

HETEROSE E DISTÂNCIAS GENÉTICAS MOLECULARES PARA A PRODUÇÃO DE GRÃOS EM SOJA

Heterosis and molecular genetic distances for grain yield in soybeans

José Manoel Colombari Filho¹, Isaias Olívio Geraldí², Marco Antonio Acevedo Barona³

Resumo

Em soja, tem sido relatada a ocorrência de heterose para a produção de grãos, e embora a utilização de cultivares híbridas não seja ainda uma realidade nesta espécie, o conhecimento da heterose é importante para uma pré-seleção de cruzamentos, visto que cruzamentos mais heteróticos estão associados a uma maior divergência entre os genitores. Entretanto, a obtenção de sementes F_1 em quantidade suficiente para a avaliação experimental em parcelas é muito difícil e, assim, outros indicadores da ocorrência da heterose poderiam ser muito úteis. Objetivou-se, neste trabalho a avaliação da heterose para a produção de grãos em soja e as suas relações com as distâncias genéticas (DG), obtidas com o marcador molecular AFLP. Seis híbridos F_1 oriundos de cruzamentos com diferentes distâncias genéticas (DG) e os respectivos genitores foram avaliados em experimentos com quatro repetições, empregando o delineamento em blocos ao acaso. Foi observada uma grande variação entre os cruzamentos quanto às heteroses, isso é, de 6,29 a 56,50% em relação à média dos genitores (h_{mg}) e de -0,34 a 51,30% em relação ao genitor superior (h_{gs}). As correlações entre as distâncias genéticas (DG) e as heteroses foram elevadas ($r = 0,83$ e $0,60$, respectivamente, para h_{mg} e h_{gs}), indicando que as distâncias genéticas podem ser utilizadas como indicativas de cruzamentos mais divergentes e, conseqüentemente, como um dos auxiliares na seleção de genitores mais divergentes em soja.

Termos para indexação: *Glycine max*, heterose, distância genética, marcadores AFLP.

Abstract

Heterosis has been reported for grain yield in soybeans, and despite the fact that hybrid cultivars have not been used yet, the knowledge of heterosis magnitude is very important for a previous selection of crosses, since heterosis is related to parental divergence. However, the obtention of enough F_1 seeds for experimental evaluation in plots is a time-consuming task, and thus, other indicators of the occurrence of heterosis could be very useful. The objective of this work was to evaluate heterosis and its relationship with AFLP molecular genetic distance (DG). Six F_1 hybrids, derived from parents with different levels of genetic distances (DG) and their respective parents, were evaluated in completely randomized block designs, with four replications. Heterosis estimates were very different among different crosses, varying from 6.29 to 56.50% for mid-parent heterosis (h_{mg}) and from -0.34 to 51.30% for high-parent heterosis (h_{gs}). Besides, the correlation between heterosis and genetic distances (DG) were very high (0.83 and 0.60, respectively, for h_{mg} and h_{gs}), which indicates that DG can be used as indicative of more divergent crosses, and thus, as one criterion for selection of more divergent parents.

Index terms: *Glycine max*, heterosis, genetic distance, AFLP marker.

(Recebido em 3 de fevereiro de 2009 e aprovado em 2 de fevereiro de 2010)

INTRODUÇÃO

Em soja [*Glycine max* (L.) Merrill], o vigor híbrido tem sido relatado em diversos caracteres de importância econômica (Paschal & Wilcox, 1975; Nelson & Bernard, 1984). Os valores de heterose para produção de grãos, obtidos através da avaliação de plantas individuais F_1 (g.planta⁻¹), variaram de 14 a 46% em relação à média dos genitores e de 4 a 34%, em relação ao genitor superior (Janick, 2001).

Apesar de cultivares híbridas não serem ainda utilizadas em soja, a heterose é um indicador da divergência entre os genitores e, conseqüentemente, da variação

genética liberada nos cruzamentos. Assim, com base no conhecimento da heterose, os pesquisadores poderiam fazer uma prévia seleção dos cruzamentos e concentrar esforços somente naqueles mais promissores, resultando em redução de trabalho e custo (Galanopoulou-Sendouca & Roupakias, 1999; Kumar, 1999). A obtenção de estimativas precisas de heterose não é fácil em soja, devido à dificuldade para a obtenção de um número adequado de sementes F_1 . Entretanto, com o advento dos marcadores moleculares surgiu a possibilidade da predição da heterose, com base nas distâncias genéticas moleculares (Charcosset & Moreau, 2004).

¹Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA Arroz e Feijão – Goiânia, GO

²Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/ESALQ/USP – Departamento de Genética – Cx. P. 83 – 13.400-970 – Piracicaba, SP – iogerald@esalq.usp.br

³Instituto Nacional de Investigaciones Agrícola/INIA – Calagozo – Guárico – Venezuela

Alguns estudos em diversas espécies têm revelado uma significativa correlação entre distâncias genéticas por marcadores moleculares e expressão da heterose, como em *Brassica napus* L. (Riaz et al., 2008) e em milho (Betrán et al., 2003). No entanto, em outros estudos têm sido encontradas baixas correlações, como em milho (Ajmone-Marsan et al., 1998; Bechimol et al., 2000), em arroz *japonica* (Kwon et al., 2002), em trigo (Martin et al., 1995; Lorencetti et al., 2006) e em girassol (Cheres et al., 2000).

Manjarrez-Sandoval et al. (1997) avaliando 24 populações F_2 derivadas de cruzamentos biparentais em soja, observaram correlações negativas e significativas entre os coeficientes de similaridade genética obtidos com RFLP e as heteroses, para os caracteres peso de 100 sementes e altura das plantas, enquanto que para o caráter produção de grãos a correlação dependeu do local e do ano em que as avaliações foram realizadas. Cerna et al. (1997), avaliando 48 híbridos F_1 , observaram correlações não significativas entre a distância genética por RFLP e a heterose para o caráter produção de grãos em soja.

De acordo com Bernardo (1992), a heterozigosidade observada através dos marcadores moleculares somente será útil para a predição do desempenho de híbridos em espécies cultivadas quando, pelo menos, 30 a 50% dos QTL's (*quantitative traits loci*) que afetam o caráter estiverem ligados aos marcadores moleculares e não mais que 20 a 30% dos marcadores moleculares estiverem dispersos, aleatoriamente, no genoma ou não ligados a algum QTL.

Objetivou-se, neste trabalho, (i) avaliar a heterose para produção de grãos (PG) em seis cruzamentos de soja com diferentes distâncias genéticas moleculares (DG), obtidas com AFLP e (ii) investigar o potencial das distâncias genéticas para a predição da heterose e, conseqüentemente, para a seleção de genitores para cruzamentos.

MATERIAL E MÉTODOS

Para realização deste trabalho, foram utilizados híbridos F_1 provenientes de seis cruzamentos entre

genitores com diferentes graus de distâncias genéticas obtidas com o marcador molecular AFLP (DG). Inicialmente foi realizada uma pré-seleção das cultivares ainda recomendadas para o estado de São Paulo (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa, 2005), no sentido de assegurar que os possíveis genitores fossem adaptados às condições edafoclimáticas da área experimental deste estudo. Em seguida, a seleção dos genitores foi feita com base nas distâncias genéticas (DG), calculadas a partir dos dados de coeficientes de similaridade genética por AFLP entre 317 cultivares de soja liberados no Brasil, no período de 1962 a 1998 (Bonato et al., 2006). Desse modo foram selecionadas nove cultivares, que foram empregadas como genitores em seis diferentes cruzamentos: três com baixa distância genética; uma com distância genética mediana, e duas com distância genética alta. Os pares de genitores foram escolhidos de modo a garantir um bom intervalo de variação (0,128 a 0,656), quanto às distâncias genéticas (Tabela 1).

As hibridações foram realizadas em casa de vegetação, no ano agrícola 2005/06, nas dependências do Departamento de Genética da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", da Universidade de São Paulo (ESALQ/USP). Foram obtidas cerca de 250 sementes por cruzamento e, para isso, o plantio dos genitores foi escalonado no tempo. No ano agrícola 2007/08, foram realizadas as avaliações experimentais na Estação Experimental Anhembi da ESALQ/USP, localizada no município de Piracicaba, SP. Foram realizados seis experimentos (um por cruzamento), em blocos ao acaso com quatro repetições, contendo cada um três tratamentos, isso é, os dois genitores e o híbrido F_1 . As parcelas experimentais foram constituídas de linhas de 2,0 m de comprimento espaçadas de 0,5 m, contendo 30 plantas. Na semeadura, foi adotada a densidade de 30 sementes por metro linear, com desbaste para 15 plantas por metro linear no estádio V_3 a V_4 da escala de Fehr & Caviness (1977), ou seja, plantas com duas a três folhas trifolioladas abertas.

Tabela 1 – Genitores dos seis cruzamentos biparentais e respectivos valores das distâncias genéticas por AFLP (DG).

Cruzamentos	DG ^[1]	Genitores (P_s x P_i) ^[2]
C ₁	0,128	IAC 12 x IAC 100
C ₂	0,161	FT.10 (Princesa) x FT.14 (Piracema)
C ₃	0,203	EMBRAPA 62 x BRS 134
C ₄	0,439	EMGOPA 315 (Rio Vermelho) x BRS 134
C ₅	0,640	EMGOPA 315 (Rio Vermelho) x EMBRAPA 60
C ₆	0,656	EMBRAPA 60 x MG/BR 46 (Conquista)

^[1] Obtidos a partir de Bonato et al. (2006); ^[2] P_s : genitor superior, e P_i : genitor inferior.

Os tratos culturais foram realizados conforme as recomendações técnicas para a cultura e quando necessário, realizou-se irrigação para assegurar as exigências hídricas.

Avaliou-se o caráter de maior relevância para o melhoramento de soja, isto é, a produção de grãos (PG), através da pesagem dos grãos colhidos na parcela, corrigido para umidade padrão de 13%. A heterose, em porcentagem, foi calculada em relação à média dos genitores [$h_{mg} = 100(\bar{F}_1 - \bar{P})/(\bar{P})$]; e em relação ao genitor superior [$h_{gs} = 100(\bar{F}_1 - \bar{P}_s)/(\bar{P}_s)$], em que \bar{F}_1 é a média do híbrido F_1 , \bar{P} é a média dos genitores, e \bar{P}_s é a média do genitor superior (Fehr, 1987a).

A associação entre a heterose e as distâncias genéticas por AFLP (DG) foi avaliada através do coeficiente de correlação de Spearman (Steel et al, 1997). A eficiência da predição da heterose (EP%) foi calculada como a probabilidade de se identificar os três cruzamentos com as maiores heteroses, através da seleção dos três cruzamentos com as maiores distâncias genéticas (DG), o que corresponde a 50% do número de cruzamentos deste estudo, ou seja, uma taxa de seleção de cruzamentos de 50%.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na Tabela 2 estão apresentados para todos os cruzamentos, os graus de liberdade e os quadrados médios com suas respectivas significâncias, obtidos das análises de variância para o caráter produção de grãos (PG), assim como a média do híbrido F_1 (\bar{F}_1), a média do genitor superior (\bar{P}_s), a média do genitor inferior (\bar{P}_i) e o coeficiente de variação experimental (CV%). O coeficiente de variação experimental (CV%) variou de 12,80 (C_4) a 16,63% (C_2), evidenciando uma ótima precisão experimental, visto que

foram bem inferiores àqueles obtidos por outros autores para este mesmo tipo de parcela (Silva, 2005; Barona, 2007).

Não se detectaram diferenças significativas entre tratamentos, pelo teste F nos cruzamentos C_1 , C_2 e C_3 . No entanto, houve diferenças altamente significativas ($p \leq 0,01$), entre tratamentos nos cruzamentos C_4 , C_5 e C_6 , as quais foram corroboradas pelas diferenças significativas pelo teste de Tukey entre a média do híbrido F_1 (\bar{F}_1) e a média de, pelo menos, um dos respectivos genitores (Tabela 2).

A média do híbrido F_1 (\bar{F}_1), entre todos os cruzamentos, variou de 468,18 (C_1) a 806,61 g.m⁻² (C_6), o que corresponde a produtividades elevadas, de aproximadamente 4,7 a 8,1 t.ha⁻¹ (Tabela 2). Através da análise comparativa das médias pelo teste de Tukey, pôde-se notar, partindo do cruzamento C_1 em direção ao cruzamento C_6 , que a diferença da média do híbrido F_1 em relação à média dos genitores (\bar{P}_s e \bar{P}_i) ampliou-se gradativamente. Assim, nos cruzamentos C_1 , C_2 e C_3 a média do híbrido F_1 não diferiu significativamente da média dos genitores (\bar{P}_s e \bar{P}_i); no cruzamento C_3 a média do híbrido F_1 diferiu significativamente da média do genitor inferior (\bar{P}_i); e nos cruzamentos C_5 e C_6 a média do híbrido F_1 diferiu significativamente da média de ambos os genitores (\bar{P}_s e \bar{P}_i).

Na Tabela 3, estão apresentadas as heteroses, para todos os cruzamentos, as correlações entre heteroses e distâncias genéticas [$r(DG, h)$] e a eficiência da predição da heterose (EP%). Entre os diferentes cruzamentos, houve uma considerável variação nos valores da heterose, variando de 6,29 (C_2) a 56,50% (C_6) em relação à média dos genitores (h_{mg}) e de -0,34 (C_3) a 51,30% (C_6) em relação ao genitor superior (h_{gs}), indicando a ocorrência de grandes diferenças quanto à divergência genética entre os genitores. Esses valores, além de revelarem a ocorrência

Tabela 2 – Análise de variância dos seis cruzamentos (C_1 a C_6), média do híbrido F_1 (\bar{F}_1), média do genitor superior (\bar{P}_s), média do genitor inferior (\bar{P}_i) e coeficiente de variação (CV%), para o caráter produção de grãos (PG), em g.m⁻².

FV	GL	QM					
		C_1	C_2	C_3	C_4	C_5	C_6
Repetições	3	717,50 ^{ns}	4.456,06 ^{ns}	6.944,90 ^{ns}	2.515,46 ^{ns}	2.984,59 ^{ns}	4.707,16 ^{ns}
Tratamentos	2	10.755,26 ^{ns}	1.940,11 ^{ns}	13.071,81 ^{ns}	105.041,90 ^{**}	121.073,36 ^{**}	114.312,97 ^{**}
Erro	6	3.509,63	8.985,04	5.642,13	6.021,86	5.814,20	9.111,58
\bar{F}_1	-	468,18 ^a	593,43 ^a	613,41 ^a	731,49 ^a	750,05 ^a	806,61 ^a
\bar{P}_s	-	385,22 ^a	566,93 ^a	615,53 ^a	664,45 ^a	559,78 ^b	533,11 ^b
\bar{P}_i	-	372,81 ^a	549,71 ^a	515,47 ^a	423,36 ^b	402,62 ^b	497,72 ^b
CV%	-	14,49	16,63	12,92	12,80	13,36	15,58

** e ns: teste F significativo a 1% e não significativo, respectivamente;

^a e ^b: teste de Tukey - médias seguidas de letras distintas são diferentes, ao nível de 5%.

de um elevado vigor híbrido, são coerentes com aqueles encontrados em outros estudos, porém obtidos através da avaliação de plantas individuais F_1 (g.planta⁻¹), isto é, de 14 a 46% para (h_{mg}) e de 4 a 34% para (h_{gs}) (Janick, 2001). Por outro lado, Burton & Brownie (2006), avaliando plantas F_1 em parcelas lineares de 5,8 m de comprimento e espaçadas de 0,96 m, encontraram valores de heterose de 5% e 16%, em relação ao genitor superior e, portanto, inferiores às do presente trabalho.

Tabela 3 – Distâncias genéticas por AFLP (DG); heterose, em porcentagem, em relação à média dos genitores (h_{mg}), e em relação ao genitor superior (h_{gs}); correlações de Spearman [$r(DG, h)$]; e eficiência de predição da heterose (EP%), em porcentagem, para todos os cruzamentos avaliados.

Cruzamento	DG	h_{mg}	h_{gs}
C ₁	0,128	23,53	21,54
C ₂	0,161	6,29	4,67
C ₃	0,203	8,47	-0,34
C ₄	0,439	34,49	10,09
C ₅	0,640	55,87	33,99
C ₆	0,656	56,50	51,30
$r(DG, h)$	-	0,83*	0,60 ^{ns}
EP%	-	100%	66,67%

* e ^{ns}: teste *t* significativo a 5% e não significativo, respectivamente.

