

**ESTRATÉGIAS PARA A OBTENÇÃO DE
LINHAGENS COM RESISTÊNCIA
DURÁVEL À FERRUGEM ASIÁTICA
DA SOJA**

ALINY SIMONY RIBEIRO

2009

ALINY SIMONY RIBEIRO

**ESTRATÉGIAS PARA A OBTENÇÃO DE LINHAGENS COM
RESISTÊNCIA DURÁVEL À FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de “Doutor”.

Orientador:
Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL
2009**

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Ribeiro, Aliny Simony.

Estratégias para a obtenção de linhagens com resistência durável à ferrugem asiática da soja / Aliny Simony Ribeiro. – Lavras: UFLA, 2009.
112 p. : il.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Lavras, 2009.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho

Bibliografia.

1. *Glycine max.* 2. *Phakopsora pachyrhizi.* 3. Interação genótipos x ambientes. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 633.3494

ALINY SIMONY RIBEIRO

**ESTRATÉGIAS PARA A OBTENÇÃO DE LINHAGENS COM
RESISTÊNCIA DURÁVEL À FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de “Doutor”.

APROVADA em 7 de maio de 2009

Dr. José Francisco Ferraz de Toledo	Embrapa Soja
Dr. Carlos Alberto Arrabal Arias	Embrapa Soja
Dr. Rafael Soares Moreira	Embrapa Soja
Prof. Dr. João Bosco dos Santos	UFLA

Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho
UFLA
(Orientador)

**LAVRAS
MINAS GERAIS - BRASIL**

A Deus e a Nossa Senhora Aparecida,
por concederem força e perseverança.

OFEREÇO

Aos meus pais, Zontina e Antonio, pela dedicação e amor incondicional
a mim concedidos.

Ao meu noivo, Dante, pela paciência e amor que sempre teve comigo,

DEDICO

AGRADEÇO

A Deus, pelo dom da vida e a todos os anjos e santos que iluminam a minha caminhada.

Aos meus pais, Zontina e Antonio, pela compreensão por minha ausência e por todo o apoio nos momentos em que mais precisei.

Ao meu noivo, Dante, pelo amor, companheirismo, confiança, atenção, paciência, tanto perto como distante. Assim também como a toda sua família.

Ao meu irmão, Duda e a minha cunhada Letícia, por me proporcionarem o prazer de ser tia do Artur.

As minhas avós, Carola e Mariquinha, pelos mimos que sempre me dão, e a todos meus familiares.

Ao professor e orientador Magno, pelos ensinamentos e orientação nesta caminhada.

Ao coorientador Toledo, que me fez profissionalmente o que sou hoje, me ajudando e orientando sempre.

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, assim também como aos funcionários.

Aos pesquisadores, funcionários e colaboradores da Embrapa Soja, principalmente a equipe da quantitativa: Arrabal, Bira, Marcelo, Paulo, Rogério, Paulo Henrique, Joel, Thiago, Manoel e Manezinho, pela ajuda e esforço na condução dos experimentos.

À Universidade Federal de Lavras, por proporcionar o contato com grandes profissionais.

A todos os meus amigos que deixei no Paraná e aos novos que fiz em Minas, principalmente Kátia e Rodrigo (e família) e Alessandra e Carlinho,

pelos momentos de descontração e acolhimento. Assim também como a todos aqueles com quem pude desfrutar da amizade sincera.

Ao CNPq e à Fapemig, pela concessão da bolsa de estudos, assim também à Finep, pelo suporte na implementação e na condução dos experimentos.

E a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para o êxito deste trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	iii
CAPÍTULO 1	1
1 Introdução Geral.....	2
2 Referencial Teórico	4
2.1 A cultura da soja (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	4
2.2 Ferrugem asiática da soja (<i>Phakopsora pachyrhizi</i> Sidow e P. Syd.) ...	7
2.2.1 Etiologia e distribuição mundial	7
2.2.2 Epidemiologia e sintomatologia	9
2.2.3 Variabilidade patogênica do fungo <i>Phakopsora pachyrhizi</i> Sidow e P. Syd.	14
2.2.4 Controle genético da resistência à <i>Phakopsora pachyrhizi</i>	16
2.3 Seleção de genitores	20
2.3.1 Análise dialélica	22
2.3.2 Estimativa das médias das n linhagens na geração F_{∞} ($m + a$)	26
2.3.3 Previsão do potencial genético	27
2.4 Estimativas genéticas	29
2.4.1 Componentes da variância	31
2.4.2 Herdabilidade	33
2.4.3 Ganho esperado com a seleção	36
2.5 Interação genótipos x ambientes	38
2.6 <i>BLUP</i>	40
3 Referências Bibliográficas	43

CAPÍTULO 2 - Implicações da interação genótipos x ambientes no controle genético da resistência à ferrugem asiática da soja	55
Resumo	56
Abstract	57
1 Introdução	58
2 Material e Métodos	59
3 Resultados e Discussão	62
4 Conclusões	73
5 Referências Bibliográficas	74
CAPÍTULO 3 - Componentes da variância fenotípica no controle genético da resistência à ferrugem asiática da soja	77
Resumo	78
Abstract	79
1 Introdução	80
2 Material e Métodos	82
3 Resultados e Discussão	86
4 Conclusões	94
5 Referências Bibliográficas	95
CAPÍTULO 4 - Utilização da metodologia <i>blup</i> para seleção visando a resistência à ferrugem asiática da soja	97
Resumo	98
Abstract	99
1 Introdução	100
2 Material e Métodos	101
3 Resultados e Discussão	103
4 Conclusões	109
5 Referências Bibliográficas	110
APÊNDICE	112

RESUMO

RIBEIRO, Aliny Simony. **Estratégias para a obtenção de linhagens com resistência durável à ferrugem asiática da soja**. 2009. 112 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG*.

A ferrugem-asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* Sydow & P. Syd., é considerada altamente agressiva e foi relatada, pela primeira vez no Brasil, em 2001. As plantas de soja são suscetíveis ao fungo em todos os estádios de crescimento e as perdas podem ser de até 100%. As pesquisas têm se concentrado na obtenção de cultivares resistentes por meio de alelos dominantes ou recessivos, que condicionam a resistência vertical (qualitativa), mas a estabilidade desse tipo de resistência pode não ser durável. A identificação de linhagens que possam ser utilizadas como fontes para resistência horizontal (quantitativa) certamente ajudará a aumentar a longevidade das cultivares recomendadas. Entretanto, esse tipo de resistência está condicionado às variáveis ambientais que podem dificultar a seleção. Desse modo, com a realização deste trabalho objetivou-se selecionar genitores para hibridação e identificar se as interações entre os genótipos e os ambientes podem influenciar as estimativas genéticas. Objetivou-se, ainda, identificar o controle genético da herança da resistência à ferrugem-asiática da soja e comparar os métodos de seleção para a identificação de populações e/ou linhagens resistentes. Para isso, foi avaliada a severidade do patógeno nos genitores e nas gerações segregantes F₂, F₃ e F₄, durante as safras 2006/07 e 2007/08. Concluiu-se que há predominância de efeitos aditivos no controle genético da resistência à ferrugem da soja e a interação das populações segregantes com os ambientes, embora significativas, não altera as estimativas dos parâmetros genéticos, indicando que estimativas obtidas em um ano e uma avaliação podem ser extrapoladas. A linhagem BR01-18437 (portadora de gene maior recessivo) confirmou a sua resistência, obtendo, ainda, alta estimativa da capacidade geral de combinação, devendo ser utilizada se o objetivo for a resistência a *Phakopsora pachyrhizi*. A estimativa da herdabilidade no sentido restrito variou de 23,12% a 55,83%, mostrando a possibilidade de sucesso na seleção de indivíduos resistentes já nas gerações iniciais. Todos os procedimentos utilizados para a escolha das populações apresentaram resultados semelhantes e identificaram a população BR01-18437 x BRS 232 como a mais promissora para a seleção de linhagens com resistência a *P. pachyrhizi*. A estimativa do progresso médio com a seleção, independente da geração, do método de seleção e da intensidade, foi de -6,2%, tendo o ganho em porcentagem média utilizando o *BLUP* ou o valor fenotípico bem semelhante,

não havendo vantagem no emprego do primeiro em relação ao segundo. Grande parte dos indivíduos selecionados foi proveniente das populações que tinham como genitor em comum a linhagem BR01-18437. Contudo, em todas as populações foram identificados indivíduos resistentes.

*Comitê Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (Orientador);
José Francisco Ferraz de Toledo – Embrapa Soja.

ABSTRACT

RIBEIRO, Aliny Simony. **Strategies to breed soybean varieties with durable resistance to Asian rust.** 2009. 112p. Thesis (Doctoral Plant Genetics and Breeding) – Federal University of Lavras, Lavras, MG*.

Soybean rust caused by the *Phakopsora pachyrhizi* Sydow & P.Syd. fungus is a very aggressive disease that was reported for the first time in Brazil in 2001. Soybean plants are susceptible to rust at any developmental stage and, in many cases, yield losses may reach 100%. Cultivar development has been concentrated in using resistance (vertical) expressed by single major dominant or recessive genes, but there is a common understanding that this type of resistance may not be durable. Presently, soybean breeders are looking for rust resistance expressed by minor genes (horizontal) for use in the programs in an attempt to extend the longevity of their varieties. To identify soybean varieties or inbred lines expressing this type of resistance, understand the interactions of these genes with the environment and validate selection procedures to screen resistance genotypes are the main objectives of most breeding programs. Consequently, this work has the objective of selecting parents for crossing, studying the genetic control of soybean rust resistance and assessing the interaction of the resistance with the environment to ensure the use of most efficient selection method for screening superior genotypes. The study involved assessment of rust severity in the parents and their derived F₂, F₃ and F₄ populations during the 2006/07 and 2007/08 growing seasons. The main conclusions are that the genetic control of rust resistance in soybeans is, predominantly, through genes expressing additive effects and that genotype x environment interaction, although significant, does not alter the rust resistance rank of the genotypes nor the genetic parameter estimates. Therefore, genetic parameter estimates obtained in one year can be extrapolated to other years. Line BR01-18437 (carrier of a major recessive gene for resistance) was resistant to rust in the trials and showed the largest GCA (general combining ability) value, indicating it should be used in programs aiming at developing soybean inbreds resistant to *P. pachyrhizi*. The calculated narrow sense heritability ranged from 23.12% to 55.83%, suggesting that selection of resistant genotypes may start early in the breeding program. All selection procedures used to identify the most promising population to generate inbred lines resistant to rust were consistent in indicating that BR01-18437 x BRS 232 was the best population to explore. The estimated average (over generation and selection method) progress from selection was -6.2%, with the BLUP and phenotypic selection procedures showing equivalent efficiency. Although the majority of the selected individuals

stemmed from the BR01-18437 parent, all crosses showed potential to generate soybean plants resistant to rust.

*Guidance Committee: Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA – (Major Professor)
José Francisco Ferraz de Toledo – Embrapa Soybean

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

A cultura da soja proporciona ao Brasil destaque no agronegócio mundial, como um dos maiores produtores e exportadores de grãos de soja. Contudo, a longevidade desse êxito depende da estabilidade do complexo soja, que está condicionada a riscos, e os patógenos são os maiores limitantes para os sucessivos incrementos na produtividade (Arias, 2004).

Atualmente, a ferrugem-asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi*, é a doença que mais preocupa os sojicultores e os segmentos de pesquisa, já que é relativamente nova, pois teve seus primeiros relatos no Brasil no final da safra 2000/01. A partir daí, espalhou-se para todas as regiões produtoras, ocasionando perdas e onerando os custos de produção, devido à grande agressividade do patógeno e ao uso intensivo de fungicidas para o seu controle, visto que ainda não há nenhuma cultivar comercial com resistência satisfatória a essa doença.

A severidade da doença varia amplamente em função das condições ambientais. As condições mais favoráveis são molhamento foliar prolongado (10 horas por dia), temperatura noturna entre 18° e 24°C e chuvas frequentes, que mostram-se como condições determinantes para o rápido estabelecimento e a disseminação da doença (Navarini et al., 2007).

A resistência genética é o principal objetivo dos melhoristas. No entanto, para a resistência à ferrugem-asiática da soja, existem grandes dificuldades, pois rapidamente surgem novas raças do patógeno que superam a resistência presente nas cultivares recentemente recomendadas. A eficiência da resistência vertical tem sido questionada. A alternativa para isso é o uso da resistência horizontal, condicionada por poligenes que proporcionam uma variação fenotípica contínua na reação do hospedeiro, reduzindo a intensidade da doença (Bergamin Filho, 1995).

Desse modo, torna-se essencial o estabelecimento de estratégias de melhoramento para se obter resistência duradoura. Para isso, é necessária a

identificação dos genitores que possam contribuir para aumentar a frequência dos alelos favoráveis, condicionando a resistência ao patógeno nas populações segregantes delas derivadas. Também é necessário, para se ter êxito em um programa de melhoramento, obter informações do controle genético da resistência ao patógeno. Adicionalmente, o sucesso do programa é dependente da obtenção de informações a respeito da herdabilidade do caráter e da efetividade da seleção fenotípica, em populações segregantes, de indivíduos com poucos sintomas. Diante do exposto, o presente trabalho foi realizado com os seguintes objetivos:

1. identificar genitores com alta capacidade combinatória, visando à resistência à ferrugem-asiática da soja;
2. obter informações a respeito do controle genético da resistência;
3. discutir as implicações das interações dos genótipos x ambientes nas estimativas dos parâmetros genéticos e
4. verificar se a eficiência da seleção fenotípica nas populações segregantes pode ser melhorada por meio do emprego de análises utilizando os modelos mistos (BLUP).

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A cultura da soja (*Glycine max* (L.) Merr.)

A soja (*Glycine max* (L.) Merr.) tem seu centro de origem na região leste da Ásia, centro-sul da China, onde é cultivada há milênios (Xu et al., 1989). O conhecimento do centro de origem de uma espécie cultivada é muito importante para o sucesso de um programa de melhoramento, pois, frequentemente, há a necessidade de se buscar a variabilidade para solucionar os problemas que estão constantemente surgindo, como novas doenças e pragas (Brogin, 2005).

A espécie de soja que atualmente é cultivada é completamente diferente dos seus ancestrais, que eram plantas do tipo rasteiras. A modificação da soja iniciou-se com cruzamentos naturais entre espécies selvagens que foram domesticadas e melhoradas por agricultores e cientistas do leste asiático (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa, 2006). O processo de domesticação, provavelmente, ocorreu no período compreendido entre os séculos 17 e 11 a.C. A expansão da soja no território chinês acompanhou o desenvolvimento, a consolidação dos territórios e a degeneração das dinastias chinesas (Barbieri & Stumpf, 2008).

Os registros de introdução da soja na Europa datam do século XVIII, basicamente para fins de estudos taxonômicos e para exposição pública. A expansão da cultura da soja no mundo foi iniciada pelos Estados Unidos, cujo primeiro registro de introdução data do ano de 1765 e, nos 155 anos que se seguiram, foi cultivada nesse país basicamente para a produção de feno na alimentação de animais. A partir de 1940, a cultura passou a adquirir o status de produtora de grãos (Barbieri & Stumpf, 2008).

No Brasil, a chegada da cultura da soja foi mediada pelos EUA, em 1882 e durante muitas décadas foi cultivada somente em caráter experimental por algumas instituições de pesquisa. O professor Gustavo Dutra, da Escola de

Agronomia da Bahia, foi o primeiro a realizar estudos de avaliação de cultivares que foram introduzidas em solo brasileiro. Em 1901, o Instituto Agrônomo de Campinas (IAC) realizou vários testes de adaptação de cultivares semelhantes aos conduzidos por Dutra na Bahia e aos realizados nos EUA, com ênfase em cultura forrageira (Embrapa, 2006).

No Rio Grande do Sul, a partir do ano de 1900, a cultura encontrou perfeitas condições para se desenvolver e se expandir, dadas as semelhanças climáticas do ecossistema de origem dos materiais genéticos (EUA). No entanto, somente a partir da década de 1960 a soja foi impulsionada visando à autossuficiência nacional. Nesta época, a soja se estabeleceu como uma cultura economicamente importante para o Brasil, se consolidando como a principal cultura do agronegócio brasileiro já na década seguinte (Embrapa, 2006). Nesse período a soja era cultivada principalmente nos estados do sul do País, que se localizam em latitudes maiores e onde, em razão do fotoperíodo, as variedades americanas introduzidas se adaptavam (Barbieri & Stumpf, 2008).

Com a grande valorização do preço internacional da soja, em meados de 1970, associada à vantagem competitiva do Brasil, que obtinha melhores preços por comercializar a safra na entressafra americana, houve grande interesse em expandir o cultivo. A expansão da área foi possível mediante um bem sucedido programa de melhoramento genético da cultura, que introduziu a característica florescimento tardio em dias curtos (período juvenil longo) nas novas variedades. Tal mudança levou à tropicalização da soja, expandindo as fronteiras de cultivo para regiões de latitude baixa. O desenvolvimento de variedades com período juvenil longo foi o marco inicial de um processo que, juntamente com o desenvolvimento de práticas de manejo próprias para aquelas condições de ambiente, permitiu cultivar a soja com sucesso em uma extensa área anteriormente considerada marginal. Essa conquista dos cientistas brasileiros

revolucionou a história mundial da soja e seu impacto começou a ser notado pelo mercado a partir do final da década de 1980 (Embrapa, 2006).

Atualmente, a soja é cultivada em diversas regiões tropicais e subtropicais do mundo, sendo os Estados Unidos e o Brasil os maiores produtores e exportadores mundiais dessa cultura (Agrianual, 2004). A cultura confere ao Brasil grande destaque no agronegócio mundial, por ser o segundo maior produtor e primeiro em produtividade (Arias, 2004). Desde o início da produção comercial até a safra 2008/09, a área cultivada nacional aumentou de 702 mil hectares para mais de 21 milhões de hectares; a produção, de 457 mil toneladas para aproximadamente 58 milhões de toneladas e a produtividade média, de 651 kg/ha para 2.718 kg/ha (Companhia Nacional de Abastecimento, Conab, 2009; Brogin, 2005).

Quase a totalidade da área cultivada com soja no Brasil está distribuída nos seguintes estados produtores: Mato Grosso, Paraná, Goiás, Rio Grande do Sul, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Bahia (Brogin, 2005). Diversos programas de melhoramento genético contribuíram para o desenvolvimento de cultivares de produtividade superior e adaptadas às diferentes condições agroclimáticas do país, além da geração de novas tecnologias que vêm contribuindo para o aumento da produção brasileira. Os esforços e os recursos investidos na pesquisa e na assistência técnica levaram, em um período muito curto, incrementar na produtividade brasileira de grãos de soja mais do que 2.000 kg/ha.

A soja possui grande potencial a ser explorado, quando considerada a variabilidade genética disponível para aumentar a produtividade de grãos e a capacidade brasileira de expansão de área para cultivo. Porém, a longevidade desse êxito depende da estabilidade do complexo soja que está condicionado a riscos, sendo os patógenos os maiores limitantes aos sucessivos incrementos na produtividade (Arias, 2004).

Mundialmente, são listadas mais de 100 doenças na cultura da soja, das quais aproximadamente 40 são causadas por fungos, bactérias, nematoides e vírus, já identificadas em plantações de soja no Brasil (Embrapa, 2006). A importância econômica de cada doença varia de ano para ano e de região para região, dependendo muito das condições climáticas de cada safra. As perdas anuais da produção por causa das doenças são estimadas em cerca de 15% a 20%, entretanto, algumas podem ocasionar perdas de quase 100% (Zambolim et al., 2000). Uma das principais doenças da soja é a ferrugem asiática que, atualmente, é a que traz maior preocupação para os agricultores e os segmentos da pesquisa.

Os principais agravantes da ferrugem nas condições brasileiras são a extensão territorial das lavouras e a monocultura continuada, favorecendo a maior produção de inóculo e disseminação deste, além do aparecimento de diferentes isolados/raças do patógeno. Clima favorável, falhas nas aplicações de fungicidas, alta densidade de plantas, período de semeadura que se estende de setembro a janeiro, além da sobrevivência do patógeno em plantas voluntárias de soja e plantas daninhas ou outras espécies hospedeiras, que sobrevivem no período da entressafra, são os fatores suplementares que diminuem a eficiência do controle da doença (Yorinori & Nunes Junior, 2006).

O desafio dos programas de melhoramento genético de soja é o lançamento de cultivares resistentes/tolerantes à ferrugem e adaptadas às mais diferentes regiões agroecológicas que ainda se tornarão importantes.

2.2 Ferrugem asiática da soja (*Phakopsora pachyrhizi* Sydow e P. Syd.)

2.2.1 Etiologia e distribuição mundial

A ferrugem tem como agente etiológico o fungo pertencente ao gênero *Phakopsora*, filo Basidiomycota, classe Urediniomycetes, ordem Uredinales e família *Phakopsoraceae*. A doença é assim denominada devido às lesões

amareladas de aspecto ferruginoso causadas pelo fungo no seu hospedeiro. A disseminação ocorre por meio de esporos que são facilmente carregados pelo vento para outras lavouras próximas ou distantes (Assunção et al., 2003).

A ferrugem da soja é causada por duas espécies de fungo, o *Phakopsora meiobomiae* (Arth.) Arth., que causa a ferrugem-americana, ocorrendo naturalmente em diversas leguminosas desde Porto Rico, no Caribe, ao sul do estado do Paraná (Ponta Grossa), no Brasil e *Phakopsora pachyrhizi* Sydow & P. Syd., que causa a ferrugem-asiática, presente na maioria dos países que cultivam a soja. Infecções mistas com essas duas espécies de ferrugem estão acontecendo no território brasileiro, só que há predominância da ferrugem-asiática, que é considerada mais severa. A distinção das duas espécies de fungos (*P. meiobomiae* e *P. pachyrhizi*) pode ser feita por meio da morfologia de teliósporos ou da análise do DNA (Espósito & Azevedo, 2004), que é a mais indicada.

A ferrugem-americana foi identificada no Brasil, em 1979, na região de Lavras (MG). Sua ocorrência é mais comum no final da safra, em soja “safrinha” (outono/inverno) e em soja guaxa, estando restrita às áreas de clima mais ameno. O fungo *P. meiobomiae*, em alguns casos, causa danos econômicos, porém, comumente, provoca pequenas perdas de produtividade de grãos, sendo facilmente controlada por fungicidas, juntamente com as doenças de final de ciclo (Unfried, 2007). Além da soja, o fungo infecta diversas leguminosas, sendo mais frequentemente observado na soja perene *Neonotonia wightii* (sinon. *Glycine javanica*) (Embrapa, 2006).

A ferrugem-asiática foi descrita, pela primeira vez, em 1899, na China e no Japão, em 1902. A doença permaneceu restrita, durante quase todo o século passado, à Ásia, à África e à Austrália, causando perdas de 10% a 90% na produção (Levy, 2005). Em 1994, surgiu nas Américas (Hawaii), sem grandes consequências, não sendo mais referenciada até 2001, quando ressurgiu,

tornando-se endêmica, tendo sido detectada no Paraguai e no Brasil (Yorinori et al., 2005). Em 2002, foi identificada no norte da Argentina (Rossi, 2003); em 2004, no Uruguai (Stewart et al., 2005), no noroeste da Argentina (Ploper et al., 2005) e no estado norte-americano da Louisiana (Schneider et al., 2005). Por último, foi identificada no México, em 2005 (Rodríguez et al., 2006).

No Brasil, a ferrugem-asiática foi relatada, pela primeira vez, ao final da safra 2000/2001, em lavouras comerciais na região oeste do Paraná, mais especificamente em Foz do Iguaçu (Yorinori et al., 2002). Na safra 2001/2002, esteve presente nas principais regiões produtoras, desde o Rio Grande do Sul até o Mato Grosso, onde, nos casos mais severos, as perdas atingiram até 70% (Yorinori et al., 2002). No ano agrícola subsequente, atingiu praticamente todas as regiões produtoras, representando uma ameaça para a cultura em função dos prejuízos causados pelo aumento do custo de produção para seu controle e, também, ocasionando perdas de grãos estimadas em 3,4 milhões de toneladas ou o equivalente a US\$ 758,9 milhões, na safra 2002/03 (Embrapa, 2006).

Os danos mais significativos na produtividade da soja decorrentes da incidência da ferrugem-asiática no Brasil, aliada a fatores ambientais, ocorreram no ano agrícola de 2003/04, com perda de 4,5 milhões de toneladas, ocasionado pela presença de um novo isolado de *P. pachyrhizi*, oriundo do estado do Mato Grosso, cujo inóculo permaneceu de forma contínua no período subsequente de entressafra (Yorinori et al., 2004). Atualmente, a ferrugem-asiática é encontrada em praticamente todas as regiões produtoras de soja do Brasil.

2.2.2 Epidemiologia e sintomatologia

A doença tem início quando os esporos, denominados uredinósporos, dispersos pelo vento, são depositados sobre a superfície de um folíolo de soja. A interação entre o patógeno e o hospedeiro levará ao surgimento de lesão típica da doença e os diversos eventos que ocorrem entre a deposição até a formação

de novos urediniósporos constituem um único ciclo de infecção, ou o monociclo (Carneiro, 2007). O ciclo de infecção do patógeno é denominado, pelos fitopatologistas, de período latente, compreendendo o período de tempo entre a infecção e a produção de novo inóculo.

O sintoma da doença é caracterizado por pequenos pontos com menos de 1 mm de diâmetro, de coloração pardo-avermelhada, na parte superior das folhas. Na face inferior da folha, os sintomas iniciais da doença podem ser observados com uma ou mais urédias, que se rompem liberando os uredósporos, formando pequenas pústulas foliares, que podem ser classificadas conforme a coloração da lesão, ou seja, se for do tipo castanho-clara, com muitos soros urediniais e abundante esporulação é denominada lesão do tipo TAN. Já se a lesão possuir coloração castanho-avermelhada, com poucos soros urediniais e com pouca ou nenhuma esporulação, é denominada lesão do tipo *reddish brown* ou RB. Lesões do tipo RB são típicas em genótipos com alelos dominantes ou recessivos de resistência, também conhecidas como lesões de resistência vertical ou qualitativa. Nessa, as células do hospedeiro, próximas ao local de infecção do patógeno, morrem logo após a infecção, caracterizando uma reação de hipersensibilidade.

O patógeno *P. pachyrhizi* é um organismo biotrófico, que necessita de células vivas para sobreviver e se multiplicar e, com a morte dessas células, o crescimento do patógeno é limitado ao local de infecção. Do ponto de vista do melhoramento genético, a planta com reação de hipersensibilidade é extremamente resistente, devido ao patógeno, nessas condições, ter sua reprodução limitada, cessando o processo epidêmico no campo. A reação do tipo TAN indica suscetibilidade do hospedeiro, com lesões com maior número de uredínios e maior esporulação, comparada com a sintomatologia da reação RB. As lesões do tipo TAN podem coalescer em infecções severas, formando

grandes manchas castanhas, causando o amarelecimento e a queda prematura das folhas (Brogin, 2005; Bonde et al., 2006).

O patógeno parasita hastes, pecíolos, folhas e vagens, nos estágios vegetativos, de florescimento e de frutificação, ou seja, em qualquer estágio após a emergência. Contudo, as infecções ocorrem mais nas folhas e pecíolos e menos nas hastes. A doença se inicia nas folhas mais baixas da planta até atingir a planta inteira (Godoy & Canteri, 2004). Em casos severos, quando o patógeno atinge a soja na fase de formação das vagens ou no início da granação, pode causar o aborto e a queda das vagens, resultando em perda total do rendimento, devido ao desenvolvimento da doença, que promove o amarelecimento das folhas, fazendo com que elas caiam prematuramente, reduzindo o ciclo da cultura e comprometendo o completo enchimento das vagens. Elevadas perdas de rendimento têm sido registradas na Austrália (80%), na Índia (90%) e em Taiwan (70% a 80%), assim também como em vários estados brasileiros (Embrapa, 2006).

Mesmo sendo uma doença recente no Brasil, já se sabe que sua manifestação ocorre de forma irregular, dependendo das condições ambientais, como umidade e temperatura. Molhamento foliar prolongado (10 h/dia), temperatura noturna entre 18° e 24°C e chuvas frequentes mostram-se como condições determinantes para o estabelecimento da doença (Navarini et al., 2007).

O fungo necessita de no mínimo 6 e no máximo 24 horas de água livre para infectar folhas de soja, com faixa de temperatura ideal entre 15° e 25°C e temperatura ótima de 23°C. Também foi constatado que o período latente diminui conforme o aumento da temperatura. (Alves et al., 2006). Em ensaios *in vitro*, a germinação dos urediniosporos de *P. pachyrhizi* se inicia entre 1 e 2 horas após a inoculação e se estabiliza após 6-8 horas, tanto em ágar como em superfícies revestidas por membranas artificiais ou poliestireno (Calaça, 2007).

Em casa de vegetação e em câmaras de crescimento, foi determinado que o período mínimo de molhamento foliar para infecção em folíolos de soja é de 6 horas, sob a faixa de temperatura entre 15° e 27,5°C. A análise do efeito combinado do molhamento foliar e temperatura demonstrou que o período de molhamento e a temperatura ótimos foram 24 horas e 20°C, respectivamente. O tamanho médio da lesão não foi influenciado pelas variações de temperatura e de período de molhamento e o período latente mínimo foi de 9 dias, à temperatura de 22,5°C. Sob 10°C, o fungo foi capaz de infectar somente em períodos de molhamento superiores a 8 horas, porém, com período latente mais prolongado que o observado na faixa ótima. Uma vez estabelecida a infecção dentro da faixa ótima de temperatura e de molhamento foliar, o patógeno também foi capaz de colonizar o tecido, mesmo sob a temperatura de 30°C, letal para o processo infeccioso. Contudo, sob 30°C, os períodos de incubação e de latência foram de 6 e 12 dias, respectivamente, contra 4 e 9 dias quando a colonização ocorreu sob a temperatura ótima de 23°C (Calaça, 2007).

Uma particularidade do processo infeccioso do patossistema *P. pachyrhizi*-soja, em relação às outras ferrugens, é a penetração direta do patógeno, pela cutícula do hospedeiro, nas células epidérmicas, em que a germinação dos urediniósporos ocorre de forma aleatória sobre a superfície do hospedeiro (Zambenedetti, 2005). Na maioria das ferrugens a penetração de urediniósporos ocorre pela abertura do estômato, mas Koch et al. (1983) excluíram a possibilidade de penetração estomatal por *P. pachyrhizi*, uma vez que, mesmo quando os apressórios foram formados sobre os estômatos, a penetração ocorreu por uma das células guarda, e não pela abertura estomatal. Nas ferrugens, de modo geral, a especificidade do hospedeiro se dá pela habilidade do tubo germinativo em localizar e reconhecer o estômato da planta hospedeira. Como em *P. pachyrhiz* não foi observado crescimento direcional do tubo germinativo e o apressório foi formado mesmo na ausência de superfície

específica do hospedeiro, foi sugerido que o crescimento do tubo germinativo de *P. pachyrhizi* é induzido inespecificamente e, talvez por isso, o fungo seja capaz de penetrar em pelo menos 95 espécies vegetais (Carneiro, 2007).

Durante a penetração, o fungo emite um tubo germinativo de aproximadamente 20 µm de comprimento, podendo variar de 5 a 400 µm (Bonde et al., 1976; Koch et al., 1983). A formação do apressório inