por endogamia sobre a resistência a doenças foliares de mandioca como a mancha branca (*Passalora manihotis*), mancha parda (*Passalora henningsii*) e queima das folhas (*Passarola vicosae*) são escassos. Desse modo, como a utilização de populações parcialmente endogâmicas de mandioca tem sido explorada para obtenção de indivíduos superiores, o entendimento sobre a relação da depressão por endogamia e a resistência a doenças foliares será útil para auxiliar melhoristas em tomadas de decisão sobre quais populações poderão ser utilizadas nos programas de melhoramento.

REFERENCIAL TEÓRICO

Aspectos gerais da cultura da mandioca

A mandioca, também conhecida como aipim ou macaxeira, é nativa da América tropical, com provável centro de origem na região sul da bacia amazônica do Brasil (Olsen e Schaal, 2001). É uma das mais importantes fontes de energia alimentar em muitos países tropicais e subtropicais. Estima-se que cerca de 200 milhões de pessoas obtêm mais de 500 cal.dia⁻¹ a partir da mandioca (Cock, 1985; Kawano et al., 1998). A cultura produz razoavelmente bem em condições marginais de clima e solo, e é frequentemente identificada como uma reserva de alimento, devido à sua tolerância à seca e solos inférteis e sua capacidade para se recuperar de doenças e ataques de pragas (Ceballos et al., 2006). Além do seu importante papel na agricultura de subsistência e segurança alimentar, recentemente a mandioca vem adquirindo um papel importante no desenvolvimento agroindustrial, como matéria-prima para diversas aplicações industriais.

A mandioca é uma das poucas culturas em que se aproveita toda a planta. A parte aérea (folhas e hastes) é utilizada na alimentação humana e animal. Na alimentação animal, as folhas e hastes são utilizadas como feno, silagem ou até mesmo frescas. As folhas após desidratadas são utilizadas na alimentação humana, na forma de farinha (principalmente na região nordeste do Brasil). As hastes são utilizadas como manivas sementes em novos plantios (Cardoso e Gameiro, 2006). Entretanto, o principal produto da mandioca é a raiz, que acumula amido, e por isso tem sido utilizada na alimentação humana e como fonte de matéria prima para diferentes produtos industriais tais como etanol, embalagens, mineração, têxtil, farmacêutica e alimentos embutidos (Ceballos, 2002; Tonukari, 2004).

Aspectos relacionados à produtividade de raízes de mandioca

O uso industrial da mandioca requer alto teor de matéria seca nas raízes como principal característica, enquanto que para consumo humano, deve-se dar mais atenção à qualidade de cozimento e/ou características de amido (Oliveira et al., 2014). Apesar de sua importância econômica e social, a produtividade média

da mandioca no Brasil é de 13,61 t ha⁻¹ (FAO, 2014), ainda muito abaixo do potencial de produção da cultura em condições experimentais (79,03 t ha⁻¹, segundo Oliveira et al., 2012). Diversos fatores podem explicar esta baixa produtividade, a exemplo do uso de terras marginais de baixa fertilidade natural, baixo uso de insumos agrícolas, uso de material propagativo com baixa qualidade fisiológica e sanitária, ataque de pragas e doenças, uso de variedades com baixo potencial produtivo ou inapto para cultivo em certas condições edafoclimáticas (Freitas et al., 2016).

Diferentemente do que é observado em culturas como o milho, soja, trigo, entre outras, o processo de melhoramento para a mandioca é relativamente recente, de modo que o progresso genético alcançado foi expressivo nas primeiras décadas de melhoramento, entretanto, nos dias atuais é baixo (Ceballos et al., 2016a). Os programas de melhoramento genético da mandioca iniciaram suas atividades na década de 70; nesta época o melhoramento genético da cultura da mandioca iniciava-se com avaliação de variedades “landraces” (nativas), coleta e intercâmbio de germoplasma regional e recombinação e seleção de clones para ampliar a base genética (Fukuda e Iglesias, 2006). O avanço na produtividade da cultura da mandioca veio depois da década de 90, com o lançamento de variedades melhoradas, período que foi observado um aumento significativo na produção de raiz e teor de matéria seca (Kawano et al., 1998; Kawano, 2003). No Brasil, um exemplo foi o lançamento da variedade BRS Formosa lançada pela Embrapa Mandioca e Fruticultura em 2003, esta variedade mudou o cenário da região do Centro Sul da Bahia por ser resistente à bacteriose, tolerante à seca e produzir farinha de qualidade, onde até hoje é plantada em vários locais. Para o cenário internacional, pode-se citar o exemplo da variedade KU50, lançada na Tailândia em 1992, que ainda é cultivada em mais de um milhão de hectares por ano em vários países no sudeste da Ásia (Ceballos et al., 2016a). Estes exemplos demonstram o potencial de impacto das variedades melhoradas de mandioca na produtividade de raízes.

Problemas e limitações no melhoramento da mandioca

De acordo com Ceballos et al. (2004), os objetivos do melhoramento da mandioca dependem do destino final do produto. Porém, independentemente disso,

a produtividade tem um papel importante no uso industrial da mandioca (seja para amido, farinha ou para alimentação animal), enquanto que a estabilidade de produção é fundamental nas diversas regiões onde a mandioca é a principal cultura de subsistência. De modo geral, a estabilidade da produção está associada à resistência ou tolerância aos principais estresses bióticos e abióticos. Por outro lado, o uso industrial da mandioca requer alto teor de matéria seca na raiz como principal característica, enquanto que para consumo humano, deve-se dar mais atenção para qualidade de cozimento ou características de amido, em detrimento da produtividade (Ceballos et al., 2004).

Todas estas características podem ser trabalhadas dentro dos programas de melhoramento. Porém, de acordo com Ceballos et al. (2004), existem diversas limitações no melhoramento da mandioca, que se referem a: 1) longa duração dos ciclos produtivos (Precoce - de 10 a 12 meses, semiprecoces - de 14 a 16 meses, tardias – de 18 a 20 meses); 2) alta carga genética presente nas variedades utilizadas em cruzamentos, 3) não existem populações de mandioca claramente definidas, fazendo com que as frequências alélicas não sejam eficientemente modificadas; 4) natureza altamente heterozigótica da cultura, que faz com que os efeitos de dominância contribuam em grande parte para o desempenho dos genótipos em avaliação; 5) grande esforço para a produção de sementes nos cruzamentos dirigidos; 6) transferência de características desejáveis entre variedades é uma tarefa difícil, mesmo utilizando retrocruzamento, pois a alta heterozigosidade dos genótipos, dificulta a recuperação do background da variedade recorrente; 7) falta de endogamia limita a identificação de características recessivas úteis, que poderiam ter enormes efeitos benéficos sobre a cultura. Outras limitações são destacadas, como a alta variação genética dentro de famílias que dificulta a estimação e o emprego dos valores reprodutivos na escolha de genitores potenciais para formação de populações segregantes com maior potencial para originar progênes superiores (Ceballos et al., 2016a); falta de correlação do desempenho das progênes no ensaio de avaliação clonal e o ensaio preliminar de produção para os caracteres agrônômicos de interesse e ainda à correlação negativa entre produtividade de raízes e teor de matéria seca (Ceballos et al., 2016a).

Segundo Ceballos et al. (2016a), no período de 1995 a 2015, os ganhos na produtividade da cultura da mandioca foram baixos na Tailândia, Brasil e Colômbia,

com estimativa de 50% do ganho estimado no período de 1975 a 1995. Os autores não discutem de forma clara as razões da baixa magnitude do ganho nas últimas duas décadas, porém as variedades de mandioca utilizadas na década de 1970 não apresentavam nenhum grau de melhoramento, tendo portanto, baixa produtividade média para as principais características agrônômicas de interesse atual. Desse modo, os primeiros ciclos seletivos tendem a exibir maior ganho percentual em relação aos ciclos seguintes. Além disso, os métodos de melhoramento genético da mandioca possuem alguns entraves, devidos à elevada heterozigosidade da espécie, a dificuldade de obtenção de linhagens homozigóticas e, a falta de sincronismo de florescimento entre as variedades, o que dificulta a hibridação de variedades superiores, a baixa taxa de multiplicação, de modo que os primeiros ciclos de seleção são realizados sem repetições, com isso, ganhos reduzidos são obtidos para os principais caracteres de interesse da mandioca.

Mesmo diante de um cenário com pequenos ganhos genéticos impostos por estas limitações, observa-se que as pesquisas têm abordado diferentes ferramentas, desde a utilização de análises genético-estatísticas mais robustas até a incorporação de análises moleculares aos conjuntos de dados dos programas de melhoramento. Com isso, espera-se que esses entraves possam ser reduzidos gradativamente. Esse é o caso para o teor de betacaroteno na raiz, no qual foi visto que o uso do NIR (Near-infrared spectroscopy) foi importante para estimar o teor em progênies avaliadas na fase de *seedlings* e na fase de avaliação clonal, de modo que, uma correlação positiva e de média magnitude foi estimada (Belalcazar et al., 2016). Isso representa um avanço no processo de seleção, pois, é comum nos programas de melhoramento genético de mandioca que na fase de *seedlings* nenhum critério de seleção seja aplicado para selecionar indivíduos em populações segregantes (Ceballos et al., 2016; Freitas et al., 2016). Espera-se que o desenvolvimento e aplicação de novas tecnologias possa também melhorar a eficiência e o ganho com a seleção para a produtividade de raízes e outros caracteres de importância, nas fases iniciais de avaliação clonal.

Endogamia na cultura da mandioca

A mandioca é considerada uma espécie alógama, monóica com flores masculinas e femininas dispostas na mesma inflorescência, apresentando protoginia, ou seja, as flores femininas abrem uma semana antes das flores masculinas (Fukuda, 1980). Porém, durante o florescimento pode haver abertura simultânea das flores masculinas e femininas em uma mesma planta, de modo que tanto a autofecundação como a fecundação cruzada são passíveis de ocorrer. No caso da autofecundação, há forte influência da endogamia, que pode ser definida como todo sistema de acasalamento que promove o aumento da homozigose na descendência.

Uma população é considerada endogâmica quando ocorre o cruzamento entre indivíduos com algum grau de parentesco. A autofecundação é utilizada para obtenção de linhagens, as quais podem ser obtidas pela autofecundação de plantas hermafroditas durante várias gerações. Em mandioca, a endogamia pode ocasionar a redução do vigor, produção de sementes, tamanho e fertilidade da planta podendo surgir alelos recessivos deletérios deixando as plantas mais vulneráveis, dificultando deste modo a sua manutenção (Ceballos et al., 2015). Este fenômeno é conhecido como depressão endogâmica (Begg, 1959; Wricke e Weber, 1986).

Geneticamente, a depressão endogâmica (DE) é causada pela da expressão de alelos recessivos deletérios, cuja expressão é reprimida na sua forma heterozigótica (Begg, 1959). Espera-se que a DE varie dentro das populações, ou seja, que genótipos de uma população tenham diferentes valores de depressão endogâmica. Apesar da importância da DE, os efeitos deste fenômeno não são completamente conhecidos. Uma hipótese para explicar esse fenômeno é a combinação ideal dos alelos que controlam o caráter (efeito de dominância e sobredominância) e a combinação de alelos recessivos deletérios.

As estimativas da DE, em porcentagem pode ser obtida utilizando-se a seguinte fórmula:

$$DE = ((\bar{S}_0 - \bar{S}_1) / \bar{S}_0) \times 100$$

Na qual:

%DE= Depressão por endogamia medida em porcentagem

\bar{S}_0 = Média da população original

\bar{S}_1 = Média da população autofecundada

Por meio das médias da população original e das progênes S₁ pode-se estimar a média do caráter de uma população, por meio da fórmula abaixo:

$$\mu\alpha = 2\bar{S}_1 - \bar{S}_0$$

Na qual:

μ é a média geral, α é a estimativa da contribuição cumulativa dos locos em homozigose e à média da população. Também se pode estimar o valor da contribuição dos locos em heterozigotos, pelo uso da fórmula abaixo:

$$\delta = 2(\bar{S}_0 - \bar{S}_1)$$

O uso de linhagens é comum em programas de melhoramento genético de milho, tomate, dentre outros, que visam a exploração da heterose na obtenção de híbridos superiores. Na cultura da mandioca, a utilização da endogamia via autofecundação ou pela indução de duplo haploides para obtenção de linhagens endogâmicas é um dos desafios para os programas de melhoramento, em função da alta heterozigosidade que a cultura apresenta e de não haver protocolos eficientes para a produção de duplos haploides (Ceballos et al., 2015).

De acordo com Ceballos et al. (2015), a utilização de linhagens endogâmicas na cultura da mandioca poderia trazer vantagens para os programas de melhoramento genético, como: redução da carga genética em função da exposição e eliminação dos genótipos que carregam alelos recessivos deletérios; levaria à descoberta de características recessivas úteis, conforme é reportado em alguns trabalhos (Ceballos et al., 2007); implementação do esquema de retrocruzamento, o qual favoreceria a transferência de alelos favoráveis, principalmente de resistência a doenças, com maior eficiência e praticidade; facilitaria a manutenção de clones superiores, pois uma vez identificado a combinação superior, somente os parentais deveriam ser mantidos em campo; facilitaria os estudos genéticos e moleculares; reduziria o período dos ciclos de seleção, pois um maior número de plantas de um mesmo genótipo poderia ser obtido, de modo que os experimentos iniciais de avaliação e seleção poderiam ser realizados com maior eficiência e em menor número de anos; aumentaria a dinâmica e a eficiência dos métodos de melhoramento, conforme é visto em outras culturas. O uso de linhagens

endogâmicas poderia também favorecer a obtenção e o uso do valor genético para identificar genitores com maior capacidade de gerar indivíduos superiores (Ceballos et al., 2016a).

As estimativas da DE em mandioca variam de acordo com a família S_1 e a característica avaliada. Na pesquisa conduzida por Freitas et al. (2016), os autores avaliaram a influência da depressão por endogamia em populações S_1 , obtidas pela autofecundação de cinco variedades elites, em caracteres agrônômicos de interesse. Foi observado que as estimativas de depressão por endogamia para a BRS Formosa tiveram as maiores magnitudes para todas as características avaliadas, entretanto, considerando a média geral para as cinco famílias S_1 , as estimativas foram de 19,38% para produtividade de raízes, 1,68% para o peso de parte aérea, 18,18% (índice de colheita), 0,47% (teor de matéria seca), 17,54% (produtividade de amido) e 3,5% (altura de plantas).

Na pesquisa realizada por Rojas et al. (2009), oito famílias S_1 , derivadas de oito híbridos elite de mandioca, foram avaliadas. Foi observado que a estimativa da depressão por endogamia para o peso de raízes foi de 63,9% e com magnitude de 5,3% para o teor de matéria seca. Resultados semelhantes foram reportados por Kawuki et al. (2011), que avaliaram seis famílias S_1 de mandioca e observaram que a endogamia reduziu as estimativas de peso de raízes, índice de colheita, produtividade de massa foliar e teor de matéria seca em 61%, 33,8%, 24,6% e 13,2%, respectivamente. Desse modo, fica evidente que a endogamia influencia na média populacional, porém, quando se realiza a seleção, indivíduos transgressivos são identificados e selecionados, de modo que ganhos com a seleção são passíveis em populações parcialmente endogâmicas.

A DE na cultura da mandioca tem sido recentemente explorada pelos programas de melhoramento, para avaliar a sua influência sobre caracteres agrônômicos de interesse comercial. Porém, são escassos os resultados sobre o efeito da DE na resistência a doenças foliares na mandioca. Tadeo et al. (2016) desenvolveram uma pesquisa com o objetivo de explorar a endogamia como uma nova estratégia para a geração de novas fontes de resistência ao *Cassava brown streak disease* (CBSD). Para isso, oito variedades foram autofecundadas para a obtenção de famílias segregantes parcialmente endogâmicas (S_1), as quais foram avaliadas em duas fases, a fase de *seedlings* e a fase de avaliação clonal, quanto à incidência do patógeno na parte aérea e raiz. Resultados iniciais indicaram que a

germinação das sementes foi influenciada pela endogamia, de modo que a variação foi de 47,8 a 73,2% para as famílias avaliadas. Observou-se também, em uma grande proporção das plantas, redução no vigor, crescimento e peso das plantas, de modo que a taxa de sobrevivência variou de 0 a 66,7%. Com relação à resistência ao CBSD, foi verificado que a média dos genitores (famílias S_0) não diferiu da média das famílias S_1 , porém, progênies com maior resistência tanto para os sintomas foliares quanto de raiz foram identificados em todas as famílias, quando comparado com o desempenho dos genitores. Os autores concluíram que a endogamia pode ser explorada para a geração de novas fontes de resistência e ao mesmo tempo pode ser utilizada para aumentar os níveis de resistência ao CBSD.

Outra pesquisa foi realizada para verificar o efeito da DE sobre a resistência a doenças e insetos-praga na cultura do estramônio (*Datura stramonium*) (Bello-Bedoy e Núñez-Farfán, 2011). Os autores verificaram que a endogamia reduziu significativamente a defesa da planta ao ataque de inimigos naturais, com o aumento de 4% nos danos por herbivoria, além de aumentar em 8% a taxa de infecção viral.

Doenças foliares

A cultura da mandioca, é acometida por diferentes patógenos ao longo de seu ciclo. Embora as doenças foliares sejam consideradas secundárias (menor importância) na região do Recôncavo Baiano a alta incidência destas tem provocado grande desfolha das plantas. De acordo com Massola e Bedendo (2005), as doenças foliares podem reduzir a área fotossintética e, como consequência, diminuir o teor de amido nas raízes de plantas tuberosas. Para a cultura da mandioca, doenças do gênero *Passarola*, como a mancha branca (*Passarola manihotis*), mancha parda (*Passalora henningsii*) e queima das folhas (*Passarola vicosae*), além da antracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) têm causado danos à cultura (Morais et al., 2014; Santos et al., 2004).

Os sintomas das doenças foliares são causados por fungos que causam manchas sobre a lâmina foliar. A mancha parda ocorre em regiões quentes e altas, podendo causar a clorose e grande desfolha. O sintoma é caracterizado por apresentar manchas angulares de cor marrom escura nas bordas, em ambos os

lados das folhas, cuja lesão tem a presença de conídios e conidiósforos (Hillocks e Wydra, 2002). A queima das folhas ocorre em regiões quentes e chuvosas, podendo ocorrer o desfolhamento severo em variedades susceptíveis. Os sintomas são manchas pardas grandes e sem formatos definidos com a coloração marrom e no centro observa-se um fundo cinzento com a presença de conidiosfóros e conídios. A mancha branca prevalece em regiões quentes e frias, podendo ocorrer a desfolha das plantas susceptíveis. Os sintomas da mancha branca são parecidos com os sintomas da mancha parda, porém apresentam manchas angulares e circulares com 1,5 a 2 mm de diâmetro, e pode apresentar manchas brancas ou marrons amareladas, cujas lesões têm a borda de cor difusa na face dorsal do limbo foliar, aparecendo às vezes uma linha irregular de cor púrpura rodeada por um halo clorótico (Hillocks e Wydra, 2002).

Sousa e Dias (1991) observaram que a queima das folhas apresenta maior incidência no período chuvoso, enquanto a mancha branca e a mancha parda apresentaram maior incidência no período seco, o que faz com que estas doenças possam ocorrer ao longo de todo ano. Além disso, de acordo com Ferreira et al. (2012), na região do Alto do Juruá no estado do Maranhão, houve um predomínio da mancha branca e mancha parda dentre outras doenças foliares em todos os estágios de desenvolvimento da planta de mandioca, o que ressalta a importância destas doenças em certas regiões, merecendo inclusive serem consideradas doenças primárias. Resultados semelhantes foram reportados por Moraes et al. (2014), que avaliaram a incidência e a severidade da mancha parda e mancha branca sobre a variedade Branquinha, e verificaram que a estimativa da área abaixo da curva de progresso da doença para mancha parda e mancha branca foi de 61,02 e 32,45, evidenciando que essas doenças causam danos na região de Alagoa Nova, na Paraíba.

Atualmente não há fungicidas registrados para doenças foliares para a cultura da mandioca, no entanto, sua utilização é inviável em plantas adultas, devido à dificuldade de transitar na lavoura, além do alto custo dos defensivos. Deste modo, a resistência genética é uma alternativa viável para controlar essas doenças foliares, pois ela é uma estratégia eficiente, econômica para o produtor, compatível com outras medidas de manejo, além de oferecer maior segurança do ponto de vista ambiental.

Parâmetros genéticos

Os programas de melhoramento da cultura da mandioca têm sido direcionados para o desenvolvimento de variedades com produtividade superior (Akinwale et al., 2010), visando atender às exigências da indústria e do consumidor. Para isso, o melhorista precisa conhecer a variabilidade genética do germoplasma explorado no programa de melhoramento. As variedades e acessos de mandioca diferenciam-se quanto a caracteres de interesse, como teor de amilose, teor de matéria seca, teor de compostos cianogênicos, produtividade de raízes, produtividade de amido, dentre outros (Ceballos et al., 2016; Oliveira et al., 2014). Essa variabilidade genética precisa ser analisada, para se determinar o quanto dela é devido a diferenças genéticas, informação essa necessária para que o melhorista conheça melhor o potencial dos parentais para geração de populações segregantes para identificar e selecionar indivíduos superiores. Desse modo, a estimativa dos parâmetros genéticos é de fundamental importância para que o melhorista possa delinear estratégias de seleção de maior acurácia, visando à obtenção de ganhos significativos (Hallauer; Carena; Miranda filho, 2010).

Usualmente os programas de melhoramento genético de mandioca selecionam progênies superiores a partir de populações segregantes oriundas do cruzamento entre variedades altamente heterozigóticas, ou por meio da autofecundação. Desse modo, exploram-se populações de irmãos-completos, meios-irmãos, parcialmente endogâmicas (S_1), empregando-se a seleção recorrente fenotípica para conduzir a seleção nestas populações (Ceballos et al., 2004). Os parâmetros genéticos estimados ou preditos nas populações mencionadas anteriormente são inerentes à estrutura populacional avaliada, sendo alguns de maior interesse para o melhorista, destacando-se a variância genética entre e dentro de famílias, variância ambiental e fenotípica, além do coeficiente de herdabilidade e da acurácia seletiva.

O conhecimento da estimativa da variância genética existente entre e dentro de famílias em caracteres de interesse permite ao melhorista a aplicação de métodos de seleção que consideram ou não a estrutura de famílias. Nesse caso, na cultura da mandioca, a estrutura de famílias tem sido pouco explorada (Ceballos et al., 2015; Ojulong et al., 2008; Cach et al., 2005).

A variância ambiental é outro parâmetro que precisa ser estimado ou predito na população, pois ela inflaciona a variância fenotípica, o que pode levar o melhorista a erros no momento da seleção. A variância ambiental influencia diferentemente cada caráter sob seleção, sendo caracteres quantitativos altamente influenciados por esse parâmetro. Para reduzir e quantificar a variância ambiental, na experimentação agrônômica, se faz necessário adotar delineamentos experimentais para avaliar os diferentes genótipos. Para a cultura da mandioca, a avaliação e seleção de progênies superiores é realizada adotando-se delineamentos sem repetições das progênies nas fases iniciais de avaliação, em função da baixa quantidade de material de multiplicação das plantas e delineamento com repetições e em um maior número de local em fases de avaliações avançadas (Ceballos et al., 2004). Com isso, verifica-se que existe uma maior influência do ambiente nas primeiras fases de avaliação e seleção de clones de mandioca.

O coeficiente de herdabilidade é um dos parâmetros mais importantes para ser estimado em uma população, pois o mesmo expressa a razão entre a variância genética e variância fenotípica, remetendo assim, à proporção herdável da variabilidade fenotípica de uma dada característica. Este coeficiente pode ser estimado diretamente da unidade de seleção (indivíduo ou família). Na cultura da mandioca, as estimativas da herdabilidade variam em amplitude dependendo da população em estudo, do caráter, além do ambiente de avaliação (Oliveira et al., 2014). Estimativas de alta magnitude do coeficiente de herdabilidade indicam que o caráter avaliado é pouco influenciado pelo ambiente, aumentando assim a possibilidade de selecionar indivíduos por meio da avaliação fenotípica, de modo a obter maior progresso genético (Silva e Vieira, 2008). É válido salientar que a herdabilidade compõe a expressão que define o ganho com a seleção.

O ganho genético está associado à três fatores: intensidade de seleção; diferencial de seleção; herdabilidade do caráter. A intensidade de seleção refere-se ao percentual de progênies selecionadas na população segregante que serão avançadas para a fase subsequente de avaliação. Em programas de melhoramento de mandioca, a intensidade de seleção varia conforme a fase de avaliação das progênies (Ceballos et al., 2004). Na fase clonal utiliza-se um índice de seleção moderado, em função dos experimentos não possuírem repetições, além da variância do erro ser elevada. Já nas fases de avaliação com repetições, nas quais

a acurácia de seleção tende a aumentar, o índice de seleção adotado é mais elevado, sendo selecionados um percentual pequeno de indivíduos com desempenho superior. O diferencial de seleção é a diferença da média dos indivíduos selecionados e a média da população inicial. O coeficiente de herdabilidade, conforme definido anteriormente, é fundamental para predizer o quanto da variação fenotípica estará presente na população de indivíduos selecionados.

Seleção nas fases iniciais do melhoramento de mandioca

Os programas de melhoramento genético de mandioca são direcionados em função das demandas de produção, processamento e mercado, sendo específicos para cada país ou região. Como as exigências da indústria, produtores e consumidores tendem a mudar frequentemente, os programas de melhoramento têm que ser dinâmicos, para atender a essas demandas por meio do lançamento de novas variedades superiores.

A existência de variabilidade genética é imprescindível para a geração de novas variedades de mandioca, pois permite a obtenção de ganhos genéticos. A variabilidade genética é determinada por meio de um *screening* do banco de germoplasma, ou seja, os acessos são avaliados considerando diferentes características, sejam elas quantitativas ou qualitativas (Fukuda et al., 2010), de modo que, posteriormente, essas informações são analisadas e os resultados aplicados em diversos estudos (Oliveira; Oliveira Filho; Santos, 2015). De posse do conhecimento da variabilidade genética, cruzamentos são direcionados visando à obtenção de populações segregantes (irmãos-completos e meios-irmãos) para se efetuar a avaliação e seleção de progênies superiores.

Após o cruzamento entre genótipos de interesse, são colhidas as sementes botânicas, essas sementes são colocadas para germinar em condições controladas, e, posteriormente, transplantadas para o campo. Nesta fase, denominada de avaliação de *seedlings* (SET – *seedlings evaluation trials*), embora não sejam utilizadas quaisquer técnicas de experimentação agrônômica, a seleção de progênies é realizada na maioria das vezes considerando a capacidade da planta gerar de cinco a dez manivas (Ceballos et al., 2004). Todavia, em recente pesquisa, foi reportado que é possível selecionar na fase SET progênies com maior

teor de betacaroteno, pelo desempenho das progênies na fase SET em comparação com a fase subsequente, embora situação contrária tenha sido observada para o teor de matéria seca (Belalcazar et al., 2016). Mesmo com a possibilidade de seleção das progênies para alguns caracteres na fase SET, a maior parte dos programas de melhoramento genético da mandioca não utilizam qualquer método de seleção, a não ser pela capacidade da planta de gerar uma quantidade mínima de manivas para o próximo ciclo. Com isso, a maior parte das progênies são avançadas e avaliadas na próxima fase de avaliação denominada de ensaios de avaliação clonal (CET – *clonal evaluation trials*).

A fase CET é a primeira etapa de avaliação de progênies que utiliza técnicas de experimentação agrônômica. Conforme visto, nesta fase, milhares de clones, representados por pelo menos cinco plantas, são plantados em experimentos sem repetições, devido à pequena quantidade de material propagativo obtida. Neste caso, o delineamento de blocos aumentados é o mais empregado em pesquisas científicas (Belalcazar et al., 2016; Ceballos et al., 2016a; Freitas et al., 2016), por atender às necessidades dos pesquisadores e fornecer estimativas dos parâmetros genéticos das populações, além de permitir o ajuste das médias das progênies para efeitos ambientais (blocos), estimados a partir de testemunhas repetidas. A variância ambiental é alta para esta fase (Cach et al., 2005), de modo que se a intensidade de seleção for alta, há grande possibilidade do descarte de progênies superiores, o que confere a essa fase a baixa eficiência de seleção (Rodrigues e Pereira, 2003). Também é observado na CET que as estimativas dos coeficientes de herdabilidade são de baixa magnitude, não permitindo a obtenção de ganhos de elevada magnitude.

Segundo Scortecci et al. (2012), nas fases iniciais a seleção individual é ineficaz, devido à forte influência ambiental (pode chegar a 80%), deste modo sugere-se que a seleção nesta fase seja realizada entre famílias, pois cerca de 75-80% da variância fenotípica entre famílias é devido a efeitos genéticos. Entretanto, para atenuar o efeito do ambiente na obtenção das estimativas dos parâmetros, algumas metodologias como o procedimento REML/BLUP têm sido empregadas no melhoramento de mandioca. Com isso, os valores genéticos são preditos com maior acurácia, aumentando a eficiência na seleção (Resende, 2004). É válido salientar que, com as estimativas dos coeficientes de herdabilidade de baixa magnitude para a maioria dos caracteres de interesse, a adoção de índices de

seleção é frequente em programas de melhoramento de mandioca, conferindo também maior acurácia na seleção de progênes.

