

MELHORAMENTO GENÉTICO VEGETAL

EPISTASIA PARA A PRODUÇÃO DE GRÃOS EM SOJA ⁽¹⁾

MARCO ANTONIO ACEVEDO BARONA ⁽²⁾, JOSÉ MANOEL COLOMBARI FILHO ⁽³⁾;
ISAIAS OLIVIO GERALDI ^(4*)

RESUMO

Em soja [*Glycine max* (L.) Merrill], a produção de grãos é o caráter de maior importância econômica, com herança quantitativa e altamente influenciado pelo ambiente. As estratégias de seleção utilizadas para o desenvolvimento de cultivares em soja poderiam ser otimizadas por meio do estudo da importância relativa dos componentes de variância, particularmente a proporção de variação devida às interações não alélicas (epistasia). Com o objetivo de estudar a variação epistática para a produção de grãos em soja utilizou-se o delineamento “*Triple Test Cross Modificado*” (TTC) de Jinks et al. Uma amostra de 32 linhas puras (P_i) derivadas de um cruzamento biparental foi cruzada com duas linhagens divergentes (L_1 e L_2) contrastantes para PG, derivadas da mesma população. O experimento de avaliação foi desenvolvido no ano agrícola de 2006/2007 em um delineamento em látice triplo triplicado (9 repetições), contendo 100 tratamentos: 32 cruzamentos $P_i \times L_1$ (L_{1i}), 32 cruzamentos $P_i \times L_2$ (L_{2i}), 34 linhas puras (32 P_i mais dois testadores) e duas testemunhas comerciais. A variação entre os contrastes de médias ($L_{1i} + L_{2i} - P_i$) foi altamente significativa na análise de variância ($P \leq 0,01$), indicando a ocorrência de epistasia. Os resultados gerais indicam, portanto, que a epistasia pode ser um componente importante para a expressão da produção de grãos de soja e, conseqüentemente, esta deve ser incluída nos modelos para a decomposição dos componentes da variância genética.

Palavras-chave: ação gênica; componentes de variância; interação não alélica, *Glycine max*.

⁽¹⁾ Recebido para publicação em 26 de outubro de 2007 e aceito em 6 de janeiro de 2009.

⁽²⁾ Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA), Caixa Postal 14, Calabozo, Guárico, Venezuela. Email: macevedo@inia.gob.ve. Bolsista do INIA.

⁽³⁾ Doutorando em Genética e Melhoramento de Plantas, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP), Caixa Postal 83, 13400-970 Piracicaba (SP), Brasil. E-mail: jmcfilho@esalq.usp.br. Bolsista do CNPq.

⁽⁴⁾ Departamento de Genética, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP), Caixa Postal 83, 13400-970 Piracicaba (SP), Brasil. E-mail: iogeral@esalq.usp.br (*) Autor correspondente.

ABSTRACT

EPISTASIS FOR GRAIN YIELD IN SOYBEANS

Grain yield is the most important trait in soybeans [*Glycine max* (L.) Merrill]. It is characterized by quantitative inheritance and high environmental effects. Selection strategies used for development of soybean cultivars could be optimized by the study of the relative importance of the variance components, in particular the proportion of the non-allelic interaction components (epistasis). In order to study the epistatic variation for grain yield in soybeans the “Modified Triple Test Cross” (TTC) method (Jinks et al), was used. Thirty two inbred lines (P_i) derived from a single cross were crossed with two divergent inbred lines (L_1 e L_2) of the same population and evaluated in 2006/2007 growing season in a triple lattice design (9 replications) with 100 entries: 32 $P_i \times L_1$ crosses (L_{1i}), 32 $P_i \times L_2$ crosses (L_{2i}), 34 inbred lines (32 P_i plus two testers) and two commercial controls. The variation among the mean contrasts ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$) was highly significant in the analysis of variance ($P \leq 0.01$), indicating the occurrence of epistasis. Results indicate that epistasis can be an important component for the expression of grain yield in soybeans and consequently it needs to be included in the model for the partition of the genetic components of variance.

Key words: gene action; variance components; non-allelic interaction; *Glycine max*.