Uma vez que a heterose é resultante da divergência genética entre os genitores e da ocorrência de efeitos de dominância ($gmd > 0$), espera-se que uma maior distância genética entre os genitores resulte em um maior vigor híbrido na geração F_1 . Neste estudo, foram encontradas correlações positivas e elevadas entre as distâncias genéticas (DG) e a heterose para o caráter PG ($r = 0,83$ e $0,60$ para h_{mg} e h_{gs} , respectivamente), indicando uma tendência do aumento do vigor híbrido no mesmo sentido do aumento da distância genética entre os genitores (Tabela 3). Desse modo, as distâncias genéticas por AFLP (DG), podem ser consideradas como bons indicadores da heterose para o caráter PG em soja, tanto em relação à média dos genitores (h_{mg}), como em relação ao genitor superior (h_{gs}). Tais evidências foram corroboradas pela eficiência da precisão da heterose (EP%), que em relação à média dos genitores (h_{mg}) e em relação ao genitor superior (h_{gs}), foram iguais a 100 e 66,67%, respectivamente.

Para testar se a seleção através das distâncias genéticas por AFLP poderia gerar cruzamentos com maior

heterose, subdividiram-se os cruzamentos em dois grupos, ou seja: (i) os três cruzamentos com os menores valores de DG (C₁, C₂ e C₃); e (ii) os três cruzamentos com os maiores valores de DG (C₄, C₅ e C₆). Com isso, pode-se verificar que a média das heteroses em relação à média dos genitores (h_{mg}) no grupo dos cruzamentos com maiores DG foi 3,8 vezes maior que a do grupo de cruzamentos com menores DG e, também, que a média das heteroses em relação ao genitor superior (h_{gs}) no grupo dos cruzamentos com maiores DG foi 3,6 vezes maior que a do grupo de cruzamentos com menores DG.

Os resultados encontrados neste estudo diferem daqueles relatados em outros trabalhos em soja que tiveram o mesmo objetivo, porém utilizando marcadores moleculares diferentes. Manjarrez-Sandoval et al. (1997) utilizando três conjuntos de populações F_2 em soja encontram heteroses em relação à média dos genitores, inferiores ou com magnitudes semelhantes às obtidas no presente estudo, as quais foram iguais a 7,9, 4,5 e 7,9%, para o caráter produção de grãos. Além disso, as correlações entre as estimativas de similaridade genética a partir de RFLP e a heterose para o caráter produção de grãos variaram com o local e o ano de avaliação. Cerna et al. (1997) avaliando dois conjuntos de 24 híbridos F_1 em soja, divididos por grupo de maturação (Grupo II e III), observaram correlações baixas e não significativas entre as distâncias genéticas por RFLP e a heterose para o caráter produção de grãos, tanto em relação à média dos genitores (0,08) como em relação ao genitor superior (-0,18). Em ambos os trabalhos os autores concluíram que a divergência observada por marcadores RFLP não está associada com a expressão da heterose do caráter produção de grãos em soja.

Cabe ressaltar que, em soja, existe uma dificuldade em se obter uma quantidade expressiva de sementes F_1 , visto que são obtidas poucas sementes por cruzamento, sendo esse um dos principais motivos da não existência de muitos estudos sobre heterose utilizando-se sementes F_1 e com parcelas maiores, que não seja plantas individuais (Janick, 2001). Neste trabalho, por haver uma quantidade razoável de sementes F_1 , as avaliações das plantas F_1 foram realizadas em parcelas experimentais, o que possibilitou avaliar a produção de grãos com densidade populacional e arranjo espacial adequados, e semelhante ao plantio em escala comercial.

Existem diversas explicações para a ocorrência de correlações positivas e elevadas entre as distâncias genéticas por AFLP (DG) e a heterose para PG. Uma possível explicação, segundo Bernardo (1992), está relacionada com o real desequilíbrio de ligação existente entre os QTL's (*quantitative traits loci*) que contribuem

para a variância genética do caráter e os *locos* do marcador utilizado para estimação das distâncias genéticas entre os genitores. Assim, parte dos *locos* amostrados pelos marcadores, para obtenção das distâncias genéticas por AFLP, podem estar ligados a alguns QTL's que afetam o caráter PG, assim como parte dos QTL's que contribuem para a heterose desse caráter podem estar ligados a certos *locos* do marcador. Em ambos os casos, isso promove o aumento da associação entre a distância genética e o desempenho do híbrido. Uma outra explicação, conforme Charcosset & Essioux (1994), está relacionada com a variação das magnitudes dos efeitos gênicos dos diferentes QTL's que afetam o caráter, ou seja, é provável que os diferentes QTL's que controlam um determinado caráter apresentem efeitos diferentes e/ou que existem QTL's em desequilíbrio de ligação, fazendo com que as regiões do genoma possuam diferentes pesos na expressão do caráter. Portanto, pode-se considerar, com relação a essas explicações, haver um número significativo de QTL's e/ou mesmo poucos QTL's com maior peso na expressão do caráter, em desequilíbrio de ligação com os *locos* do marcador molecular utilizado neste estudo, ou seja, a maioria desses *locos* estaria localizada em regiões do genoma importantes para expressão do caráter PG.

Com base nos resultados do presente estudo, parece adequado o uso destas distâncias genéticas por marcadores AFLP (DG), para predizer a heterose para a produção de grãos em soja e, conseqüentemente, como um dos critérios para a seleção de genitores, visto que as mesmas não dependem da realização de experimentos de campo e das condições climáticas. Embora o uso de cultivares híbridos não seja ainda uma realidade em soja, a magnitude da heterose é um indicativo da divergência genética entre possíveis genitores para cruzamentos. Assim, a partir do conhecimento das distâncias genéticas por AFLP seria possível a redução do número de cruzamentos a ser realizado, isso é uma seleção entre cruzamentos, resultando em redução de custo e trabalho dos programas de melhoramento.

Finalmente, é importante considerar ainda a questão do uso de cultivares híbridas em soja. Até o momento, isso somente seria possível com o uso de macho-esterilidade, mas a relação custo/benefício da semente híbrida inviabilizaria o processo, visto que plantas macho-estéreis produzem um número reduzido de sementes. De acordo com Fehr (1987b), esse processo poderia ser viabilizado com a indução de apomixia em plantas de soja híbridas. Considerando que os resultados de heterose obtidos neste trabalho (acima de 50%) são alentadores, seria importante que pesquisadores da área de biologia molecular

conduzissem estudos visando à transferência de genes que controlam a apomixia de outras espécies para a soja cultivada, ou de algum outro processo que viabilizasse a produção comercial de sementes híbridas.

CONCLUSÕES

Os resultados do presente trabalho permitem apontar as seguintes conclusões:

- A heterose para a produção de grãos em soja está correlacionada com as distâncias genéticas obtidas com marcadores moleculares AFLP;
- É possível uma seleção entre cruzamentos a partir das distâncias genéticas moleculares entre os genitores.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq, pela bolsa de doutorado concedida a J.M.C.F; e por I.O.G ser bolsista em Produtividade e Pesquisa do CNPq.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AJMONE-MARSAN, P.; CASTIGLIONI, P.; FUSARI, F.; KUIPER, M.; MOTTO, M. Genetic diversity and its relationship to hybrid performance in maize as revealed by RFLP and AFLP markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.96, p.219-227, 1998.
- BARONA, M.A.A. **Epistasia e interação por locais para a produção de grãos em soja**. 2007. 81p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas)-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2007.
- BENCHIMOL, L.L.; SOUZA JUNIOR, C.L.; GARCIA, A.A.F.; KONO, P.M.S.; MANGOLIN, C.A.; BARBOSA, A.M. Genetic diversity in tropical maize inbred lines: heterotic group assignment and hybrid performance determined by RFLP markers. **Plant Breeding**, Berlin, v.119, p.491-497, 2000.
- BERNARDO, R. Relationship between single-cross performance and molecular marker heterozygosity. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.83, p.628-634, 1992.
- BETRÁN, J.; RIBAUT, J.M.; BECK, D.; GONZALEZ DE LEON, D. Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and nonstress environments. **Crop Science**, Madison, v.43, p.797-806, 2003.

- BONATO, A.L.V.; CALVO, E.S.; GERALDI, I.O.; ARIAS, C.A.A. Genetic similarity among soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) cultivars released in Brazil using AFLP markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.29, n.4, p.692-704, 2006.
- BURTON, J.W.; BROWNIE, C. Heterosis and inbreeding depression in two soybean single crosses. **Crop Science**, Madison, v.46, p.2643-2648, 2006.
- CERNA, F.J.; CIANZIO, S.R.; RAFALSKI, A.; TINGEY, S. Relationship between seed yield heterosis and molecular marker heterozygosity in soybean. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.95, p.460-467, 1997.
- CHARCOSSET, A.; ESSIUX, L. The effect of population structure on the relationship between heterosis and heterozygosity at marker loci. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.89, p.336-343, 1994.
- CHARCOSSET, A.; MOREAU, L. Use of molecular markers for development of new cultivars and the evaluation of genetic diversity. **Euphytica**, Wageningen, v.137, p.81-94, 2004.
- CHERES, M.T.; MILLER, J.F.; CRANE, J.M.; KNAPP, S.J. Genetic distance as a predictor of heterosis and hybrid performance within and between heterotic groups in sunflower. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.100, p.889-894, 2000.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Embrapa sistema de produção 6, tecnologia de produção de soja: região central do Brasil**. Londrina, 2005. 239p.
- FEHR, W.R. **Principles of cultivar development: theory and technique**. New York: McGraw-Hill, 1987a. v.1, 536p.
- FEHR, W.R. **Principles of cultivar development: crop species**. New York: McGraw-Hill, 1987b. v.2, 761p.
- FEHR, W.E.; CAVINESS, C.E. **Stages of soybean development**. Ames: Iowa State University and Technology, 1977. 12p.
- GALANOPOULOU-SENDOUCA, S.; ROUPAKIAS, D. Performance of cotton F₁ hybrids and its relation to the mean yield of advanced bulk generations. **European Journal of Agronomy**, New York, v.11, p.53-62, 1999.
- JANICK, J. **Plant breeding reviews**. New York: J.Wiley, 2001. 336p.
- KUMAR, L.S. DNA markers in plant improvement: an overview. **Biotechnology Advances**, New York, v.17, p.143-182, 1999.
- KWON, S.J.; AHN, S.N.; JEONG, E.G.; JEON, Y.H.; HWANG, H.G.; CHOI, H.C.; MOON, H.P. Relationship between genetic divergence and hybrid performance in *japonica* rice grown in a cold water-irrigated field. **Euphytica**, Wageningen, v.128, p.389-396, 2002.
- LORENCETTI, C.; CARVALHO, F.I.F.; OLIVEIRA, A.C.; VALÉRIO, I.P.; BENIN, G.; ZIMMER, P.D.; VIEIRA, E.A. Genetic distance and its association with heterosis and performance of hybrids on oat. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.41, n.4, p.591-598, 2006.
- MANJARREZ-SANDOVAL, P.; CARTER, T.E.; WEBB, D.M.; BURTON, J.W. Heterosis in soybean and its prediction by genetic similarity measures. **Crop Science**, Madison, v.37, n.5, p.1443-1452, 1997.
- MARTIN, J.M.; TALBERT, L.E.; LANNING, S.P.; BLAKE, N.K. Hybrid performance in wheat as related to parental diversity. **Crop Science**, Madison, v.35, p.104-108, 1995.
- NELSON, R.L.; BERNARD, R.L. Production performance of hybrid soybeans. **Crop Science**, Madison, v.24, p.549-553, 1984.
- PASCHAL, E.H.; WILCOX, J.R. Heterosis and combining ability in exotic soybean germoplasm. **Crop Science**, Madison, v.15, p.344-349, 1975.
- RIAZ, A.; LI, G.; QURESH, Z.; SWATI, M.S.; QUIROS, C.F. Genetic diversity of oilseed *Brassica napus* inbred lines based on sequence-related amplified polymorphism and its relation to hybrid performance. **Plant Breeding**, Berlin, v. 120, p.411-415, 2008.
- SILVA, V.S. **Seleção de pré-cultivares de soja baseada em índices**. 2005. 104p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas)-Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Piracicaba, 2005.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H.; DICKEY, D.A. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3.ed. Boston: McGraw-Hill, 1997. 666p.