A fase preliminar de produção (PYT – *preliminar yield trial*) é formada por um conjunto menor de progênes quando comparado com a fase CET, onde cada progênie é representada por duas ou três repetições (depende da qualidade do material colhido na fase CET) com parcelas de 10 plantas (Ceballos et al., 2016a). A fase PYT é plantada em um único local utilizando o delineamento de blocos completos casualizados. A presença de repetições e maior número de plantas por parcela aumentam a eficiência de seleção quando comparado com a fase CET, isso se deve ao maior controle local, diminuindo a influência do ambiente sobre o fenótipo das progênes (Freitas et al., 2016). Deste modo espera-se que a fase PYT seja mais eficiente para se selecionar progênes superiores do que a fase CET.

Devido à complexidade no melhoramento genético da mandioca e à falta de informações dos efeitos aditivos e não aditivos em características agronômicas, os programas de melhoramento devem buscar novas estratégias para estudar e compreender melhor a interação de genótipos x ambientes e os parâmetros genéticos da população nas fases iniciais do melhoramento a fim de otimizar a seleção de genótipos superiores.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIEMNAKA, P.; WONGKAEW, A.; CHANTHAWORN, J.; NAGASHIMA, S.K.; BOONMA, S.; AUTHAPUN, J.; JENWEERAWAT, S.; KONGSILA, P.; KITTIPADAKUL, P.; NAKASATHIEN, S.; SREEWONGCHAI, T.; WANNARAT, W.; VICHUKIT, V.; LOPEZ-LAVALLE, L.A.B. CEBALLOS, H.; ROJANARIDPICHED, C.; PHUMICHAI, C. Molecular characterization of a spontaneous waxy starch mutation in cassava. **Crop Science**, v. 52, p.2121-2130, 2012.

AKINWALE, M.G.; AKINYELE, B.O.; DIXON, A.G.O.; ODIYI, A.C. Genetic variability among forty-three cassava genotypes in three agro-ecological zones of Nigeria. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.2, p.104-109, 2010.

AVIJALA, M.F.; BHERING, L.L.; PEIXOTO, L.A.P.; CRUZ, C.D.; CARNEIRO, P.C.S.; CUAMBE, C.E.; ZACARIAS, A. Evaluation of cassava (*Manihot esculenta*

Crantz) genotypes reveals great genetic variability and potential selection gain. **Australian Journal of Crop Science**, v. 9, p.940-947, 2015.

BEGG, C.M.M. **An introduction to genetics**. The English Universities. Press Ltd, 102, Newgate Street, London, UK, 1959.

BELALCAZAR, J.; DUFOUR, D.; ANDERSSON, M.S.; PIZARRO, M.; LUNA, J.; LONDOÑO, L.; MORANTE, N.; JARAMILLO, A.M.; PINO, L.; LÓPEZ-LAVALLE, L.A.B.; DAVRIEUX, F.; TALSMA, E.F.; CEBALLOS, H. High-throughput phenotyping and improvements in breeding cassava for increased carotenoids in the roots. **Crop Science**, v.56, p.2916-2925, 2016.

BELLO-BEDOY, R.; NÚÑEZ-FARFÁN, J. The effect of inbreeding on defense against multiple enemies in *Datura stramonium*. **Journal of Evolutionary Biology**, v.24, p.518–530, 2011.

BISON, O.; AGUIAR, A.M.; REZENDE, G.D.S.P.; RAMALHO, M.A.P. Inbreeding depression in *Eucalyptus* clones. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.4, p.459-464, 2004.

BORGES, V.; FERREIRA, P. V.; SOARES, L.; SANTOS, G. M.; SANTOS, A. M. M. Seleção de clones de batata-doce pelo procedimento REML/BLUP. **Acta Scientiarum. Agronomy**, v. 32, p. 643-649, 2010.

CARDOSO, C. E. L.; GAMEIRO, A. H. Caracterização da cadeia industrial. In: SOUZA, L. S.; FARIAS, A. R.; MATTOS, P. L. P.; FUKUDA, W. M. G. (Ed.). **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca**. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 2006. cap. 1, p. 19-40.

CACH, N.T.; PÉREZ, J.C.; LENIS, J.I.; CALLE, F.; MORANTE, N. CEBALLOS, H. Epistasis in the expression of relevant traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) for subhumid conditions. **Journal of Heredity**, v.96, p.586–592, 2005.

CEBALLOS, H.; LOPEZ-LAVALLE, L.A.B.; CALLE, F. MORANTE, N.; OVALLE, T.M.; HERSHEY, C. Genetic distance and specific combining ability in cassava. **Euphytica**, v. 210, p. 79–92, 2016.

CEBALLOS, H. La Yuca en Colombia y el Mundo: nuevas perspectivas para un Cultivo milenário. In: OSPINA P., B.; CEBALLOS, H.; ALVAREZ, E.; BELLOTTI, A.C.; CALVERT, L.A.; ARIAS V., B.; CADAVID L., L.F.; PINEDA L., B.; LLANO R., G.A.; CUERVO, M.I. (eds.) **La yuca en el Tercer Milenio: Sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización**. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT); Consorcio Latinoamericano para la Investigación y el Desarrollo de la Yuca; Proyecto IP-3 de Mejoramiento de Yuca, Cali, CO. p. 1-13, 2002. (Publicación CIAT no. 327)

CEBALLOS, H.; FREGENE, M.; LENTINI, Z.; SÁNCHEZ, T.; PUENTES, Y. I.; PÉREZ, J. C.; ROSERO, A.; TOFIÑO, A.P. Development and identification of high-value cassava clones. **Acta Horticulturae**, v.703, p. 63-70, 2006.

CEBALLOS, H.; IGLESIAS, C. A.; PÉREZ, J. C.; DIXON, A. G. O. Cassava breeding: opportunities and challenges. **Plant Molecular Biology**, v.56, p.503-515, 2004.

CEBALLOS, H.; PEREZ, J.C.; BARANDICA, O.J.; LENIS, J.I.; MORANTE, N.; CALLE, F.; PINO, L.; HERSHEY, C.H. Cassava Breeding I: The Value of Breeding Value. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p.1227, 2016a.

CEBALLOS, H., HERSHEY, C., AND BECERRA-LÓPEZ-LAVALLE, L. A. New approaches to cassava breeding. **Plant Breeding Reviews**, v.36, p.427–504, 2012.

CEBALLOS, H.; KAWUKI, R.S.; GRACEN, V. E.; YENCHO, G. C.; HERSHEY, C.H. Conventional breeding, marker-assisted selection, genomic selection and inbreeding in clonally propagated crops: a case study for cassava. **Theoretical and Applied Genetics**, v.9, p.1647-1667, 2015.

CEBALLOS, H.; SÁCHEZ, T.; MORANTE, N.; FREGENE, M.; DUFOUR, D.; SMITH, A.M.; DENYER, K.; PÉREZ, J.C.; CALLE, F.; MESTRES, C. Discovery of amylose-free starch mutant in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.55, p.7469-7476, 2007.

CEBALLOS, L.L.F.; DOMÍNGUES, O.C. **Descrição das doenças da mandioca**. Brasília, DF: EMBRATER, 1980. 1-38p.

COCK, J. **Cassava**. New Potential for a neglected crop. Westview Press. Boulder, CO, USA, 1985, 240p.

COCK, J.H.; EL-SHARKAWY, M.A. Physiological characteristics for cassava selection. **Experimental Agriculture**, v.24, p.443–448, 1988.

COCK, J.H.; FRANKLIN, D.; SANDOVAL, G.; JURI, P. The ideal cassava plant for maximum yield. **Crop Science**, v.19, p.271–279, 1979.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th ed. New York: Longman, 1996. 464p.

FAO. **Food Agriculture Organization**. Disponível em: <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>. Acesso em: 13 de julho, 2016.

FARNSWORTH, K.D.; NIKLAS, K.J. Theories of optimization, form and function in branching architecture in plants. **Functional Ecology**, v.9, p.355–363, 1995.

FERREIRA, J. B.; NASCIMENTO, G. O.; NEVES, Y. Y. B.; GOMES, F. A., NASCIMENTO, L. O. Levantamento de doenças e avaliação da incidência e severidade da mancha branca (*Cercospora caribaea*) em mandiocais na região do Alto Juruá, Acre. **Enciclopédia biosfera**, v.8, p.712-723, 2012.

FREITAS, J.P.X.; SANTOS, V.S.; OLIVEIRA, E.J. Inbreeding depression in cassava for productive traits. **Euphytica**, v. 209, p. 137-145, 2016.

FUKUDA, W.M.G. **Técnica de polinização manual de mandioca**. Cruz das Almas: Embrapa-CNPMF, 1980. P.3, (Embrapa-CNPMF, Miscelanea,1).

FUKUDA, W.M.G.; CALDAS, R.C. Correlação entre caracteres morfológicos e agronômicos de mandioca. **Revista Brasileira de Mandioca**, v. 6, p.35-40, 1987.

FUKUDA, W.M.G.; GUEVARA, C.L.; KAWUKI, R.; FERGUSON, M.E. **Selected morphological and agronomic descriptors for the characterization of cassava**. International Institute of Tropical Agriculture (IITA), Ibadan, Nigeria. p. 19, 2010.

FUKUDA, W. M. G.; IGLESIAS, C. **Melhoramento genético**. In: SOUZA, L. da S.; FARIAS, A. R. N.; MATTOS, P. L. P. de; FUKUDA, W. M. G. (Ed.). Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca. Cruz das Almas, BA: Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 2006. p. 325-355.

FUKUDA, W.M.G.; SILVA, S.O.E. Melhoramento de mandioca no Brasil. In: CEREDA, M.P. (Org.). **Agricultura: Tuberosas amilaceas latino americanas**. 1 ed. São Paulo: Fundação Cargil, v.2, p. 242-257, 2002.

FUKUDA, W.M.G.; SILVA, S. DE O.; CALDAS, R.C. **Avaliação de seleção de cultivares de mandioca em Cruz das Almas-BA**. Cruz das Almas: Embrapa-CNPMF, 1983. 21p. (Embrapa-CNPMF. Boletim de Pesquisa, 4).

FUKUDA, W.M.G. **Mandioca: estratégias para um programa de melhoramento genético**. Cruz das Almas: Embrapa-CNPMF, 1996. 35 p. (Embrapa-CNPMF. Documentos, 71).

HALLAUER, A.R.; CARENA, M.J.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. 3rd edn. Springer, New York. 2010.

HALLAUER, A.R.; MIRANDA, J.B. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. Second Edition. Iowa State University Press, USA, p. 45–114, 1988.

HILLOCKS, R.J.; AND WYDRA, K. Bacterial, fungal and nematode diseases. In: HILLOCKS, R.J.; THRESH, J.M.; BELLOTTI, A.C. Cassava: Biology, Production and Utilization. CAB International, UK, 2002.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Agricultura**. Disponível em: <http://www.sidra.ibge.gov.br/bda/agric/default.asp?z=t&o=11&i=P>. Acesso em: 24 de outubro de 2016.

IGLESIAS, C.A.; HERSHEY, C.; CALLE, F.; BOLAÑOS, A. Propagating cassava (*Manihot esculenta* Crantz) by sexual seed. **Experimental Agriculture**, v.30, p.283–290, 1994.

KAWANO, K. Thirty years of cassava breeding for productivity – biological and social factors for success. **Crop Science**, v.43, p.1325–1335, 2003.

KAWANO, K.; NARINTARAPORN, K.; NARINTARAPORN, P.; SARAKARN, S.; LIMSILA, A.; LIMSILA, J.; SUPARHAN, D.; SARAWAT, V.; WATANANONTA, W. Yield improvement in a multistage breeding program for cassava. **Crop Science**, v.38, p.325–332, 1998.

KAWEESI, T.; KYALIGONZA, V.; BAGUMA, Y.; KAWUKI, R.; AND FERGUSON, M. Inbreeding enhances field resistance to cassava brown streak viruses. **Journal Plant Breeding Crop Science**. v.8, p.138–149, 2016.

KAWUKI, R.S.; NUWAMANYA E.; LABUSCHAGNE, M.T.; HERSELMAN L.; FERGUSON M.E. Segregation of selected agronomic traits in six S₁ cassava families. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.3, p.154-160, 2011.

KELLER, L.F.; WALLER, D.M. Inbreeding effects in wild populations. **Trends in Ecology e Evolution**, v.17, p.230-241, 2002.

KUNKEAW, S.; YOOCHA, T.; SRAPHET, S.; BOONCHANAWIWAT, A.; BOONSENG, O.; LIGHTFOOT, D.A.; TRIWITAYAKORN, K.; TANGPHATSORNRUANG, S. Construction of a genetic linkage map using simple

sequence repeat markers from expressed sequence tags for cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Molecular Breeding**, v.27, p.67–75, 2011.

LENIS, J.I.; CALLE, F.; JARAMILLO, G.; PEREZ, J.C.; CEBALLOS, H.; COCK, J.H. The effect of leaf retention in cassava productivity. **Field Crops Research**, v.95, p.126–134, 2006.

MASSOLA, N. S.; BEDENDO, I. P. 2005. **Doenças da Mandioca**. In: KIMATI, H., AMORIM, L., REZENDE, J.A.M., BERGAMIN FILHO, A., CAMARGO, L.E.A. (Eds.). Manual de Fitopatologia: Doenças das Plantas Cultivadas. 4ª. Ed. São Paulo: Ceres. v.2, p. 449- 455.

MIRANDA, J.B.F.; HALLAUER A.R. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**, 1982.

NASSAR, N.M.A.; ORTIZ, R. Cassava improvement: challenges and impacts. **Journal of Agricultural Science**, v.145, p.163–171, 2007.

NWEKE, F.I.; DIXON, A.G.O.; ASIEDU, R.; FOLAYAN, S.A. **Cassava varietal needs of farmers and the potential for production growth in Africa**. COSCA working paper 10, 1994.

OJULONG, H.; LABUSCHAGNE, M.T.; FREGENE, M.; HERSELMAN, L. A cassava clonal evaluation trial based on a new cassava breeding scheme. **Euphytica**, v.160, p.119-129, 2008.

OLIVEIRA, E.J.; OLIVEIRA FILHO, O.S.; SANTOS, V.S. Classification of cassava genotypes based on qualitative and quantitative data. **Genetics and Molecular Research**, v.14, p. 906-924, 2015.

OLIVEIRA, E.J.; RESENDE, M.D.V.; SANTOS, V.S.; FERREIRA, C.F.; OLIVEIRA, G.A.F.; SILVA, M.S.; OLIVEIRA, L.A.; AGUILAR-VILDOSO, C.I. Genome-wide selection in cassava. **Euphytica**, v.187, p.263–276, 2012.

OLIVEIRA, E.J.; SANTANA, F.A.; OLIVEIRA, L.A.; SANTOS, V.S. Genetic parameters and prediction of genotypic values for root quality traits in cassava using REML/BLUP. **Genetics and Molecular Research**, v.13, p.6683-6700, 2014.

OLSEN, K.M.; SCHAAL, B.A. Microsatellite variation in cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives, further evidence for a southern Amazonian origin of domestication. **American Journal of Botany**, v.88, p.131-142, 2001.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na Agropecuária**. Lavras: Editora UFLA, 2008. 460p.

RESENDE, M.D.V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas, (Documentos, 100), 2004, 65p.

RODRIGUES, A.F.S.; PEREIRA, A. da S.; Correlações inter e intragerações e herdabilidade de cor de chips, matéria seca e produção de batata. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 38, p. 599-604, 2003.

RODRIGUEZ-AMAYA, D.B.; KIMURA, M. **HarvestPlus handbook for carotenoid analysis**. Washington, DC and Cali: IFPRI and CIAT, 2004. 58p. (HarvestPlus Technical Monograph, 2).

ROJAS, M.C.; PÉREZ, J.C.; CEBALLOS, H.; BAENA, D.; MORANTE, N.; CALLE, F. Analysis of inbreeding depression in eight s_1 cassava families. **Crop Science**, v.49, p.543-548, 2009.

SANTOS, R.P.; CARMO, M.G.F.; PARRAGA, M.S.; MACAGNAN, D.; LOPES, C.A. Avaliação de cultivares de mandioca, para consumo in natura, quanto a resistência a mancha parda da folha. **Horticultura Brasileira**, v.22, p.232-237, 2004.

SÁNCHEZ, T.; SALCEDO, E.; CEBALLOS, H.; DUFOUR, D.; MAFLA, G.; MORANTE, N.; CALLE, F.; PÉREZ, J.C.; DEBOUCK, D.; JARAMILLO, G.; MORENO, I.X. Screening of starch quality traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Starch**, v.61, p.12-19, 2009.

SCHONS, A.; STRECK, N.A.; STORCK, L.; BURIOL, G.A.; JUNIOR ZANON, A.; PINHEIRO, D.G.; KRAULICH, B. Arranjos de plantas de mandioca e milho em cultivo solteiro e consorciado: crescimento, desenvolvimento e produtividade. **Bragantia**, v.68, p.155-167, 2009.

SCORTECCI, K.C.; CRESTE, S.; CALSA JR, T.; XAVIER, M.A.; LANDELL, M.G.A.; FIGUEIRA, A.; BENEDITO, V.A. Challenges, Opportunities and Recent Advances in Sugarcane Breeding. In: Abdurakhmonov, I.Y. (eds) **Plant Breeding**. InTech China; p.1-352, 2012.

SCOTT, A. J.; KNOTT, M. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. **Biometrics, Washington**, v. 30, p. 507-512, 1974.

SILVA, G.O.; VIEIRA, J.V. Componentes genéticos e fenotípicos para caracteres de importância agrônômica em população de cenoura sob seleção recorrente. **Horticultura Brasileira**, v. 26, p.481-485, 2008.

SHEELA, M.N.; RADHIKA, V.S.; JOHN, K.S.; ABRAHAM, K. Variation in crude protein, dry matter and starch in inbred and backcross lines of cassava. **Journal of Root Crops**, v.34, p.115-119, 2008.

SOUSA, E. A. P., DIAS, A. S. 1991. Doenças da cultura da mandioca no Maranhão. São Luiz, EMAPA. (EMAPA-MA. Comunicado técnico, 19).

TADEO, k.; VINCENT, K.; YONA, B.; ROBERT, K.; FERGUSON, M. Inbreeding enhances field resistance to cassava brown streak viroses. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.8, p. 138-149, 2016.

TAKATSU, A.; FUKUDA, C. **Current status of cassava diseases in Brazil**. Ibadan, Nigéria: International Institute of Tropical Agriculture, 1990. p.127-134.

TONUKARI, N. J. Cassava and the future of starch. **Electronic Journal of Biotechnology**, v. 7, p. 5-8, 2004.

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

WU, R.L. Genetic mapping of QTLs affecting tree growth and architecture in *Populus*, implication for ideotype breeding. **Theoretical and Applied Genetics**, v.96, p.447–457, 1998.

VENTURINI, M.T.; ARAÚJO, T.S.; ABREU, E.F.M.; ANDRADE, E.C.; SANTOS, V.S.; SILVA, M.R. OLIVEIRA, E.J. Crop losses in Brazilian cassava varieties induced by the Cassava common mosaic virus. **Scientia Agricola**, v.73, p.520-524, 2016.

ARTIGO 1

DEPRESSÃO ENDOGÂMICA E SELEÇÃO DE TRANSGRESSIVOS EM MANDIOCA PARA CARACTERES PRODUTIVOS¹

¹Artigo publicado no periódico científico *Euphytica*, v. 209, n. 1, p. 137-145, 2016, DOI 10.1007/s10681-016-1649-7, em versão na língua inglesa.

Depressão endogâmica e seleção de transgressivos em mandioca para caracteres produtivos

RESUMO: A compreensão da endogamia em mandioca pode orientar os melhoristas na exploração dos seus efeitos. Portanto, o objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos da depressão endogâmica em mandioca, bem como selecionar indivíduos transgressivos. Cinco variedades elite de mandioca (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca e BRS Mulatinha) foram autofecundadas e os indivíduos S_1 foram avaliados em delineamento de blocos aumentados contendo seis repetições dos parentais. As características avaliadas foram produtividade de raízes (PROD), parte aérea (PPA) e amido (PROD-AMD), índice de colheita (IC), teor de matéria seca nas raízes (MS) e altura de planta (AP). A depressão por endogamia variou bastante entre progênes, sendo mais elevada na BRS Formosa, porém em média foi de 19,38% (PROD), 1,68% (PPA), 18,18% (IC), 0,47% (MS), 17,54% (PROD-AMD) e 3,5% (AP). À exceção das progênes S_1 de BRS Formosa, os efeitos aditivos ($\mu+\alpha$) foram os mais importantes, com variação de 69,95% (PROD) a 98,20% (PPA). Por outro lado, a contribuição dos locos em heterozigose (δ) foi mais relevante para PROD, IC e PROD-AMD, com médias de 30,05%, 23,07% e 27,82%, respectivamente, embora estes efeitos tenham sido pronunciados nas S_1 derivadas de BRS Formosa e Mani-Branca. Os ganhos genéticos pela seleção dos melhores indivíduos S_1 em comparação com os parentais variaram de 14,05 a 71,28% para PROD; 9,41 a 18,96% para MS e de 2,45 a 87,82% para PROD-AMD. Portanto, a exploração dos efeitos endogâmicos em mandioca pode contribuir para a seleção de plantas com melhor desempenho agrônomico visando a obtenção de linhagens de mandioca com alto potencial genético e agrônomico, para uso per se ou como parentais para produção de híbridos.

Palavras-Chave: Efeitos genéticos, melhoramento, seleção, endogamia.

Inbreeding depression in cassava for productive traits

ABSTRACT: Understanding inbreeding in cassava can guide breeders to explore its effects. Therefore, the aim of this study was to evaluate the effects of inbreeding depression in cassava, as well as to select transgressive individuals. Five elite cassava varieties were self-pollinated (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca, and BRS Mulatinha), and the S₁ families were evaluated in an augmented block design with six repetitions. The traits evaluated were fresh root yield (RoYi), above ground yield (AGYi), starch yield (StYi), harvest index (HI), dry matter content (DMC), and plant height (PIHe). The inbreeding depression varied widely between families; it was high in BRS Formosa, with averages of 19.38 % (RoYi), 1.68 % (AGYi), 18.18 % (HI), 0.47 % (DMC), 17.54 % (StYi) and 3.5 % (PIHe). Except for the S₁ family of BRS Formosa, the additive effects ($I + a$) were the most important, ranging from 69.95 % (RoYi) to 98.20 % (AGYi). In contrast, the contribution of heterozygous loci (d) was most relevant to RoYi, HI, and StYi, with averages of 30.05, 23.07, and 27.82 %, respectively, although these effects were more pronounced in S₁ derived from BRS Formosa and Mani-Branca. Therefore, the exploitation of inbreeding effects in cassava can contribute to the selection of plants with better agronomic performance in order to obtain cassava inbred with high genetic and agronomic potential for use per se or as parents to produce new hybrids.

Key words: Genetic effects; Breeding; Selection; Inbreeding.

INTRODUÇÃO

Atualmente, a mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é cultivada em diversas regiões tropicais e subtropicais do mundo, sendo uma das principais fontes de calorias em diversos países africanos (Schons et al., 2009). Além disso, possui um forte apelo econômico, sobretudo em sistemas de produção agroindustriais. O uso industrial da mandioca requer alto teor de matéria seca na raiz como principal característica, enquanto que para consumo humano, deve-se dar mais atenção para qualidade de cozimento e/ou características de amido (Oliveira et al., 2014).

Apesar de sua importância econômica e social, a produtividade média da mandioca no Brasil é de 13,61 t.ha⁻¹ (FAO, 2014), ainda muito abaixo do potencial de produção da cultura em condições experimentais, 79,03 t.ha⁻¹ (Oliveira et al., 2012). Diversos fatores podem explicar esta baixa produtividade, a exemplo do uso de terras marginais de baixa fertilidade natural, baixo uso de insumos agrícolas, uso de material propagativo com baixa qualidade fisiológica e sanitária, ataque de pragas e doenças, uso de variedades com baixo potencial produtivo ou inaptas para cultivo em certas condições edafoclimáticas.

A mandioca é uma cultura de propagação clonal, porém com produção de sementes feita basicamente por alogamia, com certo nível de autofecundação (Silva et al., 2003), por isso métodos de melhoramento comumente aplicados em plantas alógamas são utilizados nesta cultura. A hibridação intraespecífica entre variedades elites é uma estratégia de seleção baseada no fenótipo (massal), em busca de indivíduos superiores dentro das progênes segregantes F₁ (Fukuda et al., 2002; Ceballos et al., 2004, 2007a). Nestes casos, os melhoristas aproveitam do vigor híbrido que, apesar de ser utilizado em diversas culturas agrícolas, ainda é um fenômeno pouco compreendido, tendo como principais hipóteses explicativas os fenômenos da dominância, sobredominância e epistasia (Troyer, 2006).

Em comparação com outras fontes alimentares de grande expressão econômica e alimentar, como milho, arroz e trigo, poucos avanços metodológicos têm sido propostos ou utilizados para o melhoramento da mandioca, em função do seu longo ciclo de desenvolvimento. Por outro lado, mesmo sendo um procedimento simples, a seleção massal em progênes autofecundadas permite a exploração de efeitos genéticos aditivos, de dominância e epistáticos (Rojas, et al.,

2009), considerando que os melhores indivíduos podem ser propagados vegetativamente. Apesar disso, é preciso buscar alternativas para melhor uso dos efeitos genéticos na cultura da mandioca visando maximização dos ganhos por seleção, a exemplo da exploração da endogamia.

A endogamia é o efeito do cruzamento natural ou artificial entre indivíduos aparentados ou que tenham algum grau de parentesco entre si, associado com aumento da homozigosi e em muitos casos à depressão endogâmica para algumas características (Keller e Waller, 2002). Geneticamente, a depressão endogâmica é causada pela expressão de alelos recessivos deletérios, cuja expressão é reprimida na sua forma heterozigótica. A endogamia tem sido apontada como uma estratégia para explorar os benefícios dos alelos no estado homozigótico, tendo-se como exemplo clássico o uso de linhagens endogâmicas para obtenção do milho híbrido, no início de 1900, bem como para identificação de novos fenótipos de interesse, a exemplo do gene *waxy* que foi descoberto em um clone S₁ de mandioca (AM206-5) (Ceballos et al., 2007b). Amido ceroso de mandioca tem importantes aplicações na indústria alimentícia (Hannah, 2000).

A exploração da endogamia tem sido recentemente reportada em mandioca (Ceballos et al., 2004, 2007a; Sheela et al., 2008; Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011). Os resultados demonstram que as estimativas de depressão por endogamia variam em função do caráter e das progênies S₁ avaliadas. De acordo com Rojas et al. (2009) e Kawuki et al. (2011), a avaliação de diversas progênies S₁ demonstrou que em média a depressão por endogamia pode variar de 24,7 a 89,3% para produtividade de raízes, e de 2,0 a 23,8% para teor de matéria seca nas raízes.

Estes resultados sugerem que a depressão por endogamia (DE) em mandioca varia de acordo com o parental autofecundado, e que é possível obter progresso genético em mandioca por meio de endogamia, uma vez que estes indivíduos transgressivos podem ser cruzados entre si, seguido por uma geração de autofecundação e seleção para consolidar ainda mais a fixação de alelos favoráveis. Entretanto, esta estratégia tem sido pouco explorada nos programas de melhoramento genético, sobretudo no germoplasma oriundo da América Latina. Assim, os objetivos deste estudo foi estimar a depressão por endogamia após uma geração autofecundada em cinco variedades elite de mandioca e avaliar a

possibilidade de obtenção de ganhos genéticos pela seleção de indivíduos transgressivos para diversas características produtivas.

MATERIAL E MÉTODOS

Geração e desenvolvimento das famílias S₁

Cinco variedades elite de mandioca, sendo duas cultivares da Embrapa Mandioca e Fruticultura (BRS Formosa e BRS Mulatinha), três variedades locais (Mani Branca, Fécula Branca, Cascuda), amplamente cultivadas no Brasil foram utilizadas como parentais (S₀) para gerar as progênies S₁. As autofecundações foram realizadas artificialmente (2010) e para cada genótipo os frutos maduros foram cuidadosamente colhidos e colocados em sacos de papel para liberação natural das sementes. Antes de serem colocadas para germinar, as sementes botânicas S₁ não foram tratadas, e deixadas por um período de dois meses armazenado para quebra de dormência. As sementes produzidas foram colocadas para germinar em tubetes de 200 cm³ contendo substrato composto por terra vegetal, fibra de coco e vermiculita na proporção de 2:1:1.

As plantas S₁ oriundas de sementes (*seedlings*) foram plantadas em campo em 2011 em Cruz das Almas, Bahia, Brasil, seguindo os tratos culturais recomendados para a cultura da mandioca (Sousa et al., 2006). No momento da colheita das plantas S₁ (12 meses), o único critério de seleção adotado foi a existência de pelo menos cinco manivas para a implementação do ensaio clonal. Esta seleção pouco restritiva não deve influenciar nas estimativas de depressão endogâmica, considerando que mais de 90% das plantas S₁ foram selecionadas.

Avaliações das progênies S₁ na fase clonal

O ensaio clonal (CET) das progênies S₁ foi plantado na área experimental da Aliança Cooperativa do Amido (Laje, BA), utilizando manivas de 20 cm de comprimento. O delineamento experimental utilizado foi de blocos aumentados com 165 tratamentos não comuns e 5 testemunhas comuns (parentais) distribuídos em seis blocos e parcela com cinco plantas. O espaçamento utilizado foi de 0,9 m entre

linhas e 0,80 m entre plantas. Os tratos culturais foram realizados de acordo com recomendações da cultura (Souza et al., 2006). O número de plantas S_1 avaliadas por progênie oriundas das variedades Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, BRS Mulatinha e Mani Branca foram 30, 57, 13, 31 e 34, respectivamente.

As avaliações agronômicas foram realizadas nas cinco plantas da parcela, sendo coletadas informações sobre a produtividade de raízes (PROD - mensurada em $t.ha^{-1}$); produtividade da parte aérea (PPA - mensurada em $t.ha^{-1}$); índice de colheita (%; razão entre a produtividade de raízes e biomassa total da planta); teor de matéria seca das raízes (MS – mensurada em % utilizando balança hidrostática); produtividade de amido (PROD-AMD - mensurada em $t.ha^{-1}$, considerando o teor de amido e a produtividade total de raízes); e altura de planta (AP – mensurada em metros).

Análise dos dados

As análises de variância foram realizadas considerando o valor médio das cinco plantas/repetição para cada característica avaliada, utilizando o pacote easyanova (Arnhold, 2013) implementado no programa R (R Core Development Team), adotando-se o modelo estatístico: $Y_{ij} = \mu + h_i + r_j + e_{ij}$, em que: Y_{ij} : observação referente ao híbrido i na repetição j ; μ : média geral; h_i : efeito fixo do híbrido i , $i=1,2,3,\dots,10$; r_j : efeito aleatório da repetição j , $j=1,2,3$; e_{ij} : erro experimental $e_{ij} \cap N(0, \sigma^2)$.

O método de Gardner (1965) foi utilizado para obter os componentes genéticos de média nas populações, com base no modelo aditivo dominante, em que as estimativas de médias esperadas das linhagens obtidas ao acaso na população foi $\mu + \alpha = 2\bar{S}_1 - \bar{S}_0$, onde μ é a média geral, α é a estimativa da contribuição acumulativa dos locos em homozigose e à média da população. A estimativa da contribuição dos locos em heterozigose (δ) foi obtida por $\delta = 2(\bar{S}_0 - \bar{S}_1)$. As estimativas da depressão por endogamia (DE), em porcentagem, foi obtida utilizando-se a seguinte fórmula: $DE = ((\bar{S}_0 - \bar{S}_1) / \bar{S}_0) \times 100$ em que: \bar{S}_0 é a média da população original; \bar{S}_1 é a média da população após uma geração de

autofecundação. Nas situações em que a média da geração S_1 foi superior à média da S_0 , a DE foi considerada nula (0).

Os ganhos esperados com a seleção (GS) foram obtidos considerando a média dos cinco melhores indivíduos (S_1) em cada progênie em comparação com a média da geração S_0 e S_1 .

Resultados e Discussão

Análise de variância

O resumo das análises de variância do desempenho dos parentais e progênies S_1 de mandioca para todas as características analisadas encontra-se na Tabela 1. Foram constatadas diferenças significativas para as variedades em todas as características ($p < 0,01$). Por outro lado, diferenças significativas entre gerações ($S_0 \times S_1$) foram observadas para PROD, IC e PROD-AMD ($p < 0,01$) e MS ($p < 0,05$). Interações significativas entre variedades \times gerações foram observadas apenas para PROD e PROD-AMD. Esses resultados evidenciam a existência de variações importantes entre as gerações S_0 e S_1 nas progênies de mandioca avaliadas.

De modo geral, as médias das características PROD, IC e PROD-AMD foram maiores na geração S_0 em comparação com a S_1 . Por outro lado, situação contrária foi observada para MS, na qual a geração S_1 apresentou maiores médias em comparação com a S_0 (Tabela 2).

Tabela 1. Resumo da análise de variância para características produtivas em variedades de mandioca avaliada nas gerações S₀ e S₁.

Fonte de variação	GL ¹	Quadrado médio ²					
		PROD ²	PPA	IC	MS	PROD-AMD	AP
Variedade (V)	4	627,17**	3291,10**	5120,97**	162,83**	230,56**	6,48**
Geração (G)	1	620,55**	66,00 ^{ns}	3010,23**	27,36*	40,71**	0,09 ^{ns}
Bloco	5	16,44 ^{ns}	62,01 ^{ns}	440,04 ^{ns}	69,74 ^{ns}	9,90 ^{ns}	1,20**
V x G	4	272,07**	96,92 ^{ns}	405,23 ^{ns}	30,49 ^{ns}	101,30**	0,35 ^{ns}
Resíduo	180	53,38	9025,12	22377,89	1289,31	880,56	11,75

¹GL: grau de liberdade; ²PROD: produtividade de raízes, PPA: produtividade da parte aérea, IC: índice de colheita, MS: teor de matéria seca das raízes, PROD-AMD: produtividade de amido, AP: altura de planta.

Tabela 2. Médias de características produtivas avaliadas em variedades elite (S₀) e progênies derivadas de autofecundação (S₁), quanto à depressão por endogamia (DE) e estimativas da contribuição dos locos em homozigose ($\mu+\alpha$) e locos em heterozigose (δ).

Produtividade de raízes (PROD) (t/ha)						
S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	$\mu+\alpha$	δ
12,95(a)	12,72(a)	3,99	24,83	1,78	98,19	1,81
35,60(a)	15,95(b)	3,13	29,44	55,2	0	100
10,26(a)	9,92(a)	1,39	50	3,31	96,57	3,43
23,54(a)	18,67(b)	2,64	47,74	20,69	73,92	26,08
16,29(a)	13,70(b)	1,39	40	15,9	81,09	18,91
19,73(a)	14,19(b)			19,38	69,95	30,05
Produtividade da parte aérea (PPA) (t/ha)						
S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	$\mu+\alpha$	δ
4,09(a)	5,45(a)	2,31	11,39	0	100	0
14,32(a)	13,29(a)	3,89	31,94	7,19	92,25	7,75
3,25(a)	3,21(a)	1,11	10,76	1,23	98,75	1,25
20,43(b)	25,42(a)	9,72	56,53	0	100	0
10,82(a)	14,57(a)	3,24	48,89	0	100	0
10,58(a)	12,39(a)			1,68	98,2	1,8

Tabela 2. Cont...

Progênie	Índice de colheita (IC) (%)						
	S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	μ+α	δ
Cascuda	75,39(a)	70,22(a)	47,52	83,33	6,86	92,64	7,36
BRS Formosa	71,65(a)	53,08(b)	18,03	72,88	25,92	65,02	34,98
Fécula Branca	76,23(a)	62,57(b)	35,42	95,36	17,92	78,17	21,83
Mani-Branca	53,94(a)	45,67(b)	10,16	61,5	15,33	81,89	18,11
BRS Mulatinha	61,58(a)	46,28(b)	8,16	77,42	24,85	66,94	33,06
Média geral	67,76(a)	55,56(b)			18,18	76,93	23,07
Progênie	Teor de matéria seca nas raízes (MS) (t.ha ⁻¹)						
	S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	μ+α	δ
Cascuda	29,26(b)	32,14(a)	24,1	36,48	0	100	0
BRS Formosa	33,37(a)	33,14(a)	26,47	37,34	0,69	99,31	0,69
Fécula Branca	29,30(b)	31,31(a)	27,46	37,98	0	100	0
Mani-Branca	32,35(a)	31,81(a)	20,67	36,85	1,67	98,3	1,7
BRS Mulatinha	33,04(a)	34,74(a)	22,86	46,94	0	100	0
Média geral	31,47(b)	32,63(a)			0,47	99,52	0,48
Progênie	Produtividade de amido (PROD-AMD) (t.ha ⁻¹)						
	S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	μ+α	δ
Cascuda	3,21(a)	3,57(a)	0,78	6,5	0	100	0
BRS Formosa	10,24(a)	4,55(b)	0,93	8,95	55,57	0	100
Fécula Branca	2,54(a)	2,68(a)	0,39	16,53	0	100	0
Mani-Branca	6,60(a)	5,22(b)	0,72	14,52	20,91	73,56	26,44
BRS Mulatinha	4,63(a)	4,11(a)	0,25	11,88	11,23	87,35	12,65
Média geral	5,44(a)	4,03(b)			17,54	72,18	27,82
Progênie	Altura da planta (AP) (m)						
	S ₀	S ₁	Mínimo	Máximo	DE	μ+α	δ
Cascuda	0,66(a)	0,81(a)	0,5	1,4	0	100	0
BRS Formosa	1,20(a)	1,09(a)	0,62	1,58	9,17	89,91	10,09
Fécula Branca	0,84(a)	0,77(a)	0,42	1,5	8,33	90,91	9,09
Mani-Branca	1,50(b)	1,77(a)	1,3	2,43	0	100	0
BRS Mulatinha	1,13(a)	1,21(a)	0,72	1,83	0	100	0
Média geral	1,06(a)	1,13(a)			3,5	96,16	3,84

Estimativas de depressão por endogamia e efeitos genéticos

A depressão por endogamia foi considerada nula para algumas características e progênies, a exemplo de PPA (Cascuda, Mani-Branca e BRS Mulatinha), MS (Cascuda, Fécula Branca e BRS Mulatinha), PROD-AMD (MS (Cascuda e Fécula Branca) e AP (Cascuda, Mani-Branca e BRS Mulatinha) (Tabela

2). Neste caso, as progênies S_1 apresentaram médias superiores às da geração S_0 . Resultados semelhantes têm sido relatados na literatura para algumas características, a exemplo da área foliar, peso de sementes e índice de colheita em plantas de milho (Ahmad et al., 2005), na qual quatro progênies apresentaram endogamia nula (valores negativos). Também é possível identificar exemplos desta natureza em características produtivas em mandioca, na qual diversas progênies apresentaram rendimentos superior aos parentais (Rojas et al., 2009). Por outro lado, em quiabeiro a depressão endogâmica em famílias S_2 não foi significativa na maioria dos caracteres agrônômicos avaliados, sendo significativa apenas para altura de planta em um dos cruzamentos realizados (Aware et al., 2014).

Para as características nas quais houve redução significativa das características na geração S_1 (PROD, IC e PROD-AMD – Tabela 2), verificou-se que a depressão por endogamia foi bastante variável nas progênies oriundas das diferentes variedades. Para PROD, a depressão por endogamia foi não significativa nas progênies de Cascuda e Fécula Branca, porém variou de 15,90% a 55,20% nas progênies derivadas de BRS Mulatinha e BRS Formosa, respectivamente. Para IC, a depressão por endogamia não foi significativa apenas na progênie derivada da Cascuda, porém a sua variação foi de 15,33% a 25,92% nas progênies de Mani-Branca e BRS Formosa, respectivamente. Para a característica PROD-AMD a depressão endogâmica foi elevada apenas em Mani-Branca (20,91%) e BRS Formosa (55,57%).

Embora haja dificuldades experimentais para se estabelecer comparações entre diferentes trabalhos, verifica-se que as estimativas da depressão por endogamia do presente estudo foram discordantes em magnitude (mas não em sentido) em relação a estimativas disponíveis na literatura sob outras condições edafoclimáticas. Por exemplo, no trabalho de Rojas et al. (2009), a depressão endogâmica média para PROD foi de 64,0%, com variação de 50,6% (AM337) a 77,8% (AM320), enquanto para PPA variou de 16,4 a 56,5% (média de 37,9%), IC variou de 16,6 a 43,0% (média de 26,5%). MS variou de 0,3 a 8,7% (média de 5,3%). Em estudo mais recente, Kawuki et al. (2011) verificaram depressão endogâmica média de 61,21% para PROD, com variação de 24,7% (TMS30572) a 89,3% (Bamunanika); 24,7% para PPA com variação de 11,0% (TMS30572) a 58,0% (MH95/0469); 33,83% para IC com variação de 4,7% (95/SE-00036) a 77,0%

(Bamunanika); e 13,2% para MS com variação de 2,0% (95/SE-00036) a 23,8% (I92/00067). Portanto, a variação encontrada na depressão por endogamia está relacionada à natureza do caráter e ao grau de divergência entre os genótipos. Porém de modo geral, a depressão endogâmica foi elevada para caracteres produtivos, a exemplo do que ocorreu para PROD e PROD-AMD.

Espera-se que ocorra alta depressão por endogamia em mandioca considerando o sistema reprodutivo da espécie predominantemente realizado por polinização cruzada. Porém, a endogamia média das progênies de mandioca para atributos produtivos foi menor do que aquela observada em espécies tipicamente alógamas como o milho (Cleso et al., 2002; Ahmad et al., 2005). Isto pode ser explicado pela existência de autofecundações naturais (Silva et al., 2003) que eliminam naturalmente parte dos alelos deletérios ao longo das diferentes gerações de reprodução, bem como pela não germinação de sementes ou pela mortalidade de *seedlings* com elevada carga genética, cujos resultados levam a uma subestimação das estimativas de depressão por endogamia (Bison et al., 2004). Além disso, de acordo com Rojas et al. (2009), os genótipos S₁ representam uma amostra imparcial das populações parcialmente endogâmicas, podendo ocorrer uma pequena subestimação da depressão endogâmica.

De acordo com Ceballos et al. (2007a), quando um clone elite é autofecundado ocorrem dois eventos importantes, que são 1) quebra das combinações alélicas (genótipo) dos indivíduos, resultando em alteração fenotípica nas diversas características agrônômicas, e 2) aumento da homozigose dos locos de forma a facilitar a eliminação de alelos indesejáveis, até então encobertos pelo estado heterozigótico do genótipo. Portanto, o uso da autofecundação no melhoramento da mandioca, permitirá a redução da carga genética, e por conseguinte, a melhoria na previsibilidade dos cruzamentos a partir do uso de genótipos contrastantes com alto nível de homozigose.

Do ponto de vista dos efeitos genéticos, as estimativas da depressão por endogamia em mandioca foram menores para MS, PPA e AP em relação aos atributos produtivos, possivelmente porque os efeitos gênicos de dominância têm maior importância para características relacionadas à produtividade de raízes nas variedades autofecundadas, a exemplo do que se observa em outras espécies. Observações semelhantes foram reportadas para produtividade de milho, cuja

depressão endogâmica média foi de 43,1% e 49,1% nos trabalhos de Ahmad et al. (2005) e Cleso et al. (2002), respectivamente. Cleso et al. (2002) ainda observaram que a depressão por endogamia foi maior em populações de base genética mais ampla nunca expostas a endogamia.

Em média, as estimativas da contribuição dos locos em heterozigose (δ) foram mais importantes para as características PROD (média de 30,05% e variação de 1,81 a 100,00%), IC (média de 23,07% e variação de 7,36 a 34,98%) e PROD-AMD (média de 27,82% e variação de 0,00 a 100,00%), muito embora os efeitos de δ , e consequentemente da heterose, tenham sido mais importantes para estas características nas progênies derivadas das variedades BRS Formosa e Mani-Branca. Diferenças nas estimativas de δ são comumente associadas com a natureza genética do caráter, na qual maiores depressões por endogamia são encontradas em características controlados por maior número de alelos dominantes, populações com elevada heterozigosidade, e em populações com alta carga genética, a exemplo de populações não melhoradas (Tabela 2). Estas hipóteses podem explicar o fato da depressão endogâmica e das estimativas dos efeitos dos locos em heterozigosidade do presente trabalho são baixas, considerando que as variedades de mandioca utilizadas nas autofecundações serem variedades melhoradas, que passaram por diversos ciclos de seleção que certamente resultaram na redução da sua carga genética.

Em eucalipto, Bison et al. (2004) verificaram a existência de interação significativa entre clones x gerações ($P < 0,01$), demonstrando que a depressão por endogamia varia entre clones. Por exemplo, a depressão por endogamia para circunferência na altura do peito foi maior em progênies derivadas de três clones e nula para outro clone. Por outro lado, a depressão por endogamia para densidade da madeira foi mais expressiva em diferentes progênies àquelas da característica circunferência na altura do peito.

À exceção da progênie derivada da variedade BRS Formosa, os efeitos aditivos ($\mu + \alpha$) foram mais importantes para todas as características e progênies avaliadas, cuja variação foi de 69,95% (PROD) a 98,20% (PPA). Em milho, Souza Sobrinho et al. (2002) observaram que as estimativas de $\mu + \alpha$ e δ representaram 29,4% e 70,6%, respectivamente a média da produtividade dos híbridos F₁. Em

eucalipto também verificou-se que a contribuição dos locos em homozigose foi consideravelmente mais expressiva do que os locos em heterozigose, especialmente para a característica diâmetro do caule na altura do peito (Bison et al., 2004). Os poucos relatos sobre os efeitos genéticos em mandioca indicam que os resultados do presente trabalho foram semelhantes em relação à predominância dos efeitos aditivos para MS e IC, mas discordantes para a característica PROD (Calle et al., 2005). De acordo com Calle et al. (2005), a proporção da soma dos quadrados associados aos efeitos da capacidade geral (CGC) e específica (CEC) de combinação é um indicativo da importância dos efeitos aditivos e não-aditivos na expressão do caráter. Portanto, ao avaliarem um dialelo entre os 10 clones elite de mandioca em solos ácidos da savana no leste da Colômbia, estes autores verificaram que os efeitos da CEC foram responsáveis por 53% da variação relacionada à produtividade de raízes frescas, tendo, no entanto, predominância de efeitos não-aditivos. Por outro lado, os efeitos da CEC foram menos expressivos para índice de colheita (38%), altura da primeira ramificação (33%) e matéria seca da raiz, tipo de planta e severidade causada por super-alongamento (menos de 20%), apresentando uma maior importância os efeitos genéticos aditivos. Maior importância dos efeitos $\mu+\alpha$ indicam a possibilidade de sucesso na seleção da variação observada nas progênies segregantes, cujos resultados podem-se refletir na extração de linhagens com alto potencial genético.

Mesmo para as características com menor expressão dos locos em homozigose (PROD, IC e PROD-AMD) existe a possibilidade de seleção de plantas para uso em novas gerações de autofecundação. Para PROD, as maiores estimativas de $\mu+\alpha$ foram obtidas para as progênies derivadas de Cascuda (98,19%) e Fécula Branca (96,57%), porém em função da menor média do caráter, estas não são as melhores progênies para avanço na obtenção de linhagens. Maiores valores de PROD, identificados nas progênies derivadas de Mani-Branca e BRS Mulatinha fazem com que estas sejam as populações mais promissoras para obtenção de linhagens, cujas estimativas de $\mu+\alpha$ foram de 73,92% e 81,09%, respectivamente. Já para IC, as maiores estimativas de $\mu+\alpha$ foram obtidas nas progênies derivadas de Cascuda (92,64%), cujos valores de IC foram bastante elevados (acima de 70%). Em valores absolutos, as plantas derivadas de Fécula

Branca, também constituem-se em uma excelente opção para obtenção de linhagens com alto IC (acima de 62% na S_1). Para PROD-AMD as progênies derivadas de Cascuda e Fécula Branca apresentaram as maiores estimativas de $\mu+\alpha$ (100%), entretanto, ainda com baixos valores de produtividade de amido na geração S_1 (3,57 e 2,68 t.ha⁻¹, respectivamente). Neste caso, plantas derivadas das progênies Mani-Branca e BRS Mulatinha são mais indicadas para avanço na obtenção de linhagens considerando maiores valores para produtividade de amido (5,22 e 4,11 t.ha⁻¹, respectivamente), com estimativas de $\mu+\alpha$ acima de 70%. A média das possíveis linhagens após diversas gerações de autofecundação será igual a $\mu+\alpha$, pois os efeitos dos locos em homozigose se anulam naqueles em que há segregação em gerações iniciais de autofecundação, de tal modo que a média das linhagens irá depender apenas dos locos fixados nos parentais.

De modo geral, observou-se que para a maioria de características e progênies de mandioca avaliadas, as estimativas de $\mu+\alpha$ foram altas, como resultado da presença de elevada frequência de alelos favoráveis. Este fato, certamente viabiliza a continuidade das autofecundações e seleção de plantas com melhor desempenho agrônômico visando à obtenção de linhagens de mandioca com alto potencial genético e agrônômico.

Em média, a assimetria dos indivíduos S_1 de mandioca sugere uma distribuição relativamente simétrica de suas frequências apenas para a característica MS (Tabela 3). Entretanto, estes valores variaram bastante dependendo da progênie (variação de -2,26 a 0,85). Por outro lado, valores positivos de assimetria para as características PROD, PPA, PROD-AMD e AP indicam distribuições assimétricas com longas caudas para a direita, reforçando a existência de maior número de indivíduos S_1 com menor desempenho agrônômico. Apesar disso, foram identificadas assimetria negativas em algumas famílias para PROD e PROD-AMD. Por outro lado, a assimetria dos indivíduos para a característica IC foi em sua maioria negativa ou com pequenos desvios de simetria em alguns casos, indicando a presença de maior número de S_1 com melhor desempenho em comparação com os parentais. De forma semelhante, Rojas et al. (2009) e Kawuki et al. (2011) também observaram desvios de simetria positivos para PROD, PPA e AP; e desvios negativos para MS e IC.

O número de indivíduos com desempenho significativo acima ou abaixo da média dos parentais (geração S_0) é apresentado na Tabela 3. Apenas a progênie derivada da variedade BRS Formosa não apresentou clones superiores ao seu progenitore para as características PROD e PROD-AMD. Por outro lado, o número de clones superiores foi bastante variável entre as progênies para as diferentes características. Apesar disso, estes resultados indicam a possibilidade de selecionar os melhores indivíduos dentro de cada progênie de mandioca, para obtenção de ganhos genéticos neste tipo de população. Rojas et al. (2009) também observaram a possibilidade de seleção de indivíduos S_1 com melhor desempenho agrônômico para produtividade de raízes de mandioca em relação aos parentais em duas de oito famílias (AM336 e AM337).

Tabela 3. Número de indivíduos S_1 com desempenho superior (\uparrow) ou inferior (\downarrow) à média dos parentais (S_0), valores médios e variação da assimetria de distribuição das progênies de mandioca para seis características agrônômicas.

Progênie	PROD		PPA		IC		MS		PROD-AMD		AP	
	\uparrow	\downarrow	\uparrow	\downarrow	\uparrow	\downarrow	\uparrow	\downarrow	\uparrow	\downarrow	\uparrow	\downarrow
Cascuda	8	22	14	16	5	25	20	10	8	22	22	8
	8 *	14	10	12	5	16	9	9	8	13	14	8
BRS Formosa	0	57	16	41	1	56	29	28	0	57	13	74
	0	47	15	26	1	39	25	22	0	46	13	29
Fécula Branca	4	9	3	10	4	9	9	4	4	9	3	10
	2	4	2	4	4	3	2	4	2	3	2	3
Mani-Branca	1	33	20	14	4	30	20	14	2	32	31	3
	1	16	12	14	4	22	15	11	2	16	17	3
BRS	12	19	17	14	6	25	26	5	15	16	20	11
Mulatinha	11	11	8	14	6	15	17	5	9	12	9	11
Assimetria	0,99		1,37		-0,53		-0,18		1,37		0,67	
Min-Max	-	2,2	0,7	1,8	-	0,1	-	0,8	-	2,72	0,2	1,4
	0,27	9	0	0	1,31	5	2,26	5	0,26		0	8

*Nº de indivíduos S_1 entre módulos diferem significativamente da geração S_0 pelo t .

Ganhos genéticos com a seleção

A possibilidade de obtenção de ganhos em populações S_1 , ocorre quando o caráter é controlado por genes de efeito predominantemente aditivo ou de dominância parcial, a exemplo do que foi observado para a maioria das características avaliadas em mandioca. Considerando a possibilidade de continuidade das autofecundações conjuntamente com a seleção dos melhores indivíduos, foram obtidos os ganhos genéticos dentro de cada progênie (Tabela 4). Para as características PROD, PPA, MS, PROD-AMD e AP, as maiores médias foram observadas nas progênies derivadas das variedades BRS Formosa, Mani-Branca e BRS Mulatinha. Por outro lado, para IC os cinco indivíduos selecionados das progênies Cascuda e Fécula Branca apresentaram médias superiores às demais progênies. Ganhos genéticos bastante inferiores foram obtidos por Bison et al. (2004) ao selecionaram os quatro melhores clones em 10 diferentes progênies de eucalipto na geração F_2 . Os ganhos nos melhores clones de eucalipto foram de até 21,65% para diâmetro do caule na altura do peito e 7,60% para densidade da madeira, dependendo da progênie. Os autores ainda reforçaram o fato de que uma das progênies que geraram clones com bom desempenho agrônômico é uma das mais plantadas na região sudeste do Brasil.

De forma concordante com as estimativas de depressão por endogamia, mesmo com a seleção dos cinco melhores indivíduos S_1 na progênie BRS Formosa, os ganhos genéticos foram negativos em comparação com os parentais para PROD, IC e PROD-AMD. Isto evidencia a inexistência de indivíduos transgressivos na geração S_1 para estas características. De modo geral, os ganhos genéticos foram especialmente elevados para as progênies derivadas das variedades Cascuda e Fécula Branca, o que pode ser explicado pelo fato destes parentais apresentarem baixa adaptação local e conseqüentemente baixo potencial produtivo e de crescimento vegetativo. Neste caso, ganhos são expressivos, porém em termos absolutos os valores do caráter ainda são baixos. Contudo, considerando apenas os atributos de maior importância econômica (PROD, MS e PROD-AMD), os indivíduos com as melhores médias para estes caracteres estão presentes nas progênies derivadas de BRS Formosa, Mani-Branca e BRS Mulatinha (Tabela 4). Neste caso, desconsiderando o efeito de endogamia, os ganhos genéticos dos

melhores indivíduos S_1 em comparação com os parentais variou de 14,05 a 71,28% para PROD; 9,41 a 18,96% para MS e de 2,45 a 87,82% para PROD-AMD.

Tabela 4. Ganho genético com a seleção dos cinco melhores indivíduos dentro de cada progênie em comparação com os parentais (S_0) e populações autofecundadas (S_1).

Progênie	PROD (t.ha ⁻¹)			PPA (t.ha ⁻¹)		
	\bar{X}_5^1	GS%(S_0)	GS%(S_1)	\bar{X}_5	GS%(S_0)	GS%(S_1)
Cascuda	19,62	51,54	54,28	8,88	117,07	62,9
BRS Formosa	28,08	-21,12	76,06	28,3	97,65	112,97
Fécua Branca	20,99	104,54	111,55	6,94	113,6	116,26
Mani-Branca	26,85	14,05	43,8	40,96	100,48	61,13
BRS Mulatinha	27,9	71,28	103,66	30,56	182,48	109,77
Progênie	IC (%)			MS (%)		
	\bar{X}_5	GS%(S_0)	GS%(S_1)	\bar{X}_5	GS%(S_0)	GS%(S_1)
Cascuda	76,93	2,05	9,56	35,25	20,46	9,66
BRS Formosa	68,67	-4,16	29,37	36,51	9,41	10,17
Fécua Branca	77,44	1,59	23,77	34,85	18,96	11,32
Mani-Branca	55,23	2,38	20,92	36,29	12,18	14,08
BRS Mulatinha	66,99	8,78	44,74	38,7	17,12	11,39
Progênie	PROD-AMD (t.ha ⁻¹)			AP (m)		
	\bar{X}_5	GS%(S_0)	GS%(S_1)	\bar{X}_5	GS%(S_0)	GS%(S_1)
Cascuda	5,19	61,74	45,43	1,2	82,42	48,64
BRS Formosa	8,06	-21,33	77,05	1,49	23,83	36,33
Fécua Branca	6,06	138,66	126,19	1,05	25,24	36,62
Mani-Branca	8,08	22,45	54,83	2,25	49,73	26,89
BRS Mulatinha	8,7	87,82	111,58	1,66	47,08	37,36

¹ \bar{X}_5 : média dos cinco melhores indivíduos em cada progênie; GS%(S_0) e GS%(S_1): ganho genético dos cinco melhores indivíduos em %, em comparação com as gerações S_0 e S_1 , respectivamente.

Em estudo realizado em Uganda, Kawuki et al. (2011) autofecundaram seis variedades elites e observaram que alguns indivíduos S_1 apresentaram médias superiores aos parentais S_0 em 55%, 84% e 39% para as características PROD, PPA e IC, respectivamente, embora em todas as famílias, a média da S_1 tenha sido menor do que a dos parentais.

Considerando que estas estimativas baseiam-se em plantas S_1 individuais, é importante confirmar o potencial genético destas plantas em gerações subsequentes (ensaios clonais, preliminares e avançados de produção) em comparação com os parentais, para que seu uso possa ser feito de forma segura dentro do sistema de produção da mandioca ou mesmo em gerações subsequentes de autofecundação.

Perspectivas para o melhoramento genético

Em mandioca existem poucos relatos sobre a obtenção de estimativas de depressão por endogamia, e em sua maioria os trabalhos envolvem populações/variedades não cultivadas no Brasil (Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011). Por outro lado, juntamente com a predição do potencial produtivo de linhagens e a determinação da variação genética presente nas populações autofecundadas, a estimativa de $\mu + \alpha$ orienta os melhoristas na tomada de decisões sobre as populações segregantes mais promissoras, para melhor exploração dos efeitos aditivos e dominantes da espécie. A melhoria no desempenho de linhagens de mandioca pode trazer impactos positivos seja para continuidade das autofecundações e posterior extração de linhagens para uso per se ou como parentais para geração de híbridos contrastantes.

Além disso, considerando que poucas variedades ocupam a maior parte da área plantada com a cultura da mandioca no Brasil, por apresentarem alta estabilidade produtiva e características agronômicas superiores, torna-se necessário conhecer a variação existente na depressão endogâmica destas variedades, para verificar a viabilidade de seleção de plantas superiores destas variedades, considerando a presença de elevado número de alelos favoráveis para produtividade de raízes e resistência a doenças. Como resultado, verificou-se a possibilidade de se obterem ganhos genéticos bastante elevados para todas as características na maioria das progênies de mandioca. Caso os ganhos genéticos obtidos com a seleção das cinco melhores progênies de mandioca sejam confirmados à partir dos ensaios avançados de avaliação clonal, será evidenciado que o controle genético das características produtivas de mandioca possuem grau médio de dominância menor do que 1, e que a autofecundação pode ser

classificada como uma nova estratégia para obtenção de clones superiores em mandioca.

Outra grande vantagem da exploração da autofecundação em mandioca refere-se à possibilidade de obtenção de linhagens homozigóticas. Estas linhagens podem facilitar a conservação do germoplasma de *M. esculenta*, que hoje é feita predominantemente *ex situ* em campo ou *in vitro*, com sérios riscos de perdas em função de problemas climáticos (campo) ou possuem um elevado custo de manutenção (*in vitro*). Neste caso, a conservação poderia ser feita na forma de sementes, com preservação integral do genótipo dos indivíduos a exemplo do que ocorre em espécies autógamas. A propagação na forma de sementes também poderia contribuir para acelerar o processo de limpeza viral e outras doenças de forma prática, rápida e com baixo custo, bem como permitir um intercâmbio de germoplasma de mandioca mais fácil entre diferentes países e instituições.

Outro aspecto importante da incorporação da endogamia em mandioca refere-se à descoberta de mutações naturais ou induzidas que possam trazer benefícios relevantes para a indústria de amido, a exemplo do que ocorreu com o amido *waxy* (Ceballos et al., 2007b), ou mesmo vantagens agronômicas competitivas, como resistência a pragas e doenças. Características que possam trazer vantagens competitivas no processo de modificação do amido para as mais diversas aplicações industriais, identificados por meio da análise dos grãos de amido (formato, tamanho, granulometria, comportamento em diferentes modificações químicas e físicas) ou mesmo por meio da propriedade da pasta, poderão resultar em ganhos econômicos importantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMAD, S.; KHAN, M.S.; SWATI, M.S.; SHAH, G.S.; KHALIL, I.H. A study on heterosis and inbreeding depression in sunflower (*Helianthus annuus* L.). **Songklanakarin Journal Science of Technology**, v.27, p.1-8, 2005.
- ARNHOLD, E. Package in the R environment for analysis of variance and complementary analyses. **Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science**, v. 50, p. 488-492, 2013.

AWARE, S.A.; DESHMUKH, D.T.; THAKARE, S.V.; ZAMBRE, S.M. Heterosis and inbreeding depression studies in Okra (*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench). **International Journal of Current Microbiology and Applied Science**, v.3, p.733-747, 2014.

BISON, O.; AGUIAR, A.M.; REZENDE, G.D.S.P.; RAMALHO, M.A.P. Inbreeding depression in *Eucalyptus* clones. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.4, p.459-464, 2004.

CALLE, F.; PEREZ, J.C.; GAITÁN, W.; MORANTE, N.; CEBALLOS, H.; LLANO, G.; ALVAREZ, E. Diallel inheritance of relevant traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) adapted to acid-soil savannas. **Euphytica**, v.144, p.177–186, 2005.

CEBALLOS, H.; IGLESIAS, C.A.; PÉREZ, J.C.; DIXON, A.G.O. Cassava breeding: opportunities and challenges. **Plant Molecular Biology**, v.56, p.503-516, 2004.

CEBALLOS, H.; PÉREZ, V.; JUAN, C.; IGLESIAS, F.; CARLOS, ARIEL.; FREGENTE, M.; CALLE, F.; JARAMILLO O.G.; MORANTE, N.; LÓPEZ, J. The use of doubled-haploids in cassava breeding. In: Howeler, R.H. (ed.). **Cassava research and development in Asia: Exploring new opportunities for an ancient crop**: Proceedings of the seventh regional workshop held in Bangkok, Thailand, Oct 28-Nov 1, 2002. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cassava Office for Asia, Bangkok, TH. p. 150-160, 2007a.

CEBALLOS, H.; SÁCHEZ, T.; MORANTE, N.; FREGENTE, M.; DUFOUR, D.; SMITH, A.M.; DENYER, K.; PÉREZ, J.C.; CALLE, F.; MESTRES, C. Discovery of amylose-free starch mutant in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.55, p.7469-7476, 2007b.

CLESO, A.P.P.; SANTOS, M.X.; CRUZ, C.D.; PARENTONI, S.N.; OLIVEIRA, P.E.; GUIMARÃES, H.G.; GAMA, E.E.G.; SILVA, Á.E.; CARVALHO, H.W.L.; JÚNIOR,

P.A.V. Inbreeding depression of 28 maize elite open pollinated varieties. **Genetics and Molecular Biology**, v.25, p.12-14, 2002.

FAO. **Food Agriculture Organization**. Disponível em: <http://faostat.fao.org/site/339/default.aspx>. Acesso em: 13 de fevereiro, 2014.

FUKUDA, W.M.G.; SILVA, S.O.; IGLESIAS, C. CASSAVA BREEDING. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.2, p. 617-638, 2002.

GARDNER, C.O. Teoria de genética estadística aplicable as las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. **Fitotecnica Latinoamericana**, v.2, p.11-22, 1965.

HANNAH, L.C. Starch biosynthesis and genetic potential. In: Murphy, C.F.; Peterson, D.M. (Eds.). **Designing Crops for Added Value**. American Society of Agronomy, Madison, WI, 2000, p. 181-199.

KAWUKI, R.S.; NUWAMANYA, E.; LABUSCHAGNE, M.T.; HERSELMAN, L.; FERGUSON, M. Segregation of selected agronomic traits in six S₁ cassava families. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.3, p. 154-160, 2011.

KELLER, L.F.; WALLER, D.M. Inbreeding effects in wild populations. **Trends in Ecology & Evolution**, v.17, p.230-241, 2002.

OLIVEIRA, E.J.; RESENDE, M.D.V.; SANTOS, V.S.; FERREIRA, C.F.; OLIVEIRA, G.A.F.; SILVA, M.S.; OLIVEIRA, L.A.; AGUILAR-VILDOSO, C.I. Genome-wide selection in cassava. **Euphytica**, v.187, p.263–276, 2012.

OLIVEIRA, E.J.; SANTANA, F.A.; OLIVEIRA, L.A.; SANTOS, V.S. Genetic parameters and prediction of genotypic values for root quality traits in cassava using REML/BLUP. **Genetics and Molecular Research**, v.13, p.6683-6700, 2014.

ROJAS, M.C.; PÉREZ, J.C.; CEBALLOS, H.; BAENA, D.; MORANTE, N.; CALLE, F. Analysis of inbreeding depression in eight S1 cassava families. **Crop Science**, v.49, p.543-548, 2009.

SCHONS, A.; STRECK, N.A.; STORCK, L.; BURIOL, G.A.; JUNIOR ZANON, A.; PINHEIRO, D.G.; KRAULICH, B. Arranjos de plantas de mandioca e milho em cultivo solteiro e consorciado: crescimento, desenvolvimento e produtividade. **Bragantia**, v.68, p.155-167, 2009.

SHEELA, M.N.; RADHIKA, V.S.; JOHN, K.S.; ABRAHAM, K. Variation in crude protein, dry matter and starch in inbred and backcross lines of cassava. **Journal of Root Crops**, v.34, p.115-119, 2008.

SILVA, R.M.; BANDEL, G.; MARTINS, P.S. Mating system in an experimental garden composed of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) ethnovarieties. **Euphytica**, v.134, p.127–135, 2003.

SOUZA SOBRINHO, F.; RAMALHO, M.A.P.; SOUZA, J.C. Alternatives for obtaining double cross maize hybrids. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v.1, p.70-76, 2002.

SOUZA, L.S., FARIAS, R.N. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca**. Cruz das Almas – BA. Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 817 p., 2006.

TROYER, A.F. Adaptedness and heterosis in corn and mule hybrids. **Crop Science**, v.46, p.529–543, 2006.

ARTIGO 2

Depressão endogâmica para severidade causada por doenças foliares em mandioca¹

¹Artigo a ser submetido ao Comitê Editorial do periódico científico Euphytica, em versão na língua inglesa.

Depressão endogâmica para severidade causada por doenças foliares em mandioca

RESUMO: O estudo de populações endogâmicas em mandioca tem sido pouco explorada nos programas de melhoramento genético. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos da depressão endogâmica (DE) em famílias S_1 para resistência a doenças foliares e selecionar indivíduos transgressivos. Cinco variedades de mandioca (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca e BRS Mulatinha) foram autofecundadas e as famílias S_0 e S_1 foram avaliadas quanto à severidade causada pela mancha branca (MB), mancha parda (MP) e queima das folhas (QF) em condições de campo. Foram identificadas diferenças entre as famílias S_1 , bem como entre gerações ($S_0 \times S_1$) para as três doenças. Ampla variação na severidade da MB (2,16 – 93,38%), MP (15,31 – 69,39%) e QF (15,70 – 53,64%), evidenciaram a presença de DE nas famílias S_1 , que em média foi de 12,61% (MB), 13,72% (MP) e 15,92% (QF). As estimativas médias de contribuição dos locos homozigóticos ($\mu + \alpha$) foram de maior magnitude em comparação com os locos heterozigóticos (δ) para todas as doenças e famílias avaliadas. Mesmo na presença de DE foi possível selecionar indivíduos S_1 resistentes, de tal modo que a redução na severidade das doenças com base na seleção dos cinco indivíduos mais resistentes foi de 75,80% (S_1 -BRS Formosa) para MB; 38,64% (S_1 -Cascuda) para MP; e de 33,51% (S_1 -Cascuda) para QF. Estes resultados demonstram a predominância de efeitos genéticos aditivos, bem como a possibilidade de seleção de indivíduos transgressivos em famílias S_1 para aumento da resistência a doenças foliares da mandioca.

Palavras-chave: ganhos genéticos, melhoramento, seleção, endogamia.

Inbreeding depression for severity caused by leaf diseases in cassava

ABSTRACT: The study of the inbred populations in cassava has been little exploited by breeding programs. Thus, the objective of this study was to evaluate the effects of inbreeding depression (ID) in S_1 families for resistance to leaf diseases and to select transgressive individuals. Five cassava varieties (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca and BRS Mulatinha) were self-pollinated and the families S_0 and S_1 were evaluated for severity caused by white leaf spot (MB), brown leaf spot (MP) and blight leaf spot (QF) under field conditions. Differences among S_1 families were identified, as well as differences among self-pollination generations ($S_0 \times S_1$) for all three diseases. Wide variation of MB (2.16 – 93.38%), MP (15.31 – 69.39%) and QF (15.70 – 53.64%) severity highlighted the occurrence of DE in S_1 families, which averaged 12.61% (MB), 13.72% (MB) and 15.92% (QF). Mean estimates of homozygous loci contribution ($\mu + \alpha$) were of higher magnitude as compared with heterozygous loci (δ) for all diseases and families. Even in the occurrence of DE it was possible to select more resistant S_1 individuals, in a way that the reduction in the severity of diseases based on the selection of the five most resistant individuals was of 75.80% (S_1 -BRS Formosa) for MB; 38.64% (S_1 -Cascuda) for MP; and 33.51% (S_1 -Cascuda) for QF. These results demonstrate the predominance of additive genetic effects, as well as the possibility of selection of transgressive individuals in S_1 families for increasing the resistance to cassava leaf diseases.

Keywords: genetic gains, breeding, selection, inbreeding.

INTRODUÇÃO

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é utilizada como fonte de carboidrato para milhões de pessoas (FAO, 2013), tendo como vantagens a boa capacidade de adaptação edafoclimática (cultivada entre 500 a 2000 mm de precipitação) e de suportar longos períodos de seca e condições diversas de clima e solo (Aina et al., 2007). Isto faz com que a mandioca consiga produzir razoavelmente bem onde outras culturas poderiam fracassar (El-Sharkawy, 2007). De acordo com Chemonges et al. (2013), a mandioca é um alimento básico para milhões de pessoas no mundo, sendo assim, considerada como uma cultura de segurança alimentar.

As raízes tuberosas são o principal produto comercial da mandioca, e embora possam ser mantidas no campo por até três anos (Lebot, 2009), as plantas tendem a sofrer com as mais diversas intempéries ambientais, sobretudo ataque de pragas e doenças, que podem reduzir o potencial produtivo da lavoura. Assim como qualquer outra espécie vegetal, a mandioca é atacada por diversos patógenos, que afetam tanto a parte aérea quanto as raízes. Recentemente diversas doenças foliares, como a mancha branca (*Passarola manihotis*), mancha parda (*Passalora henningsii*) e queima das folhas (*Passarola vicosae*) têm reduzido o potencial produtivo e o teor de matéria seca nas raízes em diversas regiões produtoras do Nordeste brasileiro. Como existem poucos produtos químicos registrados para o controle destas doenças, além do elevado custo e dificuldade de aplicação destes defensivos em plantios com idade superior a três meses (pela elevada cobertura vegetal), a principal medida recomendada para o controle destas doenças da parte aérea tem sido o uso de variedades resistentes.

Do ponto de vista do melhoramento genético para resistência a doenças, maior ênfase tem sido dada ao controle de viroses, como o *cassava brown streak disease* – CBSD e *cassava mosaic disease* – CMD, utilizando melhoramento clássico (Kaweesi et al., 2014; Ariyo et al., 2015), estratégias biotecnológicas (Zhang et al., 2005; Rabbi et al., 2014; Carmo et al., 2015) ou a combinação de ambas as estratégias (Okogbenin et al., 2012). Doenças como a podridão radicular da mandioca também têm ganhado bastante atenção da pesquisa (Onyeka et al.,

2005; Oliveira et al., 2013; Vilas Boas et al., 2016). Contudo, poucos estudos têm sido realizados para o controle das doenças causadas por espécies do gênero *Passalora*. De modo geral, os programas de melhoramento genético para resistência a doenças, utilizam a seleção recorrente fenotípica (SRF) como principal método de melhoramento. Como a mandioca tem sua propagação comercial predominantemente assexuada (conhecido como plantio de manivas), são necessários vários anos de multiplicação do material vegetal para que os clones gerados possam ser avaliados em diversos ambientes. Ceballos et al. (2016), utilizaram dados de 14 anos de avaliação com mais de 20 mil genótipos gerados pela SRF avaliados em ensaio clonal de produtividade (CET) (linha única de manivas derivadas de uma única planta), onde os dados de cada genótipo avaliado na fase clonal foram utilizados para prever as probabilidades de cada genótipo atingir a fase final de ensaios uniformes de produtividade (EUP). Neste estudo foram estimados os valores genéticos com base no índice de seleção utilizado no programa de melhoramento, e os autores concluíram que alguns genótipos eram melhores progenitores do que outros (exemplo, elevado número de suas progênies atingiram o EUP), sugerindo importantes variação nos valores genéticos dos progenitores. Por outro lado, os valores obtidos pelos índices de seleção na fase CET não foram eficientes para prever quais genótipos tinham probabilidade de atingir a fase, indicando que a grande variação existente dentro das famílias tende a mascarar os verdadeiros valores genéticos dos progenitores. Estes autores ainda sugeriram o uso de progenitores parcialmente endogâmicos (populações S_1 ou S_2) como uma estratégia de contornar a baixa predição dos valores genéticos.

A endogamia é o efeito do cruzamento natural ou artificial entre indivíduos aparentados ou que tenham algum grau de parentesco entre si, associado com aumento da homozigose, de forma a expor o efeito de alelos deletérios recessivos, ou reduzir a vantagem dos indivíduos heterozigóticos para caracteres relacionados à performance agrônômicos e fisiológicos, resultando na depressão endogâmica para algumas características (Charlesworth e Charlesworth, 1987; Keller e Waller, 2002). A depressão endogâmica ocorre pelo aumento da expressão de alelos recessivos deletérios, cuja expressão é reprimida na sua forma heterozigótica.

Diversos trabalhos da literatura têm reportado o desenvolvimento de populações endogâmicas em mandioca (Ceballos et al., 2004, 2007a; Sheela et al.,

2008; Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011, Freitas et al., 2016). Os principais resultados demonstram que as estimativas de depressão endogâmica variam principalmente em função da característica avaliada e da carga genética dos progenitores autofecundados, como resultado de alguns processos evolutivos ao qual foram submetidos. Por exemplo, a avaliação de diversas progênies S_1 de mandioca demonstrou que em média a depressão endogâmica variou de 1,78% a 89,3% para produtividade de raízes; de 0,0 a 23,8% para teor de matéria seca nas raízes; e de 6,86% a 44,5% para índice de colheita (Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011; Freitas et al., 2016).

Embora a endogamia tenha sido apontada como um estado que conduz à redução do desempenho agrônômico das progênies, o uso de linhagens endogâmicas para exploração do vigor híbrido em espécies como o milho é um exemplo de sucesso na exploração destes efeitos. Especificamente em mandioca, fenótipos de interesse expressos em homozigose têm sido relatados a exemplo do gene *waxy* (Ceballos et al., 2007b). Além disso, existem relatos de clones S_1 transgressivos com melhor desempenho agrônômico em relação às populações S_0 para as características altura da planta, teor de matéria seca, e produtividade da parte aérea, raízes e amido (Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011; Freitas et al., 2016). Portanto, como os programas de melhoramento genético de mandioca se aproveitam da possibilidade de combinar a propagação sexuada com a assexuada para o desenvolvimento de novas cultivares, uma vez identificada um clone superior, pode-se utilizar a propagação vegetativa para fixar o genótipo, e assim utilizar todos os seus efeitos genéticos (Bisognin, 2011).

Os estudos sobre depressão endogâmica tem demonstrado grande potencial de uso e exploração para maximização da exploração de diferentes efeitos genéticos para características produtivas em mandioca. Contudo, estudo de depressão endogâmica não têm sido realizado para resistência a doenças. Por outro lado, é importante compreender a contribuição da reprodução sexual para a variação genética da resistência das progênies S_1 contra o ataque de patógenos, considerando que a resposta das plantas depende da interação dos genes de resistência como uma importante estratégia de defesa (Johnson et al., 2009; Bello-Bedoy e Núñez-Farfán, 2011). Em algumas espécies como cabaça selvagem (Stephenson et al., 2004) e estramônio (Bello-Bedoy e Núñez-Farfán, 2011)

observaram-se que linhagens endogâmicas foram mais atacadas por diferentes tipos de inimigos naturais, tais como herbívoros, fungos, bactérias e vírus, gerando a hipótese de que o aumento da endogamia pode resultar em maior susceptibilidade a estes inimigos naturais, e com isso também estar sujeito aos efeitos negativos da depressão endogâmica. No entanto, o efeito negativo da endogamia para resistência a pragas não deve ser generalizado, pois estudos têm demonstrado que o aumento na homozigose em algumas espécies vegetais pode resultar em efeitos adversos nas progênies, ou seja, plantas que se comportam como suscetíveis e resistentes a diferentes tipos de pragas/patógenos (Stephenson et al., 2004). Uma provável explicação deste fenômeno refere-se às mudanças na expressão fenotípica de determinadas características que afetam a interação planta-patógeno (Delphia et al., 2009).

Considerando os importantes danos econômicos causados pela mancha branca, mancha parda e queima das folhas no Brasil, e a pequena ênfase dada à resistência a estas doenças nos programas de melhoramento genético da mandioca, este estudo teve como objetivos estimar a depressão endogâmica em cinco populações S_1 derivadas da autofecundação de variedades elite de mandioca, além de avaliar a possibilidade de obtenção de ganhos genéticos pela seleção de indivíduos transgressivos.

MATERIAL E MÉTODOS

Geração e desenvolvimento das famílias S_1

Cinco variedades elite de mandioca foram autofecundadas artificialmente em 2010, sendo duas cultivares da Embrapa Mandioca e Fruticultura (BRS Formosa e BRS Mulatinha), três variedades locais com amplo cultivo no território brasileiro (Mani Branca, Fécula Branca, Cascuda). Os frutos maduros obtidos da autofecundação dos progenitores (S_0) foram cuidadosamente colhidos e colocados em sacos de papel para liberação natural das sementes. Antes de serem colocadas para germinar, as sementes botânicas S_1 não foram tratadas e foram deixadas por um período de dois meses armazenadas para quebra de dormência. As sementes

produzidas foram colocadas para germinar em tubetes 200 cm³ contendo substrato composto por terra vegetal fibra de coco e vermiculita na proporção de 2:1:1.

As plantas S₁ oriundas de sementes (*seedlings*) foram plantadas em campo em 2011 em Cruz das Almas, Bahia, Brasil, seguindo os tratos culturais recomendados para a cultura da mandioca. No momento da colheita das plantas S₁ (12 meses) o único critério de seleção adotado foi a existência de pelo menos cinco manivas para a implementação do ensaio clonal (CET). Esta seleção pouco restritiva não deve influenciar nas estimativas de depressão endogâmica, considerando que mais de 90% das plantas S₁ foram selecionadas.

Avaliações dos progenitores e famílias S₁ na fase clonal

Os CET das famílias S₁ foram plantadas na área experimental da Aliança Cooperativa do Amido (Laje, Bahia, Brasil) em agosto de 2012, utilizando estacas de 20 cm. O delineamento experimental foi em blocos aumentados, com 165 tratamentos não comuns e 5 tratamentos comuns (progenitores) em seis blocos, utilizando parcelas com cinco plantas. O espaçamento utilizado foi de 0,9 m entre linhas e 0,80 m entre plantas. O manejo da cultura foi realizado de acordo com as recomendações para a mandioca (Souza e Farias, 2006). O número de plantas das famílias S₁ derivadas da Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, BRS Mulatinha, e Mani-Branca foram 30, 57, 13, 31 e 34, respectivamente.

As avaliações de severidade de doenças foram realizadas em julho de 2013, sendo que a severidade causada pela mancha-parda e queima das folhas foi realizada em todas as plantas da parcela, de acordo com escala de notas variando de 0 a 5, em que: 0 - sem sintomas nas folhas; 1 - sintomas brandos nas folhas do terço inferior; 2- manchas foliares no terço inferior, e presença de amarelecimento em poucas folhas afetadas; 3 - manchas foliares no terço inferior e médio da planta, e presença de amarelecimento na maioria das folhas afetadas; 4 - manchas foliares distribuídas por toda a planta, além de amarelecimento e queda das folhas do terço inferior; e 5 - desfolha completa da planta. Por outro lado, a mancha branca foi avaliada com uso de escala de nota variando de 0 a 6, em que: 0 - sem sintomas nas folhas; 1- presença de poucas folhas afetadas no terço inferior da planta; 2 – presença de sintomas severos, com mais de 50% de folhas afetadas no terço

inferior da planta; 3 - manchas foliares no terço inferior e médio da planta; 4 - manchas foliares distribuídas por toda a planta; 5 - manchas foliares distribuídas por toda a planta, além de amarelecimento e/ou queda das folhas do terço inferior; 6 - desfolha completa da planta.

Análise de Dados

Os dados obtidos a partir da escala de notas foram convertidos em Índice de Doença (ω), de acordo com Czermaink (1999). As análises de variância dos dados foram realizadas para cada doença, utilizando o pacote lme4 implementado no programa R (Bates et al., 2015), adotando-se o modelo estatístico: $Y_{ij} = \mu + \beta_j + \tau_i + e_{ij}$, em que Y_{ij} : é a resposta do i -ésimo tratamento no j -ésimo bloco; μ : é a média geral comum às observações; β_j : é o efeito do j -ésimo bloco; τ_i : é o efeito do i -ésimo tratamento ($i=1, \dots, p, p+1, \dots, p+t$, sendo p o número de progênies ou novos tratamentos, t o número de testemunhas e $p+t=v$, o número total de tratamentos); e e_{ij} : é o erro experimental aleatório associado à parcela com o i -ésimo tratamento, no j -ésimo bloco, com média zero e variância σ_e^2 ($R=I\sigma_e^2$). Os efeitos de blocos e tratamentos foram considerados aleatórios e fixos, respectivamente, assumindo-se independência entre μ , β_j , τ_i e e_{ij} , e $\beta_j \sim N(0, \sigma_b^2)$ e $e_{ij} \sim N(0, \sigma_e^2)$.

A assimetria dos dados foi dada por: $\gamma_1 = \mu_3 / \mu_2^{3/2}$ em que μ_2 e μ_3 são os segundo e terceiro momentos centrais (Yau, 2013). A assimetria negativa e positiva indica que a média dos valores dos dados é menor ou maior do que a média geral, respectivamente [portanto, quando a distribuição dos dados tem inclinação para direita, a assimetria é positiva e quando a inclinação é para a esquerda a assimetria é negativa.]

O método de Gardner (1965) foi utilizado para obter os componentes genéticos de média nas populações, com base no modelo aditivo dominante, em que as estimativas de médias esperadas das linhagens obtidas ao acaso na população foi $\mu + \alpha = 2\bar{S}_1 - \bar{S}_0$, em que μ é a média geral, [α é a estimativa da

contribuição cumulativa dos locos em homozigose]. A estimativa da contribuição dos locos em heterozigose (δ) foi obtida por $\delta=2(\bar{S}_0-\bar{S}_1)$. As estimativas da depressão endogâmica (DE), em porcentagem foi obtida utilizando-se a seguinte fórmula: $DE=((\bar{S}_0-\bar{S}_1)/\bar{S}_0)\times 100$, em que: \bar{S}_0 é a média da população original; \bar{S}_1 é a média da população após uma geração de autofecundação. Como a seleção teve o objetivo de selecionar progênies com menor severidade, a seleção foi direcionada para obtenção de progênies com menor média de severidade de doenças foliares. Nas situações em que a média da geração S_1 foi inferior à média da S_0 , a DE foi considerada nula (0).

Os ganhos esperados com a seleção (GS) foram obtidos considerando a média dos cinco melhores indivíduos em cada família, em comparação com a média da geração S_0 e S_1 .

RESULTADOS

Análise de Variância

O resumo da análise de variância do desempenho dos progenitores e suas respectivas famílias S_1 quanto às doenças foliares é apresentado na Tabela 1. O comportamento dos progenitores quanto à severidade das doenças foliares foi diferente para as três doenças, embora a significância para mancha parda tenha sido menor ($p<0,07$). De forma semelhante, foram identificadas diferenças importantes entre gerações de autofecundação ($S_0 \times S_1$) para as três doenças foliares, porém para mancha branca a diferença entre gerações apresentou menor significância ($p<0,07$). Estas observações evidenciam a presença de variância nas famílias analisadas, sobretudo para estas três doenças da parte aérea da mandioca. Por outro lado, o comportamento dos progenitores ao longo das gerações foi bastante estável, considerando a inexistência de interação significativa entre progenitores \times gerações de autofecundação.

Tabela 1. Resumo da análise de variância para severidade de doenças foliares das famílias de mandioca em gerações S₀ e S₁.

Fonte de variação	GL ¹	Quadrado médio ²		
		MB	MP	QF
Progenitor	4	2631,94**	98,45 ⁺	107,20*
Geração	1	588,22 ⁺	192,79*	443,68**
Bloco	5	336,70 ^{ns}	90,94 ^{ns}	150,09*
Progenitor x Geração	4	116,26 ^{ns}	33,43 ^{ns}	45,10 ^{ns}
Resíduo	180	177,24	44,80	43,92

¹GL: grau de liberdade; ²MB: mancha branca, MP: mancha parda, QF: queima das folhas; ns, +, *, **: não-significativo e significativo a 7, 5 e 1% de probabilidade, de acordo com o teste de F.

Estimativas de depressão endogâmica e efeitos genéticos

As médias da severidade para as três doenças foliares foram mais elevadas em comparação com os progenitores em praticamente todas as famílias S₁ (Tabela 2). Uma exceção foi observada na família S₁ derivada da variedade BRS Formosa, na qual a média da S₁ foi menor do que a S₀ para mancha branca. A diferença entre os progenitores e S₁, para a severidade causada pelas doenças foliares foi mais discrepante para mancha branca, cuja variação foi de 26,64 % (S₀-BRS Formosa) a 60,79 % (S₀-Mani-Branca). Para as demais doenças a variação entre os progenitores foi de 19,74% (S₀-Cascuda) a 29,95% (S₀-Mani Branca) para mancha parda e de 26,95% (S₀-Fécua Branca) a 32,93% (S₀-Mani Branca) para queima das folhas. Estes resultados demonstram, portanto, que os diferentes progenitores utilizados possuem diferentes níveis de resistência a doenças foliares, embora particularmente a variedade Mani Branca foi a mais suscetível a todas as doenças foliares. A variedade mais resistente à mancha branca foi a BRS Formosa, enquanto a variedade Cascuda foi mais resistente à mancha parda e queima das folhas.

Tabela 2. Médias, mínimo e máximo observado para severidade de doenças foliares em progenitores (S_0) e famílias autofecundadas (S_1), além dos valores de depressão endogâmica (DE) e estimativas da contribuição de locos homozigóticos ($\mu+\alpha$) e heterozigóticos (δ).

Famílias	Mancha Branca (%)						
	S_0	S_1	Mínimo	Máximo	DE	($\mu+\alpha$)	(δ)
BRS Formosa	26,64(c)	25,88(d)	2,16	53,29	0,00	100,00	0,00
BRS Mulatinha	37,04(b)	46,93(b)	23,55	81,84	26,70	65,19	34,81
Cascuda	42,64(b)	54,63(b)	31,42	93,38	28,12	64,00	36,00
Fécula Branca	37,79(b)	39,30(c)	28,60	83,58	4,00	92,60	7,40
Mani Branca	60,79(a)	65,11(a)	40,62	74,76	7,11	87,56	12,44
Médias	40,98(b)	46,37(a)			12,61	81,87	18,13
Famílias	Mancha Parda (%)						
	S_0	S_1	Mínimo	Máximo	DE	($\mu+\alpha$)	(δ)
BRS Formosa	27,39(a)	29,47(a)	18,66	44,36	7,59	86,81	13,19
BRS Mulatinha	27,31(a)	31,05(a)	24,37	44,36	13,69	78,50	21,50
Cascuda	19,74(b)	28,32(a)	15,31	46,01	43,47	53,50	46,50
Fécula Branca	24,72(a)	25,28(a)	15,52	69,39	2,27	95,67	4,33
Mani-Branca	29,95(a)	30,43(a)	24,37	37,06	1,6	96,89	3,11
Médias	25,82(b)	28,91(a)			13,72	82,27	17,73
Famílias	Queima das Folhas (%)						
	S_0	S_1	Mínimo	Máximo	DE	($\mu+\alpha$)	(δ)
BRS Formosa	31,66(a)	33,91(b)	15,70	41,53	7,11	87,56	12,44
BRS Mulatinha	31,12(a)	34,71(b)	18,44	41,53	11,54	81,25	18,75
Cascuda	27,71(b)	39,14(a)	23,54	53,64	41,25	54,80	45,20
Fécula Branca	26,95(b)	28,53(c)	18,44	41,53	5,86	89,51	10,49
Mani Branca	32,93(a)	37,49(a)	27,01	39,70	13,85	78,31	21,69
Médias	30,07(b)	34,76(a)			15,92	78,28	21,72

^a Médias com a mesma letra em uma fila não são significativamente diferentes entre si ($p < 0,05$)

A média da depressão endogâmica foi similar para a severidade causada pelas três doenças foliares, com variação de 12,61 % (mancha branca) a 15,92% (queima das folhas) (Tabela 2). No entanto, a depressão endogâmica foi bastante variável entre as famílias S_1 avaliadas. Para mancha branca, a depressão endogâmica foi nula para a família S_1 oriunda da variedade BRS Formosa, pois a média da S_1 foi menor em comparação com a S_0 , indicando a presença de plantas com maior resistência na progênie comparado com o comportamento médio da

BRS Formosa. Nas demais famílias S₁, a depressão endogâmica variou de 4,00% (Fécula Branca) a 28,12% (Cascuda).

Em relação à mancha parda e queima das folhas, todas as famílias S₁ apresentaram depressão endogâmica em maior ou menor intensidade, cuja variação foi de 1,60% (Mani Branca) a 43,47% (Cascuda) para mancha parda e de 5,86% (Fécula Branca) a 41,25% (Cascuda) para queima das folhas (Tabela 2). Independente da maior resistência da Cascuda na geração S₀, esta variedade apresentou elevada depressão endogâmica para todas as doenças foliares, indicando a presença de genes de efeito não-aditivo na expressão da resistência às doenças da parte aérea. Outra família S₁ que apresentou elevada depressão endogâmica para as três doenças foliares foi aquela derivada da variedade BRS Mulatinha, i.e., 11,54% (queima das folhas), 13,69% (mancha parda) e praticamente o dobro, 26,70%, para mancha branca.

De forma análoga à depressão endogâmica, as estimativas médias de contribuição dos locos homozigóticos ($\mu+\alpha$) e heterozigóticos (δ) foram semelhantes para as três doenças foliares, porém, $\mu+\alpha$ foi superior a δ , para todas as doenças foliares e famílias avaliadas. Entretanto, $\mu+\alpha$ foi especialmente importante para a S₁-BRS Formosa na qual houve contribuição de 100% dos locos em homozigose para a severidade causada pela mancha branca (Tabela 2). Naturalmente as estimativas de $\mu+\alpha$ foram mais elevadas nas famílias S₁ com menor depressão endogâmica. Assim, elevada contribuição $\mu+\alpha$ (>80%) foi observada para mancha branca nas famílias S₁-Fécula Branca e S₁-Mani Branca; mancha parda nas famílias S₁-BRS Formosa, S₁-Fécula Branca e S₁-Mani Branca; e queima das folhas nas famílias S₁-BRS Formosa, S₁-BRS Mulatinha e S₁-Fécula Branca.

As famílias S₁ derivadas da variedade Cascuda apresentaram a maior contribuição dos locos heterozigóticos (δ) para todas as doenças foliares, i.e., 36,00%, 46,50% e 45,20% para mancha branca, mancha parda e queima das folhas, respectivamente (Tabela 2). Além disso, as famílias S₁ derivadas da variedade BRS Mulatinha apresentaram δ próximas à Cascuda para mancha branca (34,81%), porém menos da metade da contribuição daquela família para mancha parda (21,50%) e queima das folhas (18,75%). Diferentemente, a contribuição dos locos heterozigóticos nas famílias S₁-Mani Branca foram elevadas

apenas para queima das folhas, indicando que mesmo sendo uma variedade bastante suscetível às três doenças foliares, é possível que haja ações gênicas diferentes e complementares para estes grupos de patógenos.

O número de indivíduos das famílias S_1 com severidade causada pelas doenças foliares acima ou abaixo da média dos progenitores S_0 é apresentado na Tabela 3. Todas as famílias S_1 apresentaram indivíduos com severidade significativamente inferior ou superior à média dos seus progenitores (S_0) para todas as doenças foliares. Quando se consideram os indivíduos com menor severidade de doenças, observa-se que praticamente todos estes indivíduos são significativamente diferentes dos progenitores S_0 , sobretudo nas famílias S_1 -BRS Formosa, S_1 -BRS Mulatinha e S_1 -Cascuda. Isto indica que embora haja depressão endogâmica em todas as doenças foliares da mandioca, é possível selecionar indivíduos com menor severidade nas famílias S_1 para as etapas seguintes nos ensaios de competição agrônômica e de resistência a doenças em diferentes ambientes.

Tabela 3. Número de indivíduos S_1 com maior (\uparrow) ou menor severidade (\downarrow) de mancha branca (MB), mancha parda (MP) e queima das folhas (QF), em comparação com a média dos progenitores (S_0), bem como valores médios e variação das distribuições assimétricas das famílias S_1 .

Famílias S_1	MB				MP				QF			
	\uparrow		\downarrow		\uparrow		\downarrow		\uparrow		\downarrow	
BRS Formosa	30	11	27	27	31	13	26	26	42	29	15	15
BRS Mulatinha	21	11	10	10	18	13	13	13	20	11	11	11
Cascuda	15	9	15	15	23	5	7	7	22	20	8	8
Fécula Branca	7	3	6	4	3	3	10	5	3	3	10	6
Mani Branca	23	14	11	11	6	6	28	17	29	0	5	5
Assimetria	0,33				0,02				0,52			
Min-Max	0,04		1,38		0,14		0,98		-3,68		1,94	

O número de plantas S_1 dentro dos módulos diferem significativamente da geração S_0 , com base no teste t.

A assimetria da distribuição das famílias S_1 , de modo geral, indicou distribuição simétrica da severidade causada pelas doenças foliares da mandioca, considerando que os valores de assimetria foram próximos a zero (Tabela 3).

Entretanto, para mancha branca, algumas famílias S_1 apresentaram assimetria de 1,38, indicando a tendência de caudas mais distribuídas à direita, com conseqüente maior severidade de doença. Por outro lado, para queima das folhas, observou-se que algumas famílias S_1 apresentaram distribuições opostas (algumas mais à direita e outras à esquerda), indicando a tendência para maior e menor suscetibilidade a esta doença.

Ganhos de seleção

A existência de diferenças significativas entre indivíduos S_1 e os progenitores S_0 , possibilita a implementação de estratégias de seleção dos mais resistentes para continuar no programa de melhoramento genético de mandioca. Portanto, o resultado da seleção dos cinco melhores indivíduos de cada família S_1 são apresentados na Tabela 4. Em termos gerais, os valores médios dos cinco melhores indivíduos (\bar{X}_5) nas diferentes famílias foram bastante discrepantes. Entretanto, a família mais promissora para seleção de indivíduos mais resistentes à mancha branca foi a derivada da variedade BRS Formosa, cuja média geral do \bar{X}_5 foi de 6,26%. Por outro lado, para resistência à mancha parda, as famílias derivadas das variedades BRS Formosa, Cascuda e Fécula Branca foram mais promissoras, pois a severidade da mancha parda nos \bar{X}_5 variou entre 17 e 18%. Para queima das folhas as médias dos \bar{X}_5 foi muito semelhante entre as diferentes famílias S_1 , porém a derivada da variedade Fécula Branca apresentou em média 20,11% de severidade.

O ganho genético do \bar{X}_5 foi maior que a média dos progenitores (S_0) em todas as famílias e doenças foliares, à exceção da S_1 -Cascuda para mancha branca e S_1 -Mani Branca para queima das folhas (Tabela 4). No entanto, os ganhos preditos do \bar{X}_5 foi maior do que a média das famílias S_1 para todas as doenças foliares. Neste caso, a redução da severidade da mancha branca variou de 12,99% (S_1 -Fécula Branca) a 75,80% (S_1 -BRS Formosa); para mancha parda a redução da severidade variou de 15,47% (S_1 -BRS Mulatinha) a 38,64% (S_1 -Cascuda); e para

queima das folhas a redução da severidade variou de 11,49% (S₁-Mani Branca) a 33,51% (S₁-Cascuda).

Tabela 4. Ganho genético com a seleção dos cinco melhores indivíduos dentro de cada progênie em comparação com os progenitores (S₀) e famílias autofecundadas (S₁).

Famílias S ₁	Mancha branca		
	\bar{X}_5^1	GS% (S ₀)	GS% (S ₁)
BRS Formosa	6,26	-76,49	-75,80
BRS Mulatinha	28,33	-23,52	-39,64
Cascuda	43,52	2,06	-20,34
Fécula Branca	34,20	-9,51	-12,99
Mani Branca	43,66	-28,17	-32,94
Famílias S ₁	Mancha parda		
	\bar{X}_5	GS% (S ₀)	GS% (S ₁)
BRS Formosa	18,66	-31,86	-36,67
BRS Mulatinha	26,25	-3,89	-15,47
Cascuda	17,38	-11,97	-38,64
Fécula Branca	18,45	-25,35	-27,01
Mani Branca	24,37	-18,54	-19,91
Famílias S ₁	Queima das folhas		
	\bar{X}_5	GS% (S ₀)	GS% (S ₁)
BRS Formosa	24,90	-21,34	-26,56
BRS Mulatinha	23,64	-24,04	-31,90
Cascuda	26,02	-6,08	-33,51
Fécula Branca	20,11	-25,38	-29,52
Mani Branca	33,18	0,76	-11,49

¹ \bar{X}_5 : média dos cinco melhores indivíduos em cada família; GS%(S₀) e GS%(S₁): ganho genético dos cinco melhores indivíduos em %, em comparação com as gerações S₀ e S₁, respectivamente.

DISCUSSÃO

As famílias parcialmente endogâmicas (S₁) de mandioca apresentaram maior severidade à mancha branca, mancha parda e queima das folhas, em comparação com os progenitores (S₀), provavelmente como resultado do aumento da homozigose para alelos deletérios recessivos ligados à resistência a estas

doenças. A existência de diferenças entre os progenitores para resistência às três doenças demonstrou uma importante variabilidade genética nestas famílias de mandioca, que vem sendo amplamente utilizada pelos agricultores. Das cinco variedades de mandioca analisadas, a Mani Branca comportou-se como a mais suscetível a todas as doenças foliares. Esta diferença no comportamento dos progenitores quanto à severidade causada por estas doenças refletiu-se no desempenho entre gerações e entre as progênies autofecundadas. Situação semelhante foi relatada para características agrônômicas em mandioca, como produtividade de raízes, amido e parte aérea, índice de colheita, teor de matéria seca das raízes e altura de planta, na qual houve diferenças significativas entre progenitores e entre gerações ($S_0 \times S_1$) para todas estas características, exceto produtividade da parte aérea e altura de planta (Freitas et al., 2016). Na cultura do milho, a existência de diferenças significativa entre os progenitores autofecundados e entre as gerações $S_0 \times S_1$ foi devido a característica avaliada e do progenitor utilizado (Arnhold et al., 2010). De modo geral, a existência de diferenças significativas entre gerações para a resistência à mancha branca, mancha parda e queima das folhas em mandioca foi independente do progenitor autofecundado, e demonstrou a presença de alguns efeitos de dominância com consequente redução na resistência a estas doenças da parte aérea. Uma exceção foi observada na família S_1 derivada da variedade BRS Formosa, cuja média da S_1 foi ligeiramente menor do que a S_0 para mancha branca, indicando que este progenitor possui menor carga genética para resistência a esta doença.

Ao avaliarem o efeito da depressão endogâmica em abóbora (*Cucurbita moschata* Duch.) para produção e teor de amido nas sementes, Grisales et al. (2014), verificaram que a depressão endogâmica em cucurbitáceas foi bastante inconstante para os caracteres analisados, além de ser dependente do nível de heterozigosidade do acesso em S_0 , e da carga genética "remanescente" manifestada nas gerações S_1 e S_2 . Estes autores argumentaram que acessos isolados geograficamente por um longo período de tempo, podem ter sua carga genética reduzida por um processo natural de endogamia por meio de cruzamentos entre indivíduos relacionados, e ao serem autofecundados estes acessos comportam-se como insensíveis à endogamia. Portanto, estas observações reforçam as teorias de que o efeito da endogamia depende da complexidade

genética do caráter em análise, bem como da origem geográfica do acesso, do nível de heterozigosidade, combinada com a capacidade diferencial de cada acesso em responder à endogamia.

Até o presente, a maioria dos estudos têm avaliado a depressão endogâmica em mandioca com foco em características produtivas (Ceballos et al., 2004, 2007a; Sheela et al., 2008; Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011, Freitas et al., 2016). Contudo, trabalhos que evidenciam que a endogamia pode reduzir a resistência das plantas são bastante escassos. No presente estudo, a DE foi bastante similar para a severidade causada pelas doenças foliares, cuja DE média foi de 12,61% para mancha branca, 13,72% para mancha parda e 15,92% para queima das folhas, na média das famílias S₁. Em estudo recente, Kaweesi et al. (2016) avaliaram oito famílias S₁ oriundas da autofecundação das variedades Namikonga, 182/006661, Kigoma Red, Tz/130, Tz/140, 130040, 0040 e 100142 quanto à DE para resistência ao *Cassava brown streak disease* (CBSD), e demonstraram que não houve diferença significativa entre a severidade média do CBSD das famílias S₁ em comparação com os seus respectivos progenitores S₀, indicando DE praticamente nula para esta doença. Por outro lado, em outras espécies vegetais, a DE tem sido relatada para resistência a doenças. Em estramônio (*Datura stramonium*), Bello-Bedoy e Núñez-Farfán (2011) relataram cerca de 16% de DE para resistência à virose causada pelo *Tobacco etch virus*, ao analisarem os efeitos de uma geração de autofecundação na espécie. Estes autores também relataram maior herbivoria nas plantas parcialmente endogâmicas, em comparação com a S₀, indicando a presença de uma depressão endogâmica global para resistência a pragas e doenças, reforçando a hipótese de que a endogamia pode reduzir simultaneamente os mecanismos de defesas contra diferentes inimigos naturais.

Apesar de os valores da DE serem bastante similares na média das famílias, importantes diferenças foram observadas entre as famílias S₁ avaliadas, cuja variação entre a maior e menor DE foi de aproximadamente 7x, 27x e 7x para mancha branca, mancha parda e queima das folhas, respectivamente, o que sugere a existência de variação genética para resistência a doenças foliares da mandioca passível de exploração entre as famílias S₁. Estes resultados, portanto, indicam que as famílias S₁ de mandioca derivadas dos progenitores BRS Formosa, BRS Mulatinha, Cascuda, Fécula Branca e Mani Branca, foram compostas por linhagens

parcialmente endogâmicas com diferentes cargas genéticas como consequência da capacidade diferencial do ambiente em eliminar indivíduos de baixo desempenho. Portanto, a exemplo de outras espécies como o estramônio, a variabilidade na depressão endogâmica entre as famílias S_1 de mandioca pode ser devido a diferenças no número e tipo de alelos deletérios recessivos (Bello-Bedoy e Núñez-Farfán, 2011).

A contribuição dos locos homozigóticos foi mais importante do que a contribuição dos locos heterozigóticos, evidenciando que os efeitos aditivos apresentaram maior importância na determinação da resistência a doenças foliares em mandioca, com menor participação dos efeitos de dominância. Esta observação foi especialmente importante na S_1 -BRS Formosa, cujas estimativas de $\mu+\alpha$ foram de 100% para resistência à mancha branca, muito embora contribuição $\mu+\alpha$ acima de 80% tenha sido observada para mancha branca em outras famílias (S_1 -Fécua Branca e S_1 -Mani Branca), bem como para mancha parda (S_1 -BRS Formosa, S_1 -Fécua Branca e S_1 -Mani Branca); e queima das folhas (S_1 -BRS Formosa, S_1 -BRS Mulatinha e S_1 -Fécua Branca). No entanto, maior contribuição dos locos heterozigóticos (δ) foi identificada nas famílias S_1 derivadas da variedade Cascuda para todas as doenças foliares, bem como na S_1 derivada da variedade BRS Mulatinha para mancha branca, e S_1 derivada da variedade Mani Branca para queima das folhas. Assim, a maior contribuição δ para estas famílias S_1 pode ser decorrente da maior carga genética presente nestes progenitores.

Diversos autores tem demonstrado que a contribuição dos locos em homozigose ou heterozigose é altamente dependente da característica e das famílias S_1 analisadas, de tal forma que o elevado grau de dominância faz com que maiores depressões por endogamia sejam observadas em características de baixa herdabilidade, geralmente controlados por maior número de alelos dominantes, e identificadas em populações com elevada frequência de heterozigotos em locos com dominância, a exemplo de híbridos simples e populações com alta carga genética, sobretudo populações não melhoradas (Falconer e Mackay, 1996). Especificamente em mandioca, Freitas et al. (2016) relataram que, em média de famílias, as estimativas de $\mu+\alpha$ foram de aproximadamente 70% para produtividade de raízes e amido, embora a variação dentro das famílias tenha sido bastante elevada para ambas as características (0,0 a 98,2% para produtividade de raízes e

0,0 a 100,0% para produtividade de amido). Em outras características agronômicas, como teor de matéria seca nas raízes e altura de planta, as estimativas de δ foram baixas (0,5 e 3,8%, respectivamente) em comparação com caracteres produtivos, possivelmente porque os efeitos gênicos de dominância são menos importantes para estes caracteres. Portanto, em mandioca, a contribuição dos locos heterozigóticos tende a ter valores mais expressivos para características ligadas à produção de raízes e amido. Em outras espécies alógamas como o milho, alguns autores também têm demonstrado que as estimativas de δ tendem a ser de maior magnitude que $\mu+\alpha$, indicando que os locos em heterozigose apresentam maior contribuição para características relacionada à produção de grãos (Arnhold et al., 2010).

As estimativas de $\mu+\alpha$ foram bastante variáveis entre as famílias S_1 analisadas. Entretanto, foram de elevada magnitude para todas as doenças (Tabela 2). Isto é especialmente importante porque maiores estimativas de $\mu+\alpha$ tendem a apresentar maior potencial para extração de linhagens endogâmicas produtivas, pois estes efeitos resultam da presença de alelos favoráveis para o caráter, sendo necessário menor número de autofecundações e seleção dos melhores indivíduos dentro das famílias S_n (Lima et al., 2000).

De modo geral, a endogamia nas famílias S_1 resultou em aumento na variação de resposta à resistência às doenças foliares da mandioca, de forma a permitir a seleção de indivíduos dentro das famílias (Tabela 2). Portanto, as famílias S_1 de mandioca utilizadas no presente trabalho possuem ampla variação, no que tange ao potencial para a extração de linhagens endogâmicas para uso per se ou, em cruzamentos para a geração de híbridos. Esta variação foi demonstrada pela discrepante média da severidade causada pelas doenças foliares nos cinco melhores indivíduos (\bar{X}_5) em cada família S_1 (Tabela 4). Com isso, diferentes famílias foram mais promissoras para extração de linhagens endogâmicas em cada uma das doenças foliares, ou seja, a S_1 -BRS Formosa foi mais promissora para resistência à mancha branca ($\bar{X}_5 = 6,26\%$); enquanto as famílias S_1 -BRS Formosa, S_1 -Cascuda e S_1 -Fécua Branca foram mais promissoras para resistência à mancha parda (\bar{X}_5 entre 17 e 18%), e a família S_1 -Fécua Branca para queima das folhas (

$\bar{X}_5 = 20,11\%$). Especificamente nestas famílias, a redução na severidade causada pelas doenças foliares da mandioca foi bastante acentuada, o que certamente viabiliza um programa de seleção e autofecundação direcionada nos melhores indivíduos destas famílias, visando incorporação de resistência a estas doenças.

De acordo com Vencovsky (1987), o potencial de uma população para a extração de linhagens endogâmicas depende mais da contribuição dos locos em homozigose do que da média do caráter per se, considerando que na geração S_∞ , a média das linhagens tende a ser igual a $\mu+\alpha$, uma vez que os efeitos dos indivíduos homozigóticos se anulam nos locos segregantes. No presente trabalho, a menor severidade para as doenças foliares também foi acompanhada de maior efeito de $\mu+\alpha$ para resistência a mancha branca (S_1 -BRS Formosa), mancha parda (S_1 -BRS Formosa e S_1 -Fécua Branca) e queima das folhas (S_1 -Fécua Branca). Exceção foi observada apenas na família S_1 -Cascuda para resistência à mancha parda, na qual ambas as estimativas de \bar{X}_5 (17,38%) e $\mu+\alpha$ (53,50%) foram baixas. Portanto, do ponto de vista prático, os resultados do presente trabalho indicam que o procedimento tradicional de melhoramento focado na escolha criteriosa das famílias para extração de linhagens endogâmicas, seguida da seleção das mais resistentes e descarte das menos resistentes, também deve levar em consideração as estimativas de $\mu+\alpha$ para garantir a obtenção de linhagens endogâmicas com resistência a doenças próximas dos valores observados na geração S_1 .

Outros trabalhos também demonstraram a possibilidade de identificação de indivíduos S_1 transgressivos para características agronômicas em mandioca. De acordo com Kawuki et al. (2011), embora tenha havido elevada depressão endogâmica nas famílias S_1 derivadas das variedades I92/00067, TMS 30572, 95/SE-00036, NASE 4, MH95/0469 e Bamunanika, foi possível identificar clones S_1 que excederam em até 55%, 84%, 39%, 19% e 46% a geração S_0 para peso fresco de raízes, peso fresco da parte aérea, índice de colheita, teor de matéria seca e teor de amilose, respectivamente.

Embora a autofecundação tenda a resultar em depressão endogâmica, existem algumas vantagens inerentes a esta técnica de melhoramento que pode trazer ganhos importantes para o melhoramento da mandioca, como o aumento e redução da variância genética entre e dentro de famílias, respectivamente

(Falconer e Mackay, 1996), além da possibilidade de fixação e identificação de fenótipos de interesse agrônomo, bem como redução da percentagem de indivíduos heterozigotos em populações naturais ou germoplasma de espécies alógamas (Grisales et al., 2009). De acordo com Ceballos et al. (2016), um dos principais problemas enfrentados pelos melhoristas de mandioca, refere-se à heterozigose dos progenitores e conseqüentemente dentro das famílias. Isto faz com que a predição das famílias de melhor desempenho agrônomo seja ineficaz, de tal modo que híbridos de alto desempenho possam ser identificados em basicamente qualquer família. Assim, estes autores mencionam que o uso de progenitores homozigóticos podem minimizar os efeitos negativos da variação dentro de famílias, e que o uso de indivíduos parcialmente endogâmicos podem ser uma alternativa viável para o melhoramento genético no curto prazo, considerando o longo período necessário para obtenção de linhagens completamente endogâmicas de mandioca.

Os principais resultados deste trabalho passíveis de uso nos programas de melhoramento da mandioca demonstraram que a predominância da ação de genes aditivos sobre dominância para resistência às doenças em estudo sugere que programas de seleção recorrente poderiam se constituir em uma importante estratégia para aumentar as frequências destes genes. Além disso, a depressão endogâmica varia em função do progenitor utilizado nas autofecundações, bem como para a característica em análise (doenças foliares), conforme demonstrado pela média, variação e assimetria dos dados. Contudo, como a depressão endogâmica tende a ser mais severa nas primeiras gerações de autofecundação (a S_1 é capaz de reduzir em 50% a heterozigose), é esperado que poucos ciclos de autofecundação sejam capazes de fixar a maioria dos alelos de importância para a resistência às doenças foliares. Além disso, particularmente em mandioca, na qual é possível proceder a propagação clonal dos melhores indivíduos das famílias S_1 , diversas estratégias podem ser seguidas a partir da identificação dos clones de maior interesse quanto à severidade causada pelas doenças foliares de mandioca, sem a necessidade de avançar nos ciclos de autofecundação. A primeira estratégia seria a seleção e multiplicação dos mais resistentes, para avaliação em diversos locais, visando estimar a estabilidade da resistência, bem como o potencial produtivo para futura recomendação de novas variedades. A segunda estratégia

seria a hibridação entre os indivíduos mais resistentes nas famílias S₁ de modo a piramidar genes de resistência para as três doenças foliares da mandioca, considerando o maior efeito aditivo para a resistência às doenças avaliadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AINA, O.O.; DIXON, A.G.O.; AKINRINDE, E.A. Effect of soil moisture stress on growth and yield of cassava in Nigeria. **Pakistan Journal of Biological Science**, v.10, p.3085-3090, 2007.

ARIYO, O.A.; DIXON, A.G.O.; ATIRI, G.I.; GACHOMO, E.W.; KOTCHONI, S.O. Disease resistance characterisation of improved cassava genotypes to cassava mosaic disease at different ecozones. **Archives of Phytopathology and Plant Protection**, v.48, p.504–518, 2015.

ARNHOLD, E.; VIANA, J.M.S.; MORA, F.; MIRANDA, G.V.; SILVA, R.G. Inbreeding depression and genetic components in Brazilian populations of popcorn. **Ciencia e Investigación Agraria**, v.37, p.125-132, 2010.

BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v.67, p.1-48, 2015.

BELLO-BEDOY, R.; NÚÑEZ-FARFÁN, J. The effect of inbreeding on defence against multiple enemies in *Datura stramonium*. **Journal of Evolutionary Biology**, v.24, p.518–530, 2011.

BISOGNIN, D.A. Breeding vegetatively propagated horticultural crops. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.s1, p.35-43, 2011.

CARMO, C.D.; SILVA, M.S.; OLIVEIRA, G.A.F.; OLIVEIRA, E.J. Molecular-assisted selection for resistance to cassava mosaic disease in *Manihot esculenta* Crantz. **Scientia Agricola**, v.72, p.520-527, 2015.

CEBALLOS, H.; IGLESIAS, C.A.; PÉREZ, J.C.; DIXON, A.G.O. Cassava breeding: opportunities and challenges. **Plant Molecular Biology**, v.56, p.503-516, 2004.

CEBALLOS, H.; PÉREZ, J.C.; JOAQUI BARANDICA, O.; LENIS, J.I.; MORANTE, N.; CALLE, F.; PINO, L.; HERSHEY, C.H. Cassava Breeding I: The Value of Breeding Value. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p.1227, 2016.

CEBALLOS, H.; PÉREZ, V.; JUAN, C.; IGLESIAS, F.; CARLOS, ARIEL.; FREGENE, M.; CALLE, F.; JARAMILLO O.G.; MORANTE, N.; LÓPEZ, J. The use of doubled-haploids in cassava breeding. In: HOWELER, R.H. (ed.). **Cassava research and development in Asia: Exploring new opportunities for an ancient crop**: Proceedings of the seventh regional workshop held in Bangkok, Thailand, Oct 28-Nov 1, 2002. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cassava Office for Asia, Bangkok, TH. p. 150-160, 2007a.

CEBALLOS, H.; SÁCHEZ, T.; MORANTE, N.; FREGENTE, M.; DUFOUR, D.; SMITH, A.M.; DENYER, K.; PÉREZ, J.C.; CALLE, F.; MESTRES, C. Discovery of amylose-free starch mutant in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.55, p.7469-7476, 2007b.

CZERMAINSKI, A. B. C. Generalização de um índice de infecção em experimentos de avaliação de doenças em plantas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.34, p.1545-1555, 1999.

CHARLESWORTH, D.; CHARLESWORTH, B. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. **American Journal of Botany**, v.18, p.237-268, 1987.

CHEMONGES, M.; BALYEJUSA, E.K.; BISIKWA, J.; OSIRU, D.S.O. Phenotypic and physiological traits associated with drought tolerant cassava cultivars in Uganda. **African Crop Science Conference Proceedings**, v.11, p.463-469, 2013.

CZERMAINSKI, A.B.C. Generalização de um índice de intensidade de infecção em experimentos de avaliação de doenças em plantas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.34, p.1545–1555, 1999.

DELPHIA, C.M.; ROHR, J.R.; STEPHENSON, A.G.; DE MORAES, C.M.; MESCHER, M.C. Effects of genetic variation and inbreeding on volatile production in a field population of horsenettle. **International Journal of Plant Science**, v.170, p.12–20, 2009.

EL-SHARKAWY, M.A. Physiological characteristics of cassava tolerance to prolonged drought in the tropics: implications for breeding cultivars adapted to seasonally dry and semiarid environments. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.19, p.257-286, 2007.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. Edinburgh : Longman Group Limited, 1996. 464p.

FAO (2014) FAOSTAT database. FAO, Rome. <http://faostat.fao.org/>. Accessed 26 Jan 2015.

FREITAS, J.P.X.; SANTOS, V.S.; OLIVEIRA, E.J. Inbreeding depression in cassava for productive traits. **Euphytica**, v. 209, p. 137-145, 2016.

GARDNER, C.O. Teoria de genética estadística aplicable as las medias de variedades, sus cruces y poblaciones afines. **Fitotecnica Latinoamericana**, v.2, p.11-22, 1965.

GRISALES, S.O.; BURBANO, L.V.B.; NARVÁEZ, G.A.O.; RESTREPO, M.P.V.; GARCÍA, D.B.; CABRERA, F.A.V. Inbreeding and gene action in butternut squash (*Cucurbita moschata*) seed starch content. **Revista Facultad Nacional de Agronomía - Medellín**, v.67, p.7169-7175, 2014.

GRISALES, S.O.; GARCIA, D.B.; CABRERA, F.A.V. Efecto de la endocría en caracteres relacionados con la calidad del fruto del zapallo. **Acta Agronómica**, v.58, p.140–144, 2009.

JOHNSON, M.T.J.; SMITH, S.D.; RAUSHER, M.D. Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, v.106, p.18079–18084, 2009.

KAWEESI, T.; KAWUKI, R.; KYALIGONZA, V.; BAGUMA, Y.; TUSIIME, G.; FERGUSON, M.E. Field evaluation of selected cassava genotypes for cassava brown streak disease based on symptom expression and virus load. **Virology Journal**, v.11, p.216, 2014.

KAWEESI, T.; KYALIGONZA, V.; BAGUMA, Y.; KAWUKI, R.; AND FERGUSON, M. Inbreeding enhances field resistance to cassava brown streak viruses. **Journal Plant Breeding Crop Science**. v.8, p.138–149, 2016.

KAWUKI, R.S.; NUWAMANYA, E.; LABUSCHAGNE, M.T.; HERSELMAN, L.; FERGUSON, M. Segregation of selected agronomic traits in six S₁ cassava families. **Journal Plant Breeding Crop Science**, v.3, p.154–160, 2011.

KELLER, L.F.; WALLER, D.M. Inbreeding effects in wild populations. **Trends in Ecology e Evolution**, v.17, p.230-241, 2002.

LEBOT, V. Cassava: postharvest quality and marketing. In: LEBOT, V. (Ed.). **Tropical root and tuber crops cassava, sweet potato, yams and aroids**. CABI: Wallingford, England; 2009. p. 413. Crop Production Science in Horticulture No. 17.

LIMA, M.W.P.; SOUZA, E.A.; RAMALHO, M.A.P. Procedimento para escolha de populações de milho promissoras para extração de linhagens. **Bragantia**, v.59, p.153-158, 2000.

MORAIS, M.S.; MEDEIROS, E.V.; MOREIRA, K.A.; CAVALCANTI, M.S.; OLIVEIRA, N.T. Epidemiologia das doenças da parte aérea da mandioca no Município de Alagoa Nova, Paraíba. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 40, n. 3, p. 264-269, 2014.

OKOGBENIN, E.; EGESI, C.N.; OLASANMI, B.; OGUNDAPO, O.; KAHYA, S.; HURTADO, P.; MARIN, J.; AKINBO, O.; MBA, C.; GOMEZ, H.; VICENTE, C.; BAIYERI, S.; UGURU, M.; EWA, F.; FREGENE, M. Molecular marker analysis and validation of resistance to cassava mosaic disease in elite cassava genotypes in Nigeria. **Crop Science**, v.52, p.2576–2586, 2012.

OLIVEIRA, S.A.S.; HOHENFELD, C.S.; SANTOS, V.S.; HADDAD, F.; OLIVEIRA, E.J. Resistance to Fusarium dry root rot disease in cassava accessions. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.48, p.1414-1417, 2013.

ONYEKA, T.J.; DIXON, A.G.O.; EKPO, E.J.A. Identification of levels of resistance to cassava root rot disease (*Botryodiplodia theobromae*) in African landraces and improved germplasm using in vitro inoculation method. **Euphytica**, v.145, p.281–288, 2005.

RABBI, I.Y.; HAMBLIN, M.T.; KUMAR, P.L.; GEDIL, M.A.; IKPAN, A.S.; JANNINK, J-L.; KULAKOW, P. High-resolution mapping of resistance to cassava mosaic geminiviruses in cassava using genotyping-by-sequencing and its implications for breeding. **Virus Research**, v.186, p.87–96, 2014.

ROJAS, M.C.; PEREZ, J.C.; CEBALLOS, H.; BAENA, D.; MORANTE, N.; CALLE, F. Analysis of inbreeding depression in eight S₁ cassava families. **Crop Science**, v. 49, p.543–548, 2009.

SHEELA, M.N.; RADHIKA, V.S.; JOHN, K.S.; ABRAHAM, K. Variation in crude protein, dry matter and starch in inbred and backcross lines of cassava. **Journal of Root Crops**, v.34, p.115-119, 2008.

SOUZA, L. S., FARIAS, R. N. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca**. Cruz das Almas – BA. Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 817 p., 2006.

STEPHENSON, A.G.; LEYSHON, B.; TRAVERS, S.E.; HAYES, C.N.; WINSOR, J.A. Interrelationships among inbreeding, herbivory, and disease on reproduction in a wild gourd. **Ecology**, v.85, p.3023–3034, 2004.

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G.P. (Ed.). **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. 2.ed. Campinas: Fundação Cargill, 1987. p.122-201.

VILAS BOAS, S.A.; HOHENFELD, C.S.; OLIVEIRA, S.A.S.; SANTOS, V.S.; OLIVEIRA, E.J. Sources of resistance to cassava root rot caused by *Fusarium* spp.: a genotypic approach. **Euphytica**, v.209, p.237–251, 2016.

YAU, C. R tutorial with Bayesian statistics using Open-BUGS. Amazon Digital Services, Inc. 554, 2013.

ZHANG, P.; VANDERSCHUREN, H.; FÜTTERER, J.; GRUISSEM, W. Resistance to cassava mosaic disease in transgenic cassava expressing antisense RNAs targeting virus replication genes. **Plant Biotechnology Journal**, v.3, p.385-397, 2005.

ARTIGO 3

PARÂMETROS GENÉTICOS E GANHOS DE SELEÇÃO EM ENSAIOS INICIAIS DE AVALIAÇÃO CLONAL: IMPLICAÇÕES PARA O MELHORAMENTO DA MANDIOCA¹

¹Artigo a ser submetido ao Comitê Editorial do periódico científico Euphytica, em versão na língua inglesa.

Parâmetros genéticos e ganhos de seleção em ensaios iniciais de avaliação clonal: implicações para o melhoramento da mandioca

RESUMO: O objetivo deste trabalho foi estimar parâmetros genéticos nas fases iniciais do melhoramento da mandioca (ensaio clonal - CET e preliminar de produção - PYT) em famílias de irmãos completos (F_1) e autofecundadas (S_1), além de avaliar os ganhos genéticos. Foram avaliadas 23 famílias F_1 (230 clones) e seis famílias S_1 (167 clones), em delineamento de blocos aumentados (DBA) na fase CET e blocos casualizados (DBC) na fase PYT, para teor de matéria seca nas raízes (MS), produtividade de raízes (PROD) e de amido (P-AMD). Os parâmetros e valores genéticos foram preditos por modelos mistos. No CET a maior parte da variância foi devida aos efeitos ambientais (σ_e^2) seguido da variância dentro das famílias F_1 e S_1 ($\sigma_{Clone/Fam}^2$), à exceção de MS nas famílias S_1 . Este comportamento foi invertido no PYT. Por outro lado, especificamente na S_1 a variância entre famílias (σ_{Fam}^2) foi mais importante do que σ_e^2 e $\sigma_{Clone/Fam}^2$ no PYT. A herdabilidade de família (h_{Fam}^2) foi menor que a herdabilidade de clones no sentido amplo (h_g^2) em todos os ensaios e famílias. Independente do tipo de família e ensaio, a acurácia das famílias (r_{ggFam}) foi menor do que as acurácias de clones (r_{ggCl}). Os ganhos preditos com uso do índice de seleção aplicado aos BLUPs (*best linear unbiased prediction*) foram maiores no PYT em comparação com o CET e nas famílias F_1 em comparação com a S_1 . Também houve baixa coincidência na seleção dos clones nos dois ensaios (30% e 45% para as famílias F_1 e S_1 , respectivamente). No melhoramento da mandioca recomenda-se a obtenção de maior número de clones por família, bem como uso de índice de seleção com intensidade moderada, sobretudo na fase CET.

Palavras-chave: *Manihot esculenta* Crantz, modelos mistos, seleção de famílias, produtividade, matéria seca.

Genetic parameters and selection gains in early clonal evaluation trials: implications for cassava breeding

ABSTRACT: The objective of this study was to estimate genetic parameters in early cassava breeding phases (clonal evaluation trial - CET and preliminary yield trial - PYT) in full-sib (F_1) and self-pollinated (S_1) families, besides to estimate the genetic gains. Twenty three F_1 families (230 clones) and six S_1 families (167 clones) were evaluated, in augmented block design (ABD) in CET phase and randomized complete block design (RCBD) in PYT phase, for root dry matter content (DMC), fresh root yield (FRY) and starch yield (STY). Genetic parameters and values were estimated by mixed models. In CET most of the variance was due to environmental effects (σ_e^2) followed by variance within F_1 and S_1 ($\sigma_{Clone/Fam}^2$) families, with exception to DMC in S_1 families. PYT had the opposite behavior. On the other hand, specifically for S_1 variance between families (σ_{Fam}^2) was more important than σ_e^2 and $\sigma_{Clone/Fam}^2$ in PYT. Family heritability (h_{Fam}^2) was lower than clones heritability in a wide way (h_g^2) in all trials and families. Regardless the family type and trial, family accuracy (r_{ggFam}) was lower than clones accuracies (r_{ggCl}). Predicted gains using selection index applied to BLUPs (*best linear unbiased prediction*) were higher in PYT as compared with CET and in F_1 families as compared with S_1 . There was also low coincidence in clones selection in both trials (30% and 45% for F_1 and S_1 families, respectively). For cassava breeding it is recommended to retrieve a higher number of clones per family, as well as the use of the selection index with moderate intensity, particularly in CET phase.

Keywords: *Manihot esculenta* Crantz, mixed models, family selection, productivity, dry matter content.

INTRODUÇÃO

A mandioca (*Manihot esculenta* Crantz) é reconhecida como uma espécie de elevada importância social, por ser a principal fonte de alimento para milhões de pessoas, sobretudo no continente africano (El-Sharkawy, 2006). No Brasil, a mandioca é encontrada em todas as regiões, sendo uma espécie agrícola amplamente cultivada. Contudo, nas mais diversas condições edafoclimáticas impostas para seu cultivo no Brasil (desde 5°16' latitude norte a 33°45' latitude sul), a mandioca é plantada em diferentes sistemas de produção, que incluem “fundos de quintal” e produção tradicional de pequenos agricultores com baixo nível de adoção de insumos e tecnologias, e conseqüente baixa produtividade, até cultivos em larga escala, com elevado uso de insumos e mecanização da colheita ao plantio, tendo como resultado maiores produtividades de raízes. Independente do sistema de cultivo, o principal produto de valor comercial é a raiz utilizada na fabricação de farinha, e na extração de amido que possui inúmeras aplicações industriais.

Com a evolução da cultura da mandioca no Brasil para sistemas agrícolas de produção cada vez mais tecnificados, as demandas de pesquisa relacionadas ao desenvolvimento de variedades mais produtivas, resistentes a pragas e doenças, com qualidade de raízes e amido tem aumentado, pois o componente “variedade” é uma das principais tecnologias adotadas pelos agricultores para garantir a sustentabilidade e competitividade da cultura. Atualmente a produtividade média nacional é de cerca de 14,08 t ha⁻¹ (FAO, 2014), que ainda está muito abaixo do potencial da cultura, estimado em mais de 79 t.ha⁻¹ (Oliveira et al., 2012). Portanto, é preciso que haja investimentos na geração de novas variedades de mandioca com adaptação a diferentes sistemas de cultivo e regiões edafoclimáticas, associado à adoção de boas práticas agrícolas de manejo do solo, água, insumos e defensivos agrícolas.

Do ponto de vista varietal, um dos principais métodos de melhoramento adotado na mandioca envolve cruzamentos intraespecíficos para a geração de sementes sexuais (clones F₁) e seleção dos melhores clones via seleção em diferentes etapas de multiplicação do material propagativo por meio de manivas (reprodução assexuada). Portanto, o clone selecionado no final do programa de

melhoramento é geneticamente idêntico à planta sexual original a partir do qual procedeu-se a seleção.

A autofecundação é uma estratégia de melhoramento recentemente adotado na cultura da mandioca para a geração de clones S_1 , objetivando prioritariamente a redução da carga genética do material e eliminação de genes deletérios, bem como descoberta de genes recessivos de interesse (Ceballos et al., 2007; Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011; Freitas et al., 2016). Entretanto, as etapas de avaliação e seleção das populações segregantes ou dos melhores clones F_1 e S_1 é feita de forma semelhante, ou seja, faz-se a redução do número de clones por fase de avaliação com base em diferentes modelos experimentais, sobretudo em função da disponibilidade de material propagativo, ou seja, ensaios não replicados em apenas um local em estágios iniciais, e em seguida ensaios replicados e em diferentes locais nas etapas intermediárias e finais do processo de seleção. Neste caso o esquema de melhoramento envolve basicamente: 1) geração sexual (sementes botânicas); 2) ensaio de avaliação de plântulas (SET), ensaio de avaliação clonal (CET), ensaio preliminar de produção (PYT), ensaio avançado de produção (AYT), ensaio regional de produção (RYT) e campos de multiplicação para distribuição aos agricultores.

A acurácia de seleção é dependente das diferenças experimentais existentes em todas estas etapas do programa de melhoramento de mandioca, que envolvem tamanho de parcela, número de repetições e de locais de avaliação. Além disso, ao longo do programa de melhoramento de mandioca, é preciso selecionar os melhores clones com base em características básicas, que incluem produtividade de raízes, resistência a pragas e doenças da parte aérea e raízes e maior tolerância à deterioração fisiológica pós-colheita. Se o destino final é a indústria, deve-se ainda avaliar características relacionadas ao porte da planta, teor de matéria seca nas raízes, produtividade e estabilidade de amido ao longo do ano. Caso o destino final da variedade seja o consumo fresco, deve-se incluir características de cozimento, baixo teor de fibras, sabor e em alguns casos maior teor de carotenoides.

O melhoramento de mandioca é bastante complexo, sobretudo considerando que muitas das características sob seleção possuem herança quantitativa, com muitos genes atuando, com forte influência ambiental. Portanto, utiliza-se como regra a seleção para caracteres de alta herdabilidade nas fases

iniciais de melhoramento, enquanto a seleção para caracteres de baixa herdabilidade é realizada nas etapas finais de seleção. Existem poucos trabalhos que relatam o comportamento dos parâmetros genéticos nas diferentes fases do programa de melhoramento de mandioca, bem como seu uso efetivo para melhorar a eficiência de seleção dos melhores clones nos programas de seleção recorrente fenotípica. No entanto, os parâmetros genéticos das populações melhoradas contribuem para o entendimento do efeito genético e ambiental sobre a variação fenotípica, sobre as correlações genéticas entre as características, e sobre os ganhos genéticos potenciais (Hallauer et al., 2010; McAdam et al., 2014). Assim, o uso dos parâmetros genéticos pode simplificar o processo de desenvolvimento de variedades, pois estimativas mais acuradas dos ganhos genéticos podem contribuir para uma seleção mais segura e antecipada dos melhores clones, para seguir adiante no programa de melhoramento.

Recentemente, Ceballos et al. (2016) utilizaram informações históricas do programa de melhoramento do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), para identificar se os dados fenotípicos obtidos no CET poderiam ser utilizados para prever a probabilidade de um genótipo chegar até a fase final de avaliação no programa de melhoramento (RYT). Estes autores observaram que de 20.000 clones inicialmente avaliados na fase CET, somente 114 chegaram à fase RYT. O valor genético dos clones na fase CET, obtido indiretamente por meio de um índice de seleção, não foi um bom preditor do comportamento destes genótipos na fase final de seleção, resultando, portanto, em uma baixa precisão na identificação de clones superiores (0,56%). Estes resultados reforçam ainda mais a necessidade de se utilizar ferramentas genético-estatísticas em todas as fases do programa de melhoramento genético de mandioca para minimizar as chances de descarte de clones de elevado desempenho agrônômico.

De acordo com Laviola et al. (2010), a utilização de técnicas adequadas de seleção permite a maximização do ganho de seleção, pela gestão dos programas de melhoramento de forma mais eficiente. O desenvolvimento dos métodos BLUP (*Best Linear Unbiased Prediction*) e REML (*Restricted Maximum Likelihood*), trouxe avanços genético-estatísticos importantes no melhoramento de plantas, sobretudo pela maior precisão na obtenção de parâmetros genéticos especialmente nos casos de experimentos com certo grau de desbalanceamento (Bernardo, 2002). Com esta abordagem, os componentes de variância são

estimados com maior precisão, utilizando o procedimento padrão de modelos lineares mistos (REML), que permite a seleção de indivíduos com os maiores valores genéticos, independentemente da sua origem (Resende et al., 2014).

Considerando as dificuldades inerentes ao processo de seleção de indivíduos superiores, e a escassez de informações sistematizadas sobre os parâmetros genéticos de caracteres produtivos em fases iniciais do programa de melhoramento genético de mandioca, este trabalho teve como objetivos estimar e comparar parâmetros genéticos nas fases CET e PYT em dois tipos diferentes de famílias (irmãos completos - F_1 e autofecundadas - S_1), bem como estimar os ganhos genéticos com a seleção dos melhores indivíduos nestas fases e populações de melhoramento.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

Foram avaliadas seis famílias provenientes da autofecundação de variedades de mandioca tradicionalmente utilizadas pelos agricultores (Famílias S_1), cujo número de clones dentro de cada família variou de 2 a 57 (Tabela 1). Também foram avaliadas 23 famílias de irmãos completos, denominadas de famílias F_1 oriundas do cruzamento entre 11 variedades de mandioca, cujo número de clones dentro de cada família variou de 1 a 49 (Tabela 2).

Tabela 1. Relação das famílias autofecundadas de mandioca (S_1) e número de famílias utilizados para predição de parâmetros genéticos em mandioca.

Família	Variedade autofecundada	NC ¹
AF 2011-49	Cascuda	30
AF 2011-50	BRS Formosa	57
AF 2011-51	Fécula Branca	13
AF 2011-52	BRS Mulatinha	31
AF 2011-53	Mani Branca	34
AF 2011-54	COL-22	2

¹NC: número de clones por família

Tabela 2. Relação das famílias de irmãos completos (F₁) e número de famílias utilizados para predição de parâmetros genéticos em mandioca.

Família	Genitores			NC ¹	Família	Genitores			NC
	♂	x	♀			♂	x	♀	
2011-06	Ecuador72	x	Cidade Rica	1	2011-28	Lagoão	x	BRS Verdinha	15
2011-09	Prezinha	x	Cidade Rica	10	2011-30	Cidade Rica	x	Mani Branca	3
2011-11	Mani Branca	x	Cidade Rica	1	2011-31	BRS Guaira	x	Mani Branca	9
2011-13	BRS Verdinha	x	Mani Branca	5	2011-34	Irará	x	BRS Kiriris	34
2011-15	BRS Formosa	x	Mani Branca	6	2011-37	Mani Branca	x	BRS Kiriris	7
2011-17	Cidade Rica	x	BRS Mulatinha	1	2011-39	BRS Verdinha	x	BRS Mulatinha	1
2011-18	Lagoão	x	BRS Kiriris	14	2011-40	Ecuador72	x	Lagoão	2
2011-19	BRS Kiriris	x	Cidade Rica	3	2011-41	BRS Verdinha	x	BRS Formosa	2
2011-22	Mani Branca	x	BRS Mulatinha	2	2011-42	BRS Kiriris	x	Mani Branca	4
2011-24	BRS Mulatinha	x	Mani Branca	43	2011-44	Ecuador72	x	Mani Branca	3
2011-25	BRS Mulatinha	x	Lagoão	5	2011-47	Lagoão	x	Cidade Rica	49
2011-26	BRS Mulatinha	x	Cidade Rica	10					

¹NC: número de clones por família.

Ensaio de avaliação clonal (CET)

Para avaliação das famílias F₁ no CET, utilizou-se o delineamento de blocos aumentados, com 230 clones (tratamentos não comuns) e 14 tratamentos comuns, constituídos por variedades comerciais ou locais (Eucalipto, Fécula Branca, BRS Formosa, BRS Gema de Ovo, IAC-90, BRS Jari, BRS Kiriris, Mani Branca, 9624-09, Cascuda, Cigana, BRS Verdinha, BRS Caipira e BRS Dourada) distribuídos em 10 blocos, com cinco plantas por parcela. O delineamento de blocos aumentados também foi utilizado para avaliação das famílias S₁ de mandioca no CET, sendo 167 clones S₁ (tratamentos não comuns) e cinco testemunhas comuns (Fécula Branca, BRS Formosa, Mani Branca, BRS Mulatinha e Cascuda) divididos em seis blocos, com parcela de cinco plantas.

O CET foi implantado no município de Laje (BA) na área experimental da Aliança Cooperativa do Amido (Bahiamido/Coopamido), situada a 13°10'56" de Latitude Sul e 39°25'30" de Longitude Oeste, a 190 m de altitude. O clima é tropical quente e úmido, Aw a Am, segundo a classificação de Köppen. O plantio foi realizado com manivas de 20 cm de comprimento, distribuídas em sulcos de plantio com cerca de 10 cm de profundidade, no período das chuvas na região (agosto a

setembro de 2012), utilizando espaçamento de 0,90 m entre linhas e 0,80 entre plantas. Os tratos culturais seguiram as recomendações da cultura (Souza et al., 2006a).

Ensaio preliminar de produção

Na segunda fase de avaliação e seleção conhecida como ensaio preliminar de produção (PYT), realizou-se a seleção de 65% das melhores famílias F_1 e 31% das melhores famílias S_1 do CET. Portanto, os 68 clones F_1 (15 famílias) e 51 clones S_1 (seis famílias) foram avaliadas no PYT em outra área do campo experimental da Aliança Cooperativa do Amido (Bahiamido/Coopamido), seguindo o mesmo sistema de plantio e condução do ensaio elaborado para o CET. Contudo, em virtude do maior número de manivas disponíveis (oriundos de cinco plantas do CET), no PYT utilizou-se o delineamento de blocos completos casualizados (DBCC) com duas repetições com 10 plantas por parcela. O plantio do PYT foi realizado em agosto/setembro de 2013. Assim como o CET, o PYT foi implantado no município de Laje na área experimental da Aliança Cooperativa do Amido (Bahiamido/Coopamido), porém em áreas diferentes, seguindo as mesmas práticas agrícolas mencionadas anteriormente.

Colheita e avaliações

As colheitas de ambos os ensaios de avaliação (CET e PYT) foram realizadas aos 9 meses após o plantio, sendo avaliadas as seguintes características: produtividade de raízes (PROD), expresso em $t\ ha^{-1}$; teor de matéria seca nas raízes (MS), mensurada com uso da balança hidrostática e expresso em %; e produtividade de amido, mensurado considerando a produtividade de raízes e o teor de matéria seca das raízes (P-AMD), expresso em $t\ ha^{-1}$. As avaliações agrônômicas foram realizadas considerando todas as plantas da parcela.

Parâmetros genéticos

A predição dos valores genéticos de cada uma das características foi realizada pelo método *best linear unbiased prediction* (BLUP) e o procedimento

para estimação dos componentes de variância com uso de *restricted maximum likelihood* (REML). O modelo estatístico de número 182 (Resende et al., 2014) foi utilizado para a estimação dos parâmetros das famílias de irmãos completos. Na forma linear, este modelo é descrito por: $y = Xr + Zf + Wb + Sc + e$, no qual, y : é o vetor de dados; r : vetor dos efeitos de fixos (repetição) somados à média geral; f : é o vetor dos efeitos das famílias de irmãos completos (aleatórios); b : é o vetor dos efeitos de blocos completos (aleatórios); c : é o vetor dos efeitos de progênie dentro das famílias de irmãos completos (aleatórios); e : é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos.

As distribuições e estruturas de médias e variâncias foram dadas por:

$$y | r, V \sim N(Xr, V)$$

$$g | A, \sigma_g^2 \sim N(0, A\sigma_g^2)$$

$$p | \sigma_p^2 \sim N(0, I\sigma_p^2)$$

$$e | \sigma_e^2 \sim N(0, I\sigma_e^2)$$

As covariâncias entre todos os efeitos aleatórios do modelo foram dadas por $Cov(g, p') = 0$; $Cov(g, e') = 0$ e $Cov(p, e') = 0$, de tal foram que:

$$E \begin{bmatrix} y \\ g \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} Xr \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \text{ e } \text{Var} \begin{bmatrix} y \\ g \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} V & ZG & WC & R \\ GZ' & G & 0 & 0 \\ CW' & 0 & C & 0 \\ R & 0 & 0 & R \end{bmatrix}, \text{ em que } G = A\hat{\sigma}_g^2; R = I\hat{\sigma}_p^2; C = I\hat{\sigma}_e^2 \text{ e}$$

$$V = ZA\hat{\sigma}_g^2Z' + WI\hat{\sigma}_p^2W + I\hat{\sigma}_e^2 = ZGZ' + WCW' + R$$

A metodologia de modelos lineares mistos permite estimar b pelo procedimento de mínimos quadrados generalizados, e g e p pelo procedimento BLUP. O sistema de equações lineares (chamados de equações do modelo misto - EMM) utilizado para obter as soluções do modelo foi:

$$\begin{bmatrix} \hat{r} \\ \hat{g} \\ \hat{p} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}\lambda_1 & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + I\lambda_2 \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}, \text{ em que:}$$

$$\lambda_1 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_g^2} = \frac{1 - h^2 - c^2}{h^2}, \lambda_2 = \frac{\sigma_e^2}{\sigma_p^2} = \frac{1 - h^2 - c^2}{c^2} \text{ são os fatores de encolhimento dos efeitos}$$

aleatórios do modelo de equações mistas, em que σ_g^2 é a variância genética aditiva;

σ_p^2 é a variância do efeito de parcela; σ_e^2 é a variância residual (ambiente + não aditiva); A: matriz de correlação genética aditiva entre os indivíduos e I é a matriz identidade.

As estimativas REML dos componentes de variância foram obtidas por meio do algoritmo de EM (esperança e maximização), de acordo com as seguintes expressões:

$$\hat{\sigma}_e^2 = \frac{y'y - \hat{b}'X'y - \hat{g}'Z'y - \hat{p}'W'y}{N - r(x)}, \quad \hat{\sigma}_g^2 = \frac{\hat{g}'A^{-1}\hat{g} + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr}(A^{-1}C^{22})}{q} \quad \text{e} \quad \hat{\sigma}_p^2 = \frac{\hat{p}'p + \hat{\sigma}_e^2 \text{tr}C^{33}}{s} \text{ em}$$

que C^{22} e C^{33} são derivados de:

$$C^{-1} = \begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} & C_{13} \\ C_{21} & C_{22} & C_{23} \\ C_{31} & C_{32} & C_{33} \end{bmatrix}^{-1} = \begin{bmatrix} C^{11} & C^{12} & C^{13} \\ C^{21} & C^{22} & C^{23} \\ C^{31} & C^{32} & C^{33} \end{bmatrix} \text{ que é a inversa generalizada dos}$$

coeficientes da matriz EMM, tr é o traço da uma matriz; $r(x)$ é o posto da matriz X; $N - r(x)$ é o número de graus de liberdade do erro; q é o número de indivíduos; s é o número de parcelas e N é o número total de observações.

Foram estimados os parâmetros genéticos para as famílias de irmãos completos e oriundas da autofecundação, na qual o modelo estatístico utilizado para as famílias F₁ foi o mesmo das famílias S₁. Contudo, a σ_g^2 para as famílias S₁ equivale à uma unidade da variância genética aditiva mais (1/4) da variância genética de dominância, ignorando-se os componentes D1 e D2. De acordo com Resende et al. (2014), embora a herdabilidade entre e dentro de famílias estejam inflacionadas pela fração (1/4) da variância genética de dominância, não há inconsistências na seleção de indivíduos, uma vez que estas herdabilidades são usadas no cômputo dos valores genéticos dos indivíduos, estando inflacionadas de forma proporcional.

A estimação dos componentes de variância e efeitos de predição não viesada foram estimados pelo procedimento REML/BLUP do software Selegen (Resende, 2007). Para estimar a coincidência no desempenho dos clones de mandioca nos dois ensaios de avaliação foi utilizado um índice de seleção, com base nos BLUPs das três características agrônômicas, com pesos econômicos dados pela formula: $IS = (PROD \times 10) + (MS \times 5) + (P-AMD \times 10)$. Além disso, para melhor entender a associação linear entre as características avaliadas, foram

estimadas as correlações genéticas pelo método de Pearson para cada ensaio de avaliação e famílias avaliadas. Os valores genotípicos preditos dos clones foram utilizados para obter a matriz das correlações. A análise foi feita por meio do pacote “corrgram” implantado no software R (R Development Core Team, 2016).

RESULTADOS

Parâmetros genéticos: famílias de irmãos completos

As estimativas dos parâmetros genéticos e componentes de variância para as famílias F₁ de irmãos completos referentes às características avaliadas no CET e PYT estão apresentadas na Tabela 3. A variância entre famílias (σ_{Fam}^2) pouco contribuiu para a variância genética total, em comparação com a variância dentro de famílias ($\sigma_{Clone/Fam}^2$) tanto em CET quanto em PYT (Tabela 3). Porém, observou-se uma maior contribuição da σ_{Fam}^2 no PYT em comparação com o CET para as duas características produtivas (PROD e P-AMD), ou seja, em termos percentuais a contribuição da σ_{Fam}^2 aumentou de 2% para 13% para PROD e de 4% para 12% para P-AMD. Situação contrária foi identificada para MS, cuja contribuição da σ_{Fam}^2 reduziu de 19% para 3% nos ensaios CET e PYT, respectivamente. Por outro lado, a contribuição da $\sigma_{Clone/Fam}^2$ para a variância fenotípica (σ_F^2) no CET variou para as diferentes características, porém foi mais elevada com valores aproximados de 28%, 32% e 19% para PROD, MS e P-AMD, respectivamente. Já a contribuição da $\sigma_{Clone/Fam}^2$ na σ_F^2 para o PYT, foi ainda mais elevadas para as três características, 75% (PROD), 47% (MS) e 76% (P-AMD).

A contribuição da variância ambiental (σ_e^2) para a variância fenotípica (σ_F^2) tanto para CET quanto para PYT variou conforme a característica avaliada (Tabela 3). Contudo, observou-se uma redução acentuada da σ_e^2 do CET para o PYT para as características produtivas (PROD e P-AMD), cujos valores foram de 65% e 12% (CET e PYT, respectivamente) e 69% e 10% para P-AMD (CET e PYT, respectivamente). Por outro lado, para a característica MS foi observado um pequeno aumento da contribuição da σ_e^2 , de 36% (CET) para 42% (PYT).

Tabela 3. Estimativa dos parâmetros genéticos nas famílias de irmãos-completos (clones F₁) de mandioca avaliadas no ensaio de avaliação clonal (CET) e ensaio preliminar de produção (PYT), para as variáveis produtividade de raízes em t ha⁻¹ (PROD), teor de matéria seca em % (MS) e produtividade de amido em t ha⁻¹ (P-AMD).

Parâmetro*	Famílias F ₁ - CET			Famílias F ₁ - PYT		
	PROD	MS	P-AMD	PROD	MS	P-AMD
σ_{Fam}^2	1,58	1,06	0,26	9,66	0,17	0,82
σ_{bloco}^2	3,91	0,78	0,47	0,09	0,39	0,09
$\sigma_{Clone/Fam}^2$	22,24	1,81	1,19	53,92	2,49	5,45
σ_e^2	51,03	2,03	4,34	8,28	2,20	0,74
σ_F^2	78,76	5,68	6,26	71,95	5,25	7,10
h_{Fam}^2	0,02	0,18	0,04	0,13	0,03	0,12
h_g^2	0,30	0,50	0,23	0,88	0,51	0,88
c_b^2	0,05	0,13	0,08	0,00	0,01	0,00
$c_{Clone/Fam}^2$	0,28	0,32	0,19	0,75	0,47	0,77
CV _g	5,84	3,23	8,79	18,23	1,16	17,27
CV _e	33,19	4,56	35,53	16,88	4,20	16,37
\bar{X}	21,52	31,15	5,86	17,05	35,31	5,25
r_{ggFam}	0,14	0,42	0,20	0,37	0,18	0,34
r_{ggCl}	0,55	0,71	0,48	0,94	0,71	0,94

* σ_{Fam}^2 : variância total entre famílias de irmãos completos; σ_{bloco}^2 : variância entre blocos; $\sigma_{Clone/Fam}^2$: variância entre clones dentro de famílias de irmãos completos, não ajustada para variância genética aditiva total; σ_e^2 : variância ambiental; σ_F^2 : variância fenotípica individual; h_{Fam}^2 : herdabilidade das famílias de irmãos completos; h_g^2 : herdabilidade individual no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais; c_b^2 : coeficiente de determinação dos efeitos de blocos; $c_{Clone/Fam}^2$: coeficiente de determinação dos efeitos de clones dentro de famílias, não ajustado para variância genética aditiva total; CV_g: coeficiente de variação genotípica; CV_e: coeficiente de variação residual; \bar{X} : média geral do experimento; r_{ggFam} : acurácia seletiva de famílias; r_{ggCl} : acurácia seletiva de clones.

As estimativas de herdabilidade das famílias de irmãos completos (h_{Fam}^2) avaliadas no CET foram de baixa magnitude, i.e., 0,02 (PROD), 0,18 (MS) e de 0,04 para P-AMD. Porém, a h_{Fam}^2 foi mais elevada no PYT para PROD (0,13) e P-AMD (0,12) e menor para MS (0,03) (Tabela 3), em concordância com as estimativas dos componentes de variância. No entanto, as estimativas da herdabilidade individual no sentido amplo (h_g^2) foram de magnitudes superiores à h_{Fam}^2 para ambos os ensaios, muito embora este aumento tenha sido mais elevado para as características produtivas, sendo de 0,30 para 0,88 (PROD) e de 0,23 para 0,88 (P-AMD), diferentemente do insignificante aumento de 0,50 para 0,51 para MS.

O coeficiente de variação experimental (CV_e) foi praticamente o dobro (acima de 33%) no CET em comparação com o PYT, sobretudo para as características PROD e P-AMD. Por outro lado, o CV_e foi praticamente o mesmo nos dois ensaios para MS (Tabela 3). Além disso, verificou-se uma alta variabilidade genética entre os clones em estudo, de acordo com os coeficientes de variação genotípica (CV_g) que foram acima de 17% para PROD e P-AMD no PYT. Provavelmente no CET esta variação genética não tenha sido tão evidente, pela presença de elevado CV_e .

Com relação às estimativas da acurácia seletiva, independente da característica avaliada, a acurácia das famílias (r_{ggFam}) foi menor do que as estimativas da acurácia de clones (r_{ggCl}) tanto no CET quanto no PYT (Tabela 3). Além disso, a r_{ggCl} foi mais elevada nas avaliações realizadas no PYT, à exceção da característica MS. No PYT a r_{ggCl} foi bastante elevada ($>0,70$) para todas as características, indicando a possibilidade de realizar o processo de seleção dos melhores clones de forma bastante confiável e segura.

Parâmetros genéticos: famílias S_1

As estimativas de σ_{Fam}^2 das famílias S_1 no CET representaram apenas cerca de 10% da variância total para PROD e P-AMD, e 12% para MS. Por outro lado, as estimativas de σ_{Fam}^2 foram muito mais elevadas no PYT, sendo de 47% para PROD, 37% para MS e 51% para P-AMD. Portanto, no PYT a contribuição da σ_{Fam}^2 foi mais importante para a variância total em comparação com a σ_e^2 para todas as características analisadas (Tabela 4).

De forma semelhante as famílias F_1 , a avaliação dos S_1 no CET demonstrou que a maior parte da variância total está presente na $\sigma_{Clone/Fam}^2$ e σ_e^2 sobretudo para as características PROD e P-AMD, enquanto para MS a σ_e^2 foi menos expressiva (Tabela 4). A contribuição da $\sigma_{Clone/Fam}^2$ na variância fenotípica (σ_F^2) para CET foi de, aproximadamente, 35% (PROD), 69% (MS) e de 35% para P-AMD. Em contraste foi observado, que para MS e P-AMD a contribuição da $\sigma_{Clone/Fam}^2$ para a σ_F^2 diminuiu em relação ao ensaio PYT.

A contribuição da σ_e^2 para a variância total foi bastante reduzida do ensaio CET para o PYT (de 55% para cerca de 9%), sobretudo para PROD e P-AMD, enquanto para MS houve aumento de 10% para 14%. Entretanto, observou-se que

de modo geral houve menor efeito ambiental nesta fase do programa de melhoramento.

As estimativas de herdabilidade média das famílias S_1 (h_{Fam}^2) no CET foram de baixa magnitude para as três características com valores (variação de 0,10 a 0,12). Porém, no PYT estes coeficientes foram mais elevados, ou seja, 0,47 (PROD), 0,37 (MS) e 0,51 (P-AMD), indicando maior chance de sucesso com a seleção dos melhores clones nesta fase do programa de melhoramento. A herdabilidade individual no sentido amplo (h_g^2) para as variáveis PROD, MS e P-AMD foi considerada de magnitude mediana para PROD (0,44) e P-AMD (0,45) e elevada para MS (0,81) na fase CET, porém na fase PYT a h_g^2 foi considerada elevada para todas estas variáveis (acima de 0,77), certamente como resultado do menor efeito ambiental na variação genética total (Tabela 4).

Semelhantemente ao ensaio de clones F_1 , o CV_e foi quase o triplo (acima de 31%) no ensaio CET quando confrontado com o PYT, para as características PROD e P-AMD. Para MS, o CV_e foi bastante semelhante nos dois ensaios. O CV_g também demonstrou a presença de grande variabilidade genéticas nas famílias S_1 , considerando CV_g acima de 13% no CET e acima de 24% no PYT para PROD e P-AMD. Por outro lado, o CV_g para MS não foi drasticamente alterado nos ensaios CET e PYT (Tabela 4).

As estimativas da acurácia seletiva entre famílias S_1 (r_{ggFam}) foram menores em comparação com a acurácia seletiva de clones (r_{ggCl}) tanto no CET quanto no PYT (Tabela 4), embora a maior diferença nestas acurácias tenha sido observada no CET. Mesmo com alto valor das acurácias de seleção do CET para o PYT, observou-se que r_{ggCl} acima de 0,67 (PROD e P-AMD) e de 0,90 (MS) podem ser identificadas em fases precoces do melhoramento das famílias S_1 . Na fase PYT, as estimativas de r_{ggCl} foram de elevada magnitude (>0,88) para todas as características.

Tabela 4. Estimativa dos parâmetros genéticos e fenotípicos e herdabilidade de famílias oriundas de autofecundação (clones S₁) avaliadas no ensaio de avaliação clonal (CET) e ensaio preliminar de produção (PYT), para as variáveis produtividade de raízes em t ha⁻¹ (PROD), teor de matéria seca em % (MS) e produtividade de amido em t ha⁻¹ (P-AMD).

Parâmetro	Famílias S ₁ - CET			Famílias S ₁ - PYT		
	PROD	MS	P-AMD	PROD	MS	P-AMD
σ_{Fam}^2	5,96	1,22	0,58	24,92	2,24	2,84
σ_{bloco}^2	0,01	0,87	0,01	7,80	0,01	0,67
$\sigma_{Clone/Fam}^2$	21,00	6,99	1,96	15,79	2,91	1,53
σ_e^2	33,80	1,01	3,07	4,51	0,85	0,48
σ_F^2	60,77	10,09	5,62	53,02	6,01	5,52
h_{Fam}^2	0,10	0,12	0,10	0,47	0,37	0,51
h_g^2	0,44	0,81	0,45	0,77	0,86	0,79
c_b^2	0,00	0,01	0,00	0,15	0,00	0,12
$c_{Clone/Fam}^2$	0,34	0,69	0,34	0,30	0,48	0,28
CV_g	13,01	3,49	14,67	24,55	4,31	26,98
CV_e	30,97	3,18	33,70	10,44	2,66	11,12
\bar{X}	18,77	31,68	5,20	20,33	34,71	6,25
r_{ggFam}	0,31	0,35	0,32	0,69	0,61	0,72
r_{ggCl}	0,67	0,90	0,67	0,88	0,93	0,89

* σ_{Fam}^2 : variância total entre famílias S₁; σ_{bloco}^2 : variância entre blocos; $\sigma_{Clone/Fam}^2$: variância entre clones dentro de famílias S₁, não ajustada para variância genética aditiva total; σ_e^2 : variância ambiental; σ_F^2 : variância fenotípica individual; h_{Fam}^2 : herdabilidade das famílias S₁; h_g^2 : herdabilidade individual no sentido amplo, ou seja, dos efeitos genotípicos totais; c_b^2 : coeficiente de determinação dos efeitos de blocos; $c_{Clone/Fam}^2$: coeficiente de determinação dos efeitos de clones dentro de famílias, não ajustado para variância genética aditiva total; CV_g : coeficiente de variação genotípica; CV_e : coeficiente de variação residual; \bar{X} média geral do experimento; r_{ggFam} : acurácia seletiva de famílias; r_{ggCl} : acurácia seletiva de clones.

Índice de Seleção e Coincidência

O ganho predito a partir da seleção dos 20 melhores clones F₁ das famílias de irmãos completos na fase CET, em comparação com a média do ensaio, foi de 24,33% para PROD e de 17,02% para P-AMD (Tabela 5). Entretanto, a seleção destes clones não resultou em ganhos para a característica MS. Por outro lado, quando se procedeu a seleção dos 20 melhores clones F₁ na fase PYT os ganhos preditos foram muito mais elevados para as características PROD (50,24%) e P-AMD (53,03%), enquanto que para MS houve apenas um pequeno ganho (0,53%)

(Tabela 5). Possivelmente, o forte efeito ambiental, sobretudo na fase CET cujas parcelas são não replicadas nos blocos, pode ter contribuído com esta diferença no comportamento dos clones F₁. Como consequência deste processo, apenas seis clones F₁ foram coincidentes ao processo de seleção nas fases CET e PYT (30%).

Tabela 5. Estimativas dos valores genotípicos preditos ($\mu + g_i$) e ganhos de seleção dos 20 melhores clones F₁, selecionados nas famílias de irmãos completos com base no índice de seleção aplicados no ensaio de avaliação clonal (CET) e ensaio preliminar de produção (PYT).

Genótipos ¹	CET			Genótipos	PYT		
	PROD (t ha ⁻¹)	MS (%)	P-AMD (t ha ⁻¹)		PROD (t ha ⁻¹)	MS (%)	P-AMD (t ha ⁻¹)
2011-34-10	30,30	31,12	7,49	2011-09-17	33,11	35,46	10,45
2011-37-26	28,98	31,66	7,44	2011-47-54	33,42	34,28	9,87
2011-47-59	28,62	32,19	7,53	2011-34-69	31,72	35,63	10,04
2011-24-97	28,81	30,52	7,13	2011-47-65	29,99	36,85	9,95
2011-47-5	28,37	30,36	7,12	2011-47-137	30,20	35,76	9,54
2011-24-162	28,98	29,33	6,94	2011-13-35	28,97	36,67	9,66
2011-34-41	27,45	30,27	6,81	2011-24-17	27,99	34,21	8,24
2011-25-52	27,05	30,80	6,85	2011-47-142	27,37	34,85	8,29
2011-09-9	26,54	31,44	6,77	2011-24-155	26,02	36,22	8,58
2011-34-69	26,38	31,66	6,80	2011-34-45	24,19	36,58	8,00
2011-18-19	27,39	29,73	6,70	2011-09-24	24,78	34,46	7,39
2011-26-48	26,44	31,15	6,73	2011-37-11	23,62	36,16	7,59
2011-47-49	25,54	31,68	6,76	2011-15-4	23,03	35,59	7,28
2011-47-60	24,15	33,23	6,66	2011-24-169	23,14	35,04	7,16
2011-37-14	24,55	32,48	6,63	2011-24-97	22,53	35,22	7,05
2011-30-24	25,44	30,65	6,51	2011-37-26	21,96	34,61	6,51
2011-47-137	25,60	30,09	6,57	2011-47-49	20,60	36,19	6,62
2011-47-99	25,09	31,01	6,61	2011-31-8	20,28	35,82	6,38
2011-47-54	25,42	30,36	6,53	2011-18-4	20,18	34,52	6,05
2011-24-195	24,01	33,07	6,57	2011-47-69	19,21	35,78	6,02
Ganho	24,33	-0,03	17,02	Ganho	50,24	0,53	53,03

¹: clones em negrito são coincidentes ao processo de seleção nas fases CET e PYT.

Tabela 6. Estimativas dos valores genotípicos preditos ($\mu + g_i$) e ganhos de seleção dos 20 melhores clones S₁, selecionados com base no índice de seleção aplicados no ensaio de avaliação clonal (CET) e ensaio preliminar de produção (PYT).

Genótipos ¹	CET			Genótipos	PYT		
	PROD (t ha ⁻¹)	MS (%)	P-AMD (t ha ⁻¹)		PROD (t ha ⁻¹)	MS (%)	P-AMD (t ha ⁻¹)
2011-53-5	22,61	32,41	6,38	2011-53-7	29,78	34,78	9,21
2011-52-35	21,74	31,03	6,05	2011-53-1	27,50	34,03	8,30
2011-51-7	19,72	35,83	5,59	2011-52-25	25,58	35,57	8,02
2011-50-79	20,26	34,36	5,72	2011-50-159	26,38	33,48	7,86
2011-52-13	20,18	34,58	5,70	2011-50-90	24,82	35,49	7,75
2011-52-1	20,54	33,61	5,79	2011-49-19	25,55	33,82	7,65
2011-50-1	20,52	33,57	5,76	2011-52-19	23,46	36,05	7,44
2011-50-159	20,22	33,01	5,67	2011-53-10	23,86	35,11	7,43
2011-53-10	19,89	33,33	5,56	2011-52-23	22,72	36,78	7,30
2011-49-1	18,94	35,50	5,31	2011-53-26	22,36	36,74	7,26
2011-50-90	20,03	32,60	5,59	2011-49-22	23,08	35,42	7,14
2011-53-4	19,48	33,73	5,45	2011-52-10	23,99	32,97	7,07
2011-52-19	19,58	33,48	5,46	2011-50-152	23,63	32,96	6,92
2011-53-55	19,68	33,00	5,49	2011-50-6	21,36	36,47	6,81
2011-50-15	19,83	32,59	5,52	2011-50-1	21,58	35,02	6,67
2011-49-22	20,47	30,90	5,66	2011-50-15	21,50	35,32	6,67
2011-50-6	19,11	34,21	5,34	2011-52-34	21,60	34,76	6,60
2011-49-23	20,15	31,55	5,59	2011-50-94	21,38	35,68	6,68
2011-52-34	19,58	32,86	5,45	2011-53-21	22,75	32,83	6,61
2011-53-9	19,48	33,02	5,43	2011-54-1	21,42	34,70	6,59
Ganho	7,09	4,98	8,19	Ganho	16,65	0,55	16,80

¹: clones em negrito são coincidentes ao processo de seleção nas fases CET e PYT.

Os ganhos preditos com base na seleção dos 20 melhores clones S₁ do ensaio CET, cuja variação foi de 4,98% para MS a 8,19% para P-AMD, foram menores do que aqueles observados para este mesmo tipo de ensaio nos clones F₁ (Tabela 6). Por outro lado, os ganhos preditos foram muito mais elevados quando as famílias S₁ foram avaliadas no ensaio PYT, sobretudo para as características

PROD e P-AMD, cujos ganhos foram acima de 16%. Porém, no ensaio PYT os ganhos preditos para MS foram menores que aqueles observados no CET (0,55%) (Tabela 6). O índice de coincidência dos melhores clones S_1 nas diferentes fases do programa de melhoramento de mandioca foi mais elevado em relação aos clones F_1 , pois nove clones selecionados na fase CET também o foram na PYT (45% de coincidência).

Análise de Correlações

As estimativas da correlação de Pearson para a PROD, MS e P-AMD estão apresentadas na Figura 1. Todas as correlações foram positivas na avaliação dos clones F_1 no CET (Figura 1). Entretanto, a única correlação de maior magnitude foi entre PROD x P-AMD (0,99). Embora haja correlação positiva entre PROD x MS no CET (0,07), esta estimativa não difere de zero quando se analisa seu intervalo de confiança. Por outro lado, no ensaio PYT a correlação entre as características produtivas nos clones F_1 evidenciaram a forte correlação positiva entre PROD e P-AMD (0,99), enquanto que as demais associações, PROD x MS e MS x P-AMD, não diferiram de zero.

A forte correlação positiva entre PROD x P-AMD também foi evidenciada na análise dos clones S_1 , tanto no ensaio CET quanto no PYT (Figura 1). Contudo no CET, foi identificada correlação negativa entre PROD x MS nos clones S_1 (-0,26), possivelmente como resultado do *background* genético dos progenitores utilizado nas autofecundações. É possível identificar de forma bastante clara dois grupos de clones (alta PROD + baixo a médio MS, e baixa PROD + alta MS) no CET, o que certamente contribuiu para que esta correlação tivesse sentido contrário àquele observado nas famílias de irmãos completos. Ainda no CET identificou-se situação semelhante na correlação negativa entre MS x P-AMD (-0,10). Por outro lado, no ensaio PYT a correlação entre PROD x P-AMD foi positiva, porém de baixa magnitude, e não diferente de zero, de acordo com seu intervalo de confiança. Uma possível hipótese para explicar esta inversão na correlação média dos clones S_1 nestes diferentes ensaios refere-se ao maior peso dado às características PROD e P-AMD fazendo com que os clones S_1 com maior teor de MS, mas com baixa PROD e P-AMD fossem eliminados na fase PYT. O efeito correlacionado de PROD x P-

AMD fez com que a correlação entre MS x P-AMD no PYT seguisse a mesma tendência de aumento (0,29).

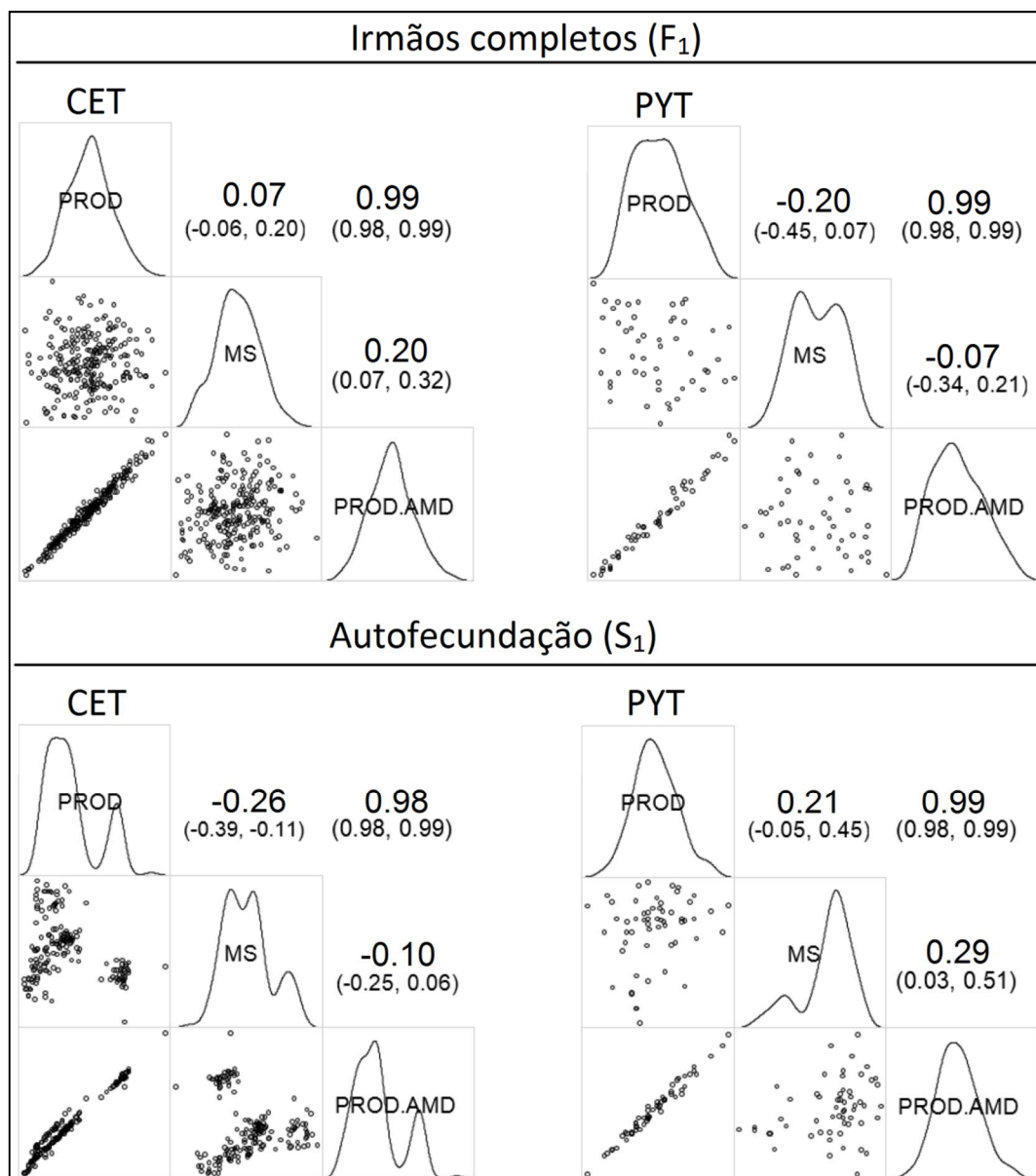


Figura 1. Estimativa da correlação genética para produtividade de raízes (PROD), teor de matéria seca (MS) e produtividade de amido (P-AMD) de clones de mandioca, provenientes de famílias de irmãos completos (clones F_1) e autofecundadas (clones S_1), com avaliação realizada em ensaio clonal (CET) e preliminar de produção (PYT). Os valores entre parênteses referem-se às estimativas do intervalo de confiança das correlações.

DISCUSSÃO

Estimativas dos parâmetros genéticos nas diferentes famílias

Os resultados do presente trabalho demonstraram que a maior parte da variação total no CET foi identificada dentro das famílias de irmãos completos ou autofecundadas ($\sigma_{Clone/Fam}^2$), enquanto que no PYT maior importância da $\sigma_{Clone/Fam}^2$ foi identificada apenas nas famílias de irmãos completos. No PYT, as famílias S₁ apresentaram maior importância da σ_{Fam}^2 , sobretudo para PROD e P-AMD. Outros autores também relataram situação similar nas etapas iniciais do programa de melhoramento de mandioca, na qual a maior parte da variância foi identificada dentro das famílias, sobretudo para características quantitativas de maior interesse agrônomo (Cach et al., 2005; Ceballos et al., 2015, 2016). Algumas hipóteses para explicar a baixa importância da σ_{Fam}^2 , sobretudo entre as famílias F₁ referem-se ao uso de progenitores com baixa distância genética ou baixa complementariedade nos cruzamentos e também à alta heterozigosidade dos progenitores. Sabe-se que a variabilidade genética é obtida a partir do cruzamento entre indivíduos com locos em heterozigose. Desse modo, cruzamentos entre progenitores com maior número de locos em heterozigose tem maior probabilidade de originar famílias com maior $\sigma_{Clone/Fam}^2$. De fato, Cach et al. (2005) já haviam observado que pequenas diferenças nos valores genéticos dos progenitores podem resultar em famílias com menores estimativas da σ_{Fam}^2 .

Na fase CET foi observada uma forte influência do ambiente sobre as variáveis analisadas, que pode ser devido ao uso do delineamento de blocos aumentados (DBA), no qual não há repetição dos tratamentos regulares, além do menor número de plantas na parcela, que é limitado à taxa de multiplicação dos *seedlings* na fase anterior (em geral 1:5 até 1:10). O uso de delineamentos não replicados para a instalação do CET é comum em programas de melhoramento de mandioca (Freitas et al., 2016; Ceballos et al., 2004, 2016) pela sua praticidade e simplicidade em função da baixa disponibilidade de manivas-sementes por clone. Portanto, devido à forte influência do ambiente na expressão das características de interesse, Cach et al. (2005) sugeriram a condução dos ensaios CET em dois locais, utilizando menor número de plantas por parcela, de forma a fornecer melhores estimativas dos parâmetros genéticos. Porém, em cana-de-açúcar, cujos

métodos de melhoramento são bastante similares aos aplicados na mandioca, Souza et al. (2006b) verificaram que o uso de DBA duplicado com menor número de plantas por parcela foi menos eficiente na estimação dos parâmetros genéticos em comparação com o DBA em um só local com maior número de plantas. Além disso, o grande número de clones obtidos e avaliados na fase de CET (4 a 7 mil clones anuais) faz com que a duplicação dos ensaios em diferentes locais se torne uma tarefa bastante trabalhosa e onerosa quando se deseja obter dados fenotípicos para iniciar a seleção nesta fase.

De acordo com Ceballos et al. (2004), uma característica comum aos programas de mandioca é que as duas primeiras etapas de seleção não são replicadas, e a escolha dos genótipos é feita basicamente por meio de seleção visual. A tomada de dados fenotípicos ocorre basicamente nos ensaios em que é possível replicar os genótipos, mesmo em apenas um ambiente. Contudo, a necessidade de se iniciar a avaliação dos genótipos nas fases iniciais do programa de melhoramento advém do fato que a maior intensidade de seleção é aplicada nesta fase, às vezes com critérios pouco científicos.

Independente da origem do material genético (clones F_1 ou S_1), os resultados do presente trabalho demonstraram que a σ_e^2 contribuiu fortemente para a variância genética total no ensaio CET. Portanto, é preciso adotar algum tipo de delineamento genético que permita minimizar a influência ambiental nas estimativas dos parâmetros genéticos e que ao mesmo tempo não aumente de forma exacerbada a tomada de dados nesta fase. Uma possível alternativa para atender estes pressupostos seria a separação dos indivíduos das famílias em diferentes grupos, de tal forma que cada grupo de uma família seja distribuído aleatoriamente nos diferentes blocos do DBA. Embora os genótipos sejam diferentes em cada grupo de famílias, a informação replicada pode ser obtida para cada família, permitindo assim a identificação dos valores genéticos dos progenitores das famílias (Ceballos et al., 2004; Ojulong et al., 2008). A partir da fase CET, a redução das estimativas da σ_e^2 é explicada pela avaliação de menor número de clones e maior número de repetições no ensaio PYT, de modo que o controle das variações ambientais tende a ser mais eficiente.

Com relação às estimativas da herdabilidade, a baixa magnitude da h_{Fam}^2 no ensaio CET e PYT (apenas famílias F_1), em todas as variáveis, evidenciou que a seleção entre famílias pode ser pouco efetiva para obtenção de maior ganho

genético. Uma exceção a este comportamento foi identificado no PYT nas famílias S₁, pois as estimativas de h_{Fam}^2 foram de magnitude mediana, possivelmente como consequência da maior σ_{Fam}^2 . Por outro lado, as maiores estimativas da herdabilidade individual no sentido amplo (h_g^2) obtidas nas análises dos clones F₁ e S₁ indicaram que maior eficiência seletiva pode ser obtida com base na seleção dentro das famílias. Isso pode ser explicado em função da h_g^2 levar em consideração toda variância genética liberada entre e dentro das famílias. O aumento da magnitude das estimativas tanto da h_{Fam}^2 quanto da h_g^2 no PYT, quando comparado com as estimativas no CET, pode ser devido à redução da influência no ambiente na expressão das características, conforme discutido anteriormente. Os valores das estimativas de h_g^2 no PYT de mandioca estão de acordo com os valores reportados por outros autores, i.e., 0,85 para MS e 0,80 P-AMD, ao avaliarem acessos de germoplasma de *M. esculenta* (Oliveira et al., 2014).

Relativamente, às acurácias, observou-se que independente do tipo de família utilizada (F₁ ou S₁), a acurácia das famílias (r_{ggFam}) foi menor do que as estimativas da acurácia de clones (r_{ggCl}) tanto no CET quanto no PYT, para todas as características, e que a r_{ggCl} foi maior nos ensaios com repetição (PYT). As acurácias seletivas do PYT foram semelhantes a outros relatos da literatura que utilizaram delineamentos com repetição e maior número de plantas por parcela. Oliveira et al. (2014) relataram acurácias de seleção acima de 0,90 para MS, PROD e teor de compostos cianogênicos, na avaliação de 471 acessos de mandioca utilizando o método REML/BLUP. Em outro estudo, Oliveira et al. (2015) avaliaram o efeito do déficit hídrico sobre os parâmetros e os valores genéticos em diversas características agronômicas em mandioca, cujas acurácias seletivas também foram acima de 0,90 para PROD, MS e P-AMD, e de 0,87 para número de raízes. A acurácia seletiva é um importante parâmetro para se verificar a precisão experimental e a predição dos ganhos com a seleção (Resende e Duarte, 2007). Assim, nossos resultados evidenciam que o processo de seleção em mandioca pode ser realizado com maior confiabilidade à partir do PYT e que os ganhos preditos com a seleção são mais acurados ao se proceder a seleção dentro das famílias.

De forma contrária, em outras espécies de propagação clonal diversos estudos têm indicado que o uso da estrutura de famílias em gerações precoces

permitiu a obtenção de alta acurácia de seleção de clones superiores (Benavente e Pinto, 2012; Brasileiro et al., 2016; Castro et al., 2016). Especificamente em cana-de-açúcar, a seleção individual por meio do BLUPIS (*Best Linear Unbiased Prediction Individual Simulated*) com alta pressão de seleção entre e baixa pressão dentro das famílias resultou na identificação de clones superiores com alto desempenho desde a primeira até a terceira fase de avaliação (Brasileiro et al., 2016). Segundo Almeida et al. (2014), a seleção de famílias só será mais eficiente que a individual quando a herdabilidade média das famílias for superior à herdabilidade individual das plantas, e é exatamente esta a situação observada na cana-de-açúcar (Castro et al., 2016; Oliveira et al., 2008). Resultados semelhantes na cultura da batata evidenciaram esta mesma tendência de maior eficiência da seleção entre famílias (Benavente e Pinto, 2012).

Para a cultura da mandioca, a seleção de clones superiores tem sido baseada principalmente na hibridação, seguida de seleção massal fenotípica, sem, no entanto, considerar a estrutura de famílias (Ceballos et al., 2015), embora alguns trabalhos tenham reportado diversas vantagens do uso desta estratégia (Ojulong et al., 2008). O CET é a primeira fase na qual se pratica algum tipo de seleção, por isso deve ser feita da forma mais acurada possível, pois nas fases seguintes de avaliação, como PYT, AYT e RYT, não há introdução de novos genótipos, de modo que a seleção errônea no CET pode comprometer todo o programa de melhoramento nas etapas seguintes.

Como as estimativas de h_{Fam}^2 foram menores em relação a h_g^2 para ambos os ensaios, é possível inferir que a estrutura de famílias não contribuiu de forma positiva no processo de seleção durante as fases iniciais do programa de melhoramento. Estas observações também têm sido relatadas por outros autores no melhoramento da mandioca (Cach et al., 2005; Ceballos et al., 2015). Considerando que nas famílias de irmãos completos, a σ_{Fam}^2 pode ser decomposta em $\frac{1}{2}$ da variância aditiva e $\frac{1}{4}$ da variância de dominância, enquanto que a $\sigma_{Clone/Fam}^2$ contem $\frac{1}{2}$ e $\frac{3}{4}$ das variâncias aditivas e de dominância, somadas ainda à variância epistática (Hallauer et al., 2010), pode-se especular que os efeitos não-aditivos podem ter elevada importância na expressão das características PROD, MS e P-AMD. De fato, ao analisarem um dialelo com nove progenitores em condições sub-úmidas, Cach et al. (2005) verificaram que os efeitos de dominância

tiveram um papel importante na expressão da característica PROD, embora estes efeitos não tenham sido expressivos para MS. Entretanto, embora os resultados obtidos nos permitam inferir sobre a baixa eficiência da estrutura de famílias para a seleção de clones superiores de mandioca, maiores estudos precisam ser realizados para confirmar esta hipótese.

A autofecundação é uma estratégia rotineiramente utilizada em programas de melhoramento visando a redução da heterozigosidade e da carga genética de determinada população ou progenitor, bem como para identificação de genes recessivos úteis. Por outro lado, em mandioca geralmente a autofecundação está associada à perda de vigor dos indivíduos, causada pela depressão por endogamia (Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011; Freitas et al., 2016). Embora explorem diferentes efeitos genéticos, famílias F_1 e S_1 geralmente são conduzidas utilizando as mesmas estratégias de seleção no programa de melhoramento de mandioca, ou seja, os melhores genótipos são selecionados e avançados para ensaios de avaliação com repetições. Portanto, é conveniente entender como variam os parâmetros genéticos destas populações ao longo do processo de seleção.

Nas famílias S_1 de mandioca, a σ_{Fam}^2 foi mais elevada do que nas famílias F_1 , mesmo na fase CET. Na fase PYT, a σ_{Fam}^2 das famílias S_1 foi de maior magnitude, comparada à $\sigma_{Clone/Fam}^2$, sobretudo para PROD e P-AMD, o que pode ser explicado pela partição da variância aditiva e de dominância em diferentes tipos de famílias, pois na S_1 são esperados 1 da variância aditiva e $\frac{1}{4}$ da variância de dominância para σ_{Fam}^2 e $\frac{1}{2}$ para a variância aditiva e $\frac{1}{2}$ da variância de dominância para $\sigma_{Clone/Fam}^2$ (Hallauer et al., 2010). Portanto, é esperada redução da variância dentro das famílias S_1 ($\sigma_{Clone/Fam}^2$) em comparação com esta mesma variância nas famílias F_1 , conforme observado para as características produtivas avaliadas. Portanto, nas famílias S_1 espera-se obtenção de maiores ganhos genéticos quando se trabalha com um maior número de clones por famílias. De fato, Ceballos et al. (2016) argumentaram que famílias autofecundadas tendem a ter menores contribuições da variação genética dentro de famílias, de modo que o valor genético dos genitores possa ser predito e utilizado de forma mais eficiente em programas de melhoramento para selecionar genitores com maior potencial de gerar clones superiores.

Nas fases iniciais de um programa de melhoramento de mandioca, tem sido recomendada a seleção para caracteres de alta herdabilidade, como resistência a doenças, porte, entre outras, sendo também possível a seleção de caracteres relacionados à qualidade das raízes como teor de carotenoides e teor de matéria seca (Belalcazar et al., 2016). Entretanto, como nas fases iniciais, as estimativas da herdabilidade são de baixas magnitudes para a maioria dos caracteres quantitativos de interesse, a adoção de índices de seleção para selecionar clones no CET é uma prática comum, por levar em consideração a presença de caracteres correlacionados (Ceballos et al., 2016), de modo a obter um maior ganho com a seleção.

Seleção dos clones superiores

Com base no índice de seleção, os ganhos preditos foram obtidos para os clones F_1 e S_1 , tanto no CET quanto no PYT, para as características PROD e P-AMD, embora os ganhos no ensaio PYT tenham sido muito mais elevados, possivelmente como consequência da maior acurácia seletiva nesta fase. Além disso, os ganhos preditos para os clones F_1 foram muito maiores do que para os clones S_1 . Por outro lado, mesmo menores em comparação aos clones F_1 , os ganhos preditos para os 20 melhores clones S_1 foram expressivos (>16% para PROD e P-AMD) considerando a origem destas famílias, pois diversos autores têm relatado a presença de depressão endogâmica em famílias S_1 (Rojas et al., 2009; Kawuki et al., 2011; Freitas et al., 2016). Contudo, estes mesmos autores reportaram que alguns clones S_1 tendem a apresentar melhor desempenho do que os progenitores, e que portanto, é possível obter progressos genéticos por meio da seleção de indivíduos transgressivos em populações autofecundadas de mandioca, dependendo da característica em análise.

Uma observação importante em relação à aplicação do índice de seleção na escolha dos melhores clones F_1 refere-se à baixa coincidência dos 20 melhores clones nas fases CET e PYT (30%). Por outro lado, nos clones S_1 esta coincidência dos melhores indivíduos nas duas fases foi de 45%. Como o efeito ambiental nas duas fases de seleção não foi o mesmo, pois foram avaliados em diferentes anos e diferentes locais de plantio (embora dentro da mesma fazenda experimental), é possível que a interação genótipos x ambientes possa ter uma importante

contribuição para esta diferença na coincidência dos clones F_1 . Contudo, a própria origem do material genético pode contribuir para esta diferença na coincidência dos melhores clones, uma vez que a acurácia seletiva nos clones S_1 na fase CET (0,67 – PROD, 0,90 – MS e 0,67 – P-AMD) foi mais elevada que nos clones F_1 (0,55 – PROD, 0,71 – MS e 0,48 – P-AMD). A maior acurácia seletiva na fase CET nos clones S_1 pode ser devido à menor variabilidade genética dentro de famílias, a qual tem sido apontada como uma das causas da dificuldade de estimação dos verdadeiros valores genéticos dos indivíduos, de modo que o uso de famílias parcialmente endogâmicas S_1 ou S_2 tem sido apontado com uma alternativa para melhorar a predição dos valores genéticos dos progenitores (Ceballos et al., 2016).

A seleção de genótipos superiores é um dos aspectos mais importantes e críticos dos programas de melhoramento de mandioca, considerando que é um processo longo e dispendioso. Portanto, diante da baixa coincidência na seleção dos melhores clones nas fases CET e PYT, e a baixa acurácia das famílias na fase CET, sugere-se adotar a seleção visual com base na experiência do melhorista, associado a aplicação de índices de seleção para características agronômicas de interesse, porém com intensidade de seleção moderada, para que não sejam descartados clones de alto desempenho nesta fase.

Correlações Genéticas

As estimativas das correlações genéticas evidenciaram que a PROD e a P-AMD apresentaram associação positiva, diferente de zero e com magnitude acima de 98%, independentemente do ensaio de avaliação ou do tipo das famílias avaliadas. A associação entre MS x PROD e MS x P-AMD foram de baixa magnitude ou nulas, para os clones F_1 e S_1 . A P-AMD é estimada considerando a produtividade de raízes e o teor de matéria seca, como a variação no teor de matéria seca é menor em comparação com a PROD, existe uma tendência à forte associação entre estas características. Assim, é esperada uma maior influência da PROD sobre a estimativa da P-AMD, resultando em maior associação linear quando comparado com a influência da MS sobre a P-AMD. Do ponto de vista do melhoramento, essa alta associação é importante, pois o potencial de produção de amido de clones de mandioca em gerações segregantes pode ser estimado por meio da avaliação do potencial produtivo de raízes.

Uma das hipóteses para explicar a baixa correlação entre PROD x MS refere-se ao fato de que a matéria seca é pouco influenciada pelas condições ambientais (Calle et al., 2005) e idade da planta (Belalcazar et al., 2016), sendo portanto uma característica de expressão mais estável, enquanto que a produtividade de raízes sofre forte influência ambiental (Calle et al., 2005; Aina et al., 2009) e conseqüentemente baixa previsibilidade. Estas observações podem explicar a falta de correlação entre PROD x MS nos clones F₁ (CET e PYT) e S₁ (PYT).

Considerações para os programas de melhoramento genético de mandioca

Nos programas de melhoramento de mandioca, são avaliados anualmente milhares de clones nos quatro principais ensaios de avaliação (CET, PYT, AYT e RYT) antes da multiplicação em larga escala para distribuição aos agricultores. Portanto, é um processo oneroso e que demanda grande quantidade de recursos físicos, humanos e financeiros, sendo necessária a otimização desses recursos, de modo a aumentar a eficiência do programa, sobretudo nas etapas iniciais do programa. Especificamente no CET, milhares de clones oriundos de famílias de meios-irmãos, irmãos-completos ou autofecundações são avaliadas, porém, um baixo número de clones (<1%) é avaliado nos últimos ensaios do programa de melhoramento, o que é esperado em função do aumento da intensidade de seleção e pela necessidade de seleção apenas dos clones que possam trazer alguma vantagem competitiva em comparação com as variedades tradicionalmente utilizadas pelos agricultores. Contudo, em função da forte influência do ambiente, existe uma dificuldade inerente à estimação acurada dos valores genéticos dos melhores clones, levando à baixa correlação entre o desempenho dos clones nos diferentes ensaios de avaliação (Ceballos et al., 2016), prejudicando assim a seleção, uma vez que clones de alto desempenho podem ser descartados logo na primeira fase de seleção.

De acordo com Ceballos et al. (2016), a baixa capacidade de predição dos valores genéticos dos progenitores e desempenho dos clones de mandioca pode ainda estar associada a efeitos epigenéticos e estresses bióticos e abióticos que influenciam diretamente na qualidade do material plantado, além da influência não controlada da interação genótipos x ambientes (Calle et al., 2005). Para melhorar

a eficiência da seleção no CET, diversas abordagens têm sido empregadas, do ponto de vista da melhoria da fenotipagem para algumas características, a exemplo do uso do espectrômetro de infravermelho próximo (NIR) para seleção de clones com maior teor de betacaroteno e matéria seca (Belalcazar et al., 2016), assim como pelo uso de ferramentas estatístico-genéticas que melhor estimam os valores genéticos de progenitores (Ceballos et al., 2016). Embora a predição dos valores genéticos dos melhores clones nas fases iniciais do melhoramento da mandioca seja um enorme desafio, o grande avanço nos métodos de fenotipagem e de genômica aplicada ao melhoramento da cultura da mandioca, podem trazer novas abordagens metodológicas para aumentar a acurácia na seleção de genótipos superiores no CET.

Considerando os resultados do presente trabalho qual a $\sigma_{Clone/Fam}^2$ contribuiu com maior magnitude para a variância genética total, resultando em maior importância das estimativas da h_g^2 e r_{ggCl} tanto nos clones F₁ quanto S₁, recomenda-se a obtenção de um maior número de clones por família, para que a eficiência na seleção de clones superiores seja maximizada nas fases CET e PYT. De fato, ao analisarem os dados históricos de famílias de diferentes origens em mandioca, Ceballos et al. (2016) indicaram que a maior parte da variação genética está dissipada dentro de famílias e que as famílias com maior número de clones possuem maior probabilidade de gerar clones superiores avaliados no estágio final do programa de melhoramento.

A complexidade genética da mandioca e a ação gênica aditiva e não-aditiva das características de maior importância agrônômica (PROD, MS e P-AMD), associadas com forte interação ambiental, e necessidade de geração e avaliação de milhares de *seedlings* especialmente nas fases iniciais traz um enorme aumento nos trabalhos de fenotipagem, que muitas vezes podem não contribuir para um processo seletivo acurado. Portanto, novas estratégias de seleção devem trazer impactos positivos no desenvolvimento de novas cultivares de mandioca, e não meramente informações complementares sobre as populações segregantes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AINA, O.O.; DIXON, A.G.O.; PAUL, I.; AKINRINDE, E.A. GxE interaction effects on yield and yield components of cassava (landraces and improved) genotypes in the savanna regions of Nigeria. **African Journal of Biotechnology**, v. 8, p.4933-4945, 2009.

ALMEIDA, L.M.; PIO VIANAI, A.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; CARNEIRO JÚNIOR, J.B. Breeding full-sib families of sugar cane using selection index. **Ciência Rural**, v.44, p.605-611, 2014.

BELALCAZAR, J.; DUFOUR, D.; ANDERSSON, M.S.; PIZARRO, M.; LUNA, J.; LONDOÑO, L.; MORANTE, N.; JARAMILLO, A.M.; PINO, L.; LÓPEZ-LAVALLE, L.A.B.; DAVRIEUX, F.; TALSMA, E.F.; CEBALLOS, H. High-throughput phenotyping and improvements in breeding cassava for increased carotenoids in the roots. **Crop Science**, v.56, p.2916-2925, 2016.

BENAVENTE, C.A.T.; PINTO C.A.B.P. Selection intensities of families and clones in potato breeding. **Ciência Agrotecnologia**, v.36, p.60-68, 2012.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plant**. Woodbury: Stemma Press, 2002.

BRASILEIRO, B.P.; MENDES, T.O.P.; PETERNELLI, L.A.; SILVEIRA, L.C.I.; RESENDE, M.D.V.; BARBOSA, M.H.P. Simulated individual best linear unbiased prediction versus mass selection in sugarcane families. **Crop Science**, v.56, p.570-575, 2016.

CACH, N.T.; PÉREZ, J.C.; LENIS, J.I.; CALLE, F.; MORANTE, N. CEBALLOS, H. Epistasis in the expression of relevant traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) for subhumid conditions. **Journal of Heredity**, v.96, p.586–592, 2005.

CALLE, F.; PEREZ, J.C.; GAITÁN, W.; MORANTE, N.; CEBALLOS, H.; LLANO, G.; ALVAREZ, E. Diallel inheritance of relevant traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) adapted to acid-soil savannas. **Euphytica**, v.144, p.177-186, 2005.

CASTRO, R.D.; PETERNELLI, L.A.; RESENDE, M.D.V.; MARINHO, C.D.; COSTA, P.M.A.; BARBOSA, M.H.P.; MOREIRA, E.F.A. Selection between and within full-sib sugarcane families using the modified BLUPIS method (BLUPIISM). **Genetics and Molecular Research**, v.15, p.1-10, 2016.

CEBALLOS, H.; IGLESIAS, C.A.; PÉREZ, J.C.; DIXON, A.G.O. Cassava breeding: opportunities and challenges. **Plant Molecular Biology**, v.56, p.503-516, 2004.

CEBALLOS, H.; KAWUKI, R.S.; GRACEN, V. E.; YENCHO, G. C.; HERSHEY, C.H. Conventional breeding, marker-assisted selection, genomic selection and inbreeding in clonally propagated crops: a case study for cassava. **Theoretical and Applied Genetics**, v.9, p.1647-1667, 2015.

CEBALLOS, H.; PÉREZ, J.C.; BARANDICA, O.J.; LENIS, J.I.; MORANTE, N.; CALLE, F.; PINO, L.; HERSHEY, C.H. Cassava breeding I: the value of breeding value. **Frontiers in Plant Science**, v.7, p.1-12, 2016.

CEBALLOS, H.; SÁCHEZ, T.; MORANTE, N.; FREGENTE, M.; DUFOUR, D.; SMITH, A.M.; DENYER, K.; PÉREZ, J.C.; CALLE, F.; MESTRES, C. Discovery of amylose-free starch mutant in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.55, p.7469-7476, 2007.

EL-SHARKAWY, M. A. International research on cassava photosynthesis, productivity, eco-physiology, and responses to environmental stresses in the tropics. **Photosynthetica**, v.44, p.481-512, 2006.

FAO (2014). Agriculture: Cassava. Available at [<http://www.fao.org/ag/agp/agpc/gcds/>]. Acesso em 11 de outubro 2015.

FREITAS, J.P.X.; SANTOS, V.S.; OLIVEIRA, E.J. Inbreeding depression in cassava for productive traits. **Euphytica**, v.209, p.137-145, 2016.

HALLAUER, A.R.; CARENA, M.J.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative Genetics in Maize Breeding**. 3rd edn. Springer, New York. 2010.

KAWUKI, R. S.; NUWAMANYA E.; LABUSCHAGNE, M. T.; HERSELMAN L.; FERGUSON M. Segregation of selected agronomic traits in six S₁ cassava families. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v.3, p.154-160, 2011.

LAVIOLA, B.G.; ROSADO, T.B.; BHERING, L.L.; KOBAYASHI, A.K.; RESENDE, M.D.V. Genetic parameters and variability in physic nut accessions during early developmental stages. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.45, p.1117-1123, 2010.

MCADAM, E.L.; VAILLANCOURT, R.E.; KOUTOULIS, A.; WHITTOCK, S.P. Quantitative genetic parameters for yield, plant growth and cone chemical traits in hop (*Humulus lupulus* L.). **BMC Genetics**, v.15, p.22, 2014.

OJULONG, H.; LABUSCHAGNE, M.T.; FREGENE, M.; HERSELMAN, L. A cassava clonal evaluation trial based on a new cassava breeding scheme. **Euphytica**, v.160, p.119-129, 2008.

OLIVEIRA, E.J.; RESENDE, M.D.V.; SANTOS, V.S.; FERREIRA, C.F.; OLIVEIRA, G.A.F.; SILVA, M.S.; OLIVEIRA, L.A.; AGUILAR-VILDOSO, C.I. Genome-wide selection in cassava. **Euphytica**, v.187, p.263–276, 2012.

OLIVEIRA, E.J. DE; AIDAR, S. DE T.; MORGANTE, C.V.; CHAVES, A.R. DE M.; CRUZ, J. L.; COELHO FILHO, M.A. Genetic parameters for drought-tolerance in cassava. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.50, p.233-241, 2015.

OLIVEIRA, E.J.; SANTANA F.A.; OLIVEIRA, L.A.; SANTOS, V. S. Genetic parameters and prediction of genotypic values for root quality traits in cassava using REML/BLUP. **Genetics and Molecular Research**, v.13, p.6683-6700, 2014.

OLIVEIRA, R.A.; DAROS, E.; BERESPALHOK-FILHO, J.C.; ZAMBON, J.L.C.; IDO, O.T.; WEBER, H.; RESENDE, M.D.V.; ZENI-NETO, H. Seleção de famílias de cana-de-açúcar via modelos mistos. **Scientia Agraria**, v.9, p.269-274, 2008.

NASSAR, N.M.A.; ORTIZ, R. Cassava improvement: challenges and impacts. **Journal of Agricultural Science**, v.145, p.163–171, 2007.

R Development Core Team (2016). **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at [<http://www.R-project.org/>].

RESENDE, M.D.V.; SILVA, F.F.; AZEVEDO, C.F. **Estatística matemática, biométrica e computacional: modelos mistos, multivariados, categóricos e generalizados (REML/BLUP), inferência bayesiana, regressão, aleatória, seleção genômica, QTL, GWAS, estatística espacial e temporal, competição, sobrevivência**. Viçosa, MG: UFV, 2014. 882p.

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

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

ROJAS M.C., PEREZ, J.C., CELLABOS, H., BAENA, D., MORANTE, N. AND CALLE, F. 2009. Analysis of inbreeding depression in eight S₁ cassava families. **Crop Science**, v.49, p.543-548, 2009.

SOUZA, E.F.M.; PETERNELLI, L.A.; BARBOSA, M.H.P. Designs and model effects definitions in the initial stage of a plant breeding program. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, p.369-375, 2006b.

SOUZA, L.S.; FARIAS, A. R. N.; MATTOS, P. L. P.; FUKUDA, W. M. G. **Aspectos socioeconômicos e agronômicos da mandioca**. Cruz das Almas, Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 2006a. 817 p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os programas de melhoramento genético de mandioca buscam constantemente o desenvolvimento e aplicação de novas técnicas que permitam incrementar a produtividade de raízes e amido, bem como resistência a doenças, de modo a obter variedades com desempenho superior às existentes no mercado. Este trabalho foi conduzido no intuito de obter informações sobre a influência da depressão por endogamia em caracteres agrônômicos e na resistência a doenças, assim como verificar a viabilidade do uso de populações parcialmente endogâmicas para selecionar indivíduos transgressivos com melhor desempenho agrônômico e resistência a doenças foliares de mandioca. Outro foco da presente pesquisa foi avaliar a relação nas estimativas dos parâmetros genéticos nas primeiras fases de avaliação clonal de mandioca em populações oriundas do cruzamento entre variedades elites (F_1) e populações oriundas de autofecundação (S_1).

No primeiro e segundo capítulo foi abordado a avaliação dos efeitos da depressão por endogamia em cinco variedades elite de mandioca (Cascuda, BRS Formosa, Fécula Branca, Mani-Branca e BRS Mulatinha) e a seleção de indivíduos transgressivos S_1 . Os resultados evidenciaram que a exploração de efeitos da endogamia em variedades elite de mandioca pode ser utilizada no programa de melhoramento de mandioca com grande sucesso e que os efeitos da exploração dos efeitos endogâmicos em mandioca pode contribuir para a seleção de plantas com melhor desempenho agrônômico e resistência a doenças foliares visando à obtenção de linhagens de mandioca com alto potencial genético e agrônômico, para uso per se, ou como parentais para produção de híbridos.

No terceiro capítulo estimaram-se parâmetros genéticos nas fases iniciais do melhoramento da mandioca (ensaio clonal - CET e preliminar de produção - PYT) em famílias de irmãos completos (F_1) e autofecundadas (S_1), além de avaliar os ganhos genéticos. O propósito deste estudo foi utilizar as estimativas de parâmetros genéticos para maximizar os ganhos por seleção no programa de melhoramento genético de mandioca. Os resultados deste capítulo indicaram que a $\sigma_{Clone/Fam}^2$ apresentou forte contribuição na variação genética dos caracteres agrônômicos nas populações F_1 e S_1 , deste modo recomenda-se a obtenção de

maior número de clones por família para que a eficiência na seleção de clones superiores seja maximizada nas fases CET e PYT. De forma geral, no CET a maior parte da variância foi devida aos efeitos ambientais (σ_e^2); assim, nesta fase o índice de seleção deve ser aplicado com intensidade moderada. Os resultados gerados por este trabalho trouxeram um maior entendimento sobre a utilização de populações segregantes para a seleção de indivíduos superiores e como a seleção deve ser efetuada nas fases iniciais de avaliação clonal, desta forma, espera-se uma maior eficiência na seleção seja obtida.