1. INTRODUÇÃO

A maioria dos caracteres de importância econômica nas diferentes espécies é do tipo quantitativo e, conseqüentemente, os estudos genéticos desses caracteres são realizados adotando o modelo básico que define o valor fenotípico como resultado do efeito do genótipo e do ambiente. Desse modo, a variação genotípica e a variação atribuída aos desvios do ambiente constituem os componentes da variação fenotípica. Segundo ALLARD (1971), o primeiro trabalho a tratar do assunto foi realizado pelo biólogo Johannsen, ao demonstrar que a variação fenotípica, observável, resulta da ação conjunta da variação genética e da variação ambiental.

Com os avanços da genética quantitativa, conseguiu-se compreender melhor a estrutura das populações por meio dos componentes genéticos da variação, que resultam da ação e da interação entre os alelos do mesmo loco ou de locos diferentes. A primeira decomposição da variância genética foi feita por Fisher, em 1918, ao demonstrar que ela contém três componentes: variância aditiva, devido aos efeitos médios dos alelos; variância dominante, decorrente das interações entre alelos do mesmo loco; e variância epistática, oriunda das interações entre alelos de locos diferentes.

Apesar de ser facilmente constatada em caracteres qualitativos, o estudo da epistasia em caracteres quantitativos não é muito frequente, pois são necessários delineamentos complexos para este fim, o que muitas vezes inviabiliza o processo. Um dos primeiros delineamentos específicos para a detecção da epistasia foi proposto por KEARSEY e JINKS (1968), denominado de “Triple Test Cross”, ou TTC, que corresponde a uma modificação do Delineamento “North Carolina III”. De acordo com este método, uma

amostra de plantas da geração F_2 , composta de i indivíduos ($i = 1, 2, \dots, n$), é cruzada com os dois testadores (L_1 e L_2) e com a geração F_1 , seguida da avaliação experimental das três gerações. A variância entre os “ n ” contrastes de médias ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - 2\bar{F}_{1i}$) fornece um teste para a epistasia. Posteriormente, JINKS et al. (1969) propuseram uma modificação, denominada “Triple Test Cross Modificado”, mais apropriada para o uso em espécies autógamas. De acordo com esta modificação, uma amostra de linhas puras de uma população, também composta de i indivíduos ($i = 1, 2, \dots, n$), é cruzada com duas linhagens contrastantes (L_1 e L_2) que podem ser oriundas da própria população, e avaliadas experimentalmente, juntamente com as linhagens testadoras. A variância entre os “ n ” contrastes de médias ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$) fornece um teste para a ocorrência da epistasia.

A epistasia foi detectada ou quantificada para a produção de grãos em diversas espécies, utilizando o “Triple Test Cross”: em milho (WOLF e HALLAUER, 1997; PARVEZ et al., 2006); em trigo (KETATA et al., 1976; ESMAIL, 2007); em feijão moyashi (KHATTAK et al., 2001 e 2002); em arroz (SALLEM et al., 2005); em tomate (SINGH e SINGH, 1985); e em soja (ARAÚJO, 2006). Em soja, porém, existem poucos trabalhos relacionados a este assunto. Este trabalho tem como objetivo o estudo da epistasia para o caráter produção de grãos em soja.

2. MATERIAL E MÉTODOS

O material genético utilizado neste trabalho compreende uma população de soja derivada do cruzamento entre as linhagens PI-123439 e PI-239235. A partir da geração F_2 deste cruzamento, a população foi conduzida, sem seleção, pelo método da população, até a geração

F_{10} , para assegurar a obtenção de homozigose completa, isto é, que a população fosse composta de uma amostra de linhas puras.

Dessa população foram obtidas aleatoriamente 32 linhas puras (P_i ; $i = 1, 2, \dots, 32$) e escolhidas outras duas, com a maior divergência possível para a produção de grãos, para serem utilizadas como testadoras (L_1 e L_2). De acordo com o Método "Triple Test Cross" Modificado (JINKS et al., 1969) as 32 linhas puras foram cruzadas com os dois testadores, isto é, 32 cruzamentos $P_i \times L_1$ e 32 cruzamentos $P_i \times L_2$, gerando um total de 64 cruzamentos. A cor da flor foi utilizada como marcador fenotípico para distinguir cruzamentos de autofecundações, visto que as 32 linhas puras tinham cor de flor roxa e os dois testadores tinham cor de flor branca. A partir das sementes F_1 foram obtidas as sementes F_2 , F_3 e F_4 para os 64 cruzamentos (32 para cada testador). Esse processo foi feito com o objetivo de multiplicar as sementes de cada cruzamento e, assim, poder realizar um experimento com um número grande de repetições.

O experimento de avaliação foi realizado no ano agrícola de 2006/2007, na Estação Experimental "Anhembi", do Departamento de Genética da ESALQ/USP, localizada no Distrito de Anhumas, em Piracicaba (SP). O delineamento utilizado foi o Látice Triplo Triplicado (9 repetições), contendo 100 tratamentos, isto é, 32 cruzamentos ($P_i \times L_1$); 32 cruzamentos ($P_i \times L_2$); 32 linhagens originais (P_i); duas linhagens testadoras (L_1 e L_2), e duas testemunhas (IAC-12 e IAS-5), onde os cruzamentos correspondiam à geração F_4 . As parcelas foram constituídas por linhas de 2,0 m de comprimento espaçadas de 0,5 m, contendo 35 plantas após o desbaste. Na época da maturação, avaliou-se a produção de grãos, em gramas por parcela.

Os dados experimentais foram inicialmente submetidos à análise de variância de acordo com o delineamento em látice, segundo o modelo matemático:

$$Y_{ijk} = \mu + t_i + r_j + b_{k(j)} + e_{ijk}$$

em que Y_{ijk} é o valor observado do tratamento i no bloco k da repetição j ; μ é a média geral; t_i é o efeito do tratamento i , com i variando de 1 a 100; r_j é o efeito da repetição j , com j variando de 1 a 9; $b_{k(j)}$ é o efeito do bloco k dentro da repetição j , com k variando de 1 a 10; e e_{ijk} é o erro experimental associado à parcela ijk . Nesta análise, os dados de produção foram corrigidos pelo estande, ou número de plantas sobreviventes da parcela.

Em seguida, as médias de tratamentos ajustadas foram submetidas à análise de variância segundo o método "Triple Test Cross Modificado" (JINKS et al., 1969), que tem como objetivo detectar a ocorrência de epistasia.

De acordo com este método, o teste para epistasia foi feito com base na variância entre as médias dos contrastes ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$), em que \bar{L}_{1i} é a média do cruzamento da i -ésima linhagem com o testador L_1 , \bar{L}_{2i} é a média do cruzamento da i -ésima linhagem com o testador L_2 , e \bar{P}_i é a média das i -ésimas linhagens per se, e $i = 1, 2, \dots, 32$. Como são 32 contrastes, tem-se um Quadrado Médio com 31 graus de liberdade que é testado com o resíduo da análise de variância. Se a variação entre estes contrastes for não significativa, conclui-se que não existe interação interalélica ou epistasia e, então, a variância genética pode ser decomposta de acordo com um modelo aditivo-dominante, isto é, $\sigma^2_G = \sigma^2_A + \sigma^2_D$. Caso contrário, quando a variação entre os contrastes for significativa, conclui-se que existe epistasia, e, neste caso, as variâncias genéticas estimadas de acordo com o modelo aditivo-dominante são viesadas (JINKS et al., 1969).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os valores e significâncias dos quadrados médios, média geral, eficiência do látice e coeficiente de variação experimental obtidos na análise de variância para o caráter produção de grãos em soja estão apresentadas na tabela 1, onde se observa a ocorrência de diferenças altamente significativas ($P \leq 0,01$) pelo teste F, para todas as fontes de variação. Observa-se também que a eficiência do delineamento látice sobre blocos casualizados foi da ordem de 127%, indicando a importância da utilização deste delineamento. O coeficiente de variação experimental (CV%) foi da ordem de 23%, valor considerado aceitável e concordante com aqueles constatados na literatura para este caráter e utilizando o mesmo tipo de parcela (SANTOS, 2005).

A média geral do experimento foi de 203,4 g/parcela e as médias das testemunhas foram de 237,80 g/parcela (IAC-12) e 127,00 g/parcela (IAS-5) e, assim, a cultivar IAC-12 foi a de melhor desempenho e adaptação. O desdobramento da fonte de variação dos tratamentos em seus componentes (cruzamentos e linhagens) indica a existência de variabilidade para a produção de grãos entre os cruzamentos e as linhagens.

Tabela 1. Análise de variância da produção de grãos (PG) de soja, em g/parcela

FV	G.L.	Q.M.
Repetições (R)	8	68.991,0**
Blocos/R	81	9.401,7**
Estande	1	77.187,4**
Linhagens (P _i)	31	17.827,0**
Cruzamentos (L _{1i})	31	8.568,9**
Cruzamentos (L _{2i})	31	5.525,1**
Erro Intra-Blocos	691	2.432,9
Eficiência do Látice (%)	-	127,2
Média geral	-	203,4
CV(%)	-	23,7
Média T ₁ (IAC-12)	-	237,8
Média T ₂ (IAS-5)	-	127,0

** : teste F significativo (P≤0,01).

Na tabela 2, são apresentadas as médias do caráter produção de grãos, separadamente para os três grupos: para Linhagens (P_i) a média geral foi de 195,6 g/parcela; para Linhagens cruzadas com o Testador 1 (P_i x L₁) a média geral foi de 220,1 g/parcela; e para Linhagens cruzadas com o Testador 2 (P_i x L₂) a média geral foi de 195,6 g/parcela. A variação das médias dentro de cada grupo foi de: 65,0 a 292,2 g/parcela para o primeiro grupo (P_i), 170,3 a 333,2 g/parcela para o segundo grupo (P_i x L₁) e 154,4 a 238,6 g/parcela para o terceiro grupo (P_i x L₂). Além disso, verifica-se que não existe boa concordância entre as médias das linhagens nos três grupos. Nesta tabela, são apresentados também os contrastes ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$), para cada linhagem.

Na tabela 3, estão apresentados os quadrados médios da análise de variância para os contrastes ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$), onde se verifica a ocorrência de diferenças altamente significativas (P≤0,01) pelo teste F. Essa variação pode ser facilmente observada na tabela 2, onde se verifica grande variação entre os contrastes: de 73,8 g/parcela para a linhagem 50 a 349,4 g/parcela para a linhagem 35, indicando, portanto, que a epistasia ou interação não-alélica está presente no controle da produção de grãos em soja. Por esses resultados, constata-se que a epistasia deve ser incluída nos modelos para a estimação de parâmetros para a produção de grãos em soja, tais como na estimação dos componentes de variância, a fim de que sejam obtidas estimativas da variância aditiva (σ^2_A) e da variância dominante (σ^2_D) não viesadas.

Segundo COCKERHAM (1954) e GOLDRINGER et al. (1997), no melhoramento de espécies autógamas, onde o objetivo é a obtenção de linhas puras superiores, possivelmente os tipos de epistasia mais importantes são os dos tipos aditiva x aditiva, aditiva x aditiva x aditiva, etc, isto é, epistasia resultante da interação entre locos homozigóticos. Este fato é importante, visto que este tipo de epistasia pode contribuir para a superioridade de algumas linhagens e, conseqüentemente, ser capitalizada na seleção em programas de melhoramento genético.

Neste trabalho, utilizou-se uma amostra aleatória composta de 32 linhagens com alta homozigose. Assim, é razoável pensar que a epistasia detectada neste estudo sejam dos tipos aditiva x aditiva, ou aditiva x aditiva x aditiva, etc. Portanto, nos programas de melhoramento que objetivam a seleção de linhas puras, visando à liberação como cultivares, como em soja, trigo, arroz, etc., é recomendável retardar o processo de seleção até que a população atinja a homozigose, para capitalizar os benefícios deste tipo de interação.

Desse modo, os estudos sobre componentes da variação genética em soja, aplicados a linhas puras, populações segregantes, marcadores moleculares (QTLs) e utilizando diversos modelos genéticos de análise, tais como: média de gerações, testes de escala, cruzamentos dialélicos e outros, comprovaram que a variância aditiva é o componente principal da variação genética, respondendo por cerca de 60% a 90% para a maioria dos caracteres, e que uma proporção importante desta é atribuída à variância epistática do tipo aditiva x aditiva ou aditiva x aditiva x aditiva, etc. (TOLEDO et al., 2000; VALERIO et al., 2005).

Em soja existem poucos trabalhos na literatura relacionados ao estudo da epistasia. ARAÚJO (2006) estudou a epistasia em soja por meio do delineamento TTC modificado, e detectou a ocorrência de variância epistática para os caracteres produção de grãos, dias para florescimento e dias para maturação, e concluiu que as estimativas de variâncias genéticas aditivas e dominantes normalmente obtidas para estes caracteres podem estar viesadas, pelo fato de serem estimadas com base em um modelo aditivo-dominante. Efeitos significativos da epistasia para produção de grãos foram relatados também para outras espécies: em trigo (KETATA et al., 1976); em milho (WOLF e HALLAUER, 1997; PARVEZ et al., 2006), em feijão moyashi (KHATTAK et al., 2001, 2002); em algodão (BHATTI et al., 2006); em amendoim (UPADHYAYA e NIGAM, 1999); e, em arroz (SALLEM et al., 2005).

Tabela 2. Médias da produção de grãos (PG) em g/parcela das 32 linhagens (P_i), das 32 linhagens cruzadas com o testador 1 ($P_i \times L_1 = L_{1i}$), das 32 linhagens cruzadas com o testador 2 ($P_i \times L_2 = L_{2i}$), e contraste entre as médias ($L_{1i} + L_{2i} - P_i$), para cada linhagem de soja

P_i	L_{1i}	L_{2i}	$L_{1i} + L_{2i} - P_i$
2	180,2	2x14	209,1
4	173,2	4x14	179,7
7	189,9	7x14	201,9
8	144,7	8x14	215,6
9	221,0	9x14	225,8
10	175,2	10x14	196,5
13	187,3	13x14	222,8
19	180,7	19x14	246,9
22	150,8	22x14	202,6
23	195,1	23x14	269,2
29	196,2	29x14	183,7
31	147,6	31x14	251,1
32	183,8	32x14	207,7
34	92,4	34x14	207,4
35	65,0	35x14	215,6
36	230,7	36x14	225,7
37	167,1	37x14	232,5
42	176,5	42x14	216,2
43	216,2	43x14	179,0
44	167,9	44x14	174,3
45	221,7	45x14	203,4
46	230,2	46x14	219,1
47	237,7	47x14	271,7
49	179,8	49x14	187,7
50	292,2	50x14	170,3
51	216,5	51x14	243,0
52	269,5	52x14	333,2
53	268,5	53x14	219,0
54	260,2	54x14	247,9
55	210,9	55x14	228,2
56	187,6	56x14	248,7
57	241,8	57x14	207,5

Tabela 3. Análise de variância do contraste de médias, para produção de grãos (PG) de soja, em g/parcela

F.V.	G .L.	Q.M.
Epistasia: ($\bar{L}_{1i} + \bar{L}_{2i} - \bar{P}_i$)	31	9.047,2**
Erro	691	2.432,9

** : teste F significativo ($P \leq 0,01$).

As pesquisas realizadas em várias espécies comprovam que os resultados podem variar através de anos e locais devido às interações epistasia por ambiente. Assim, é importante ressaltar que este trabalho foi feito em um só ambiente, não se descartando a possibilidade de ocorrência desta interação. Desse modo, é recomendável que os experimentos para a detecção ou estimação destes parâmetros sejam desenvolvidos em mais de um ambiente.

4. CONCLUSÕES

1. A epistasia está presente na expressão do caráter produção de grãos em soja.
2. A epistasia deve, sempre que possível, ser incluída no modelo para a estimação de parâmetros genéticos.

AGRADECIMENTOS

Aos técnicos de laboratório Fernandes de Araújo e Gustavo Alexandre Perina, pela colaboração em todas as etapas do trabalho.

REFERÊNCIAS

- ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p
- ARAÚJO, P. A. **Deteção da epistasia para produção de grãos e caracteres agrônômicos em soja**. 2006. 78f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz-USP, Piracicaba.
- BHATTI, M.; AZHAR, F.M.; ALBI, A.W.; AYUB, M. Triple test cross analysis of seed cotton (*Gossypium hirsutum* L.) yield and its components grown in salinized conditions. **International Journal of Agriculture and Biology**, Islamabad, v.8, n.6, p.820-823, 2006.
- COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. **Genetics**, Pittsburgh, v.39, p.859-882, 1954.
- ESMAIL, R.M. Detection of genetic components through Triple Test Cross and line by tester analysis in bread wheat. **World Journal of Agricultural Sciences**, Islamabad, v.3, n.2, p.184-190, 2007.
- GOLDRINGER, I.; BRABANT, P., GALLAIS, A. Estimation of additive and epistatic genetic variances for agronomic traits in a population of doubled haploid lines of wheat. **Heredity**, London, v.79, n.1, p.60-71, 1997.
- JINKS, J.L.; PERKINS, J.M.; BREEZE, E.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic components of variation for metrical traits: II. Application to inbred lines. **Heredity**, London, v.24, n.1, p.45-57, 1969.
- KEARSEY, M.J.; JINKS, J.L. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metric traits. I. Theory. **Heredity**, London, v.23, p.403-9, 1968.
- KETATA H.; SMITH, E.L.; EDWARDS, L.H.; McNEW, R.W. Detection of epistatic, additive and dominance variation in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). **Crop Science**, Madison, v.16, n.1, p.1-4, 1976.
- KHATTAK, G.S.; HAQ, M.A.; ASHRAF, M.A.; McNEILLY, T. Genetic basis of variation of yield and yield components in mungbean (*Vigna radiate* L.). **Hereditas**, Lund, v.134, p.211-217, 2001.
- KHATTAK, G.S.; HAQ, M.A.; ASHRAF, M.A.; KHAN, A.J.; ZAMIR, R. Genetic architecture of secondary yield components in mungbean (*Vigna radiate* L.). **Breeding Science**, Hokkaido, v.52, p.235-241, 2002.
- PARVEZ, A.; RATHER, A.G.; VENKATESH, S. Triple test cross analysis for detection of epistasis for ear characteristics in maize (*Zea mays* L.). **Pakistan Journal of Biological Sciences**, Islamabad, v.9, n.10, p.1983-1986, 2006.
- SALLEM, M.Y.; ATTA, B.; CHEEMA, A.; MUKHTAR, Z.; HAQ, D. Detection of epistasis and estimation of additive and dominance components of genetic variation using triple test cross analysis in rice (*Oryza sativa* L.). **Caderno de Pesquisa Série Biológica**, Santa Cruz do Sul, v.17, n.1, p.37-50, 2005.
- SANTOS, V.S.S. **Seleção de pré-cultivares de soja baseado em índices**. 2005. 104 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz-USP, Piracicaba.
- SINGH, R. P.; SINGH, S. Detection and estimation of components of genetic variation for some metric traits in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v.70, n.1, p.80-84, 1985.
- TOLEDO, J.F.; ARIAS, C.A.; OLIVEIRA, M.; TRILLER, C.; MIRANDA, Z. Genetical and environmental analyses of yield in six biparental soybean crosses. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.35, n.9, p.1783-1796, 2000.
- UPADHYAYA, H.D.; NIGAM, S.N. Detection of epistasis for protein and oil contents and oil quality parameters in peanut. **Crop Science**, Madison, v.39, p.115-118, 1999.
- VALERIO, S.P.; POYSA, V.; ABLETT, G.; CHUNG-JA, J.; GIJZEN, M.; RAJCAN, I. Mapping QTL for individual and total isoflavone content in soybean seeds. **Crop Science**, Madison, v. 45, p.2454-2464, 2005.
- WOLF, P.; HALLAUER, A.R. Triple testcross analysis to detect epistasis in maize. **Crop Science**, Madison, v.37, p.763-770, 1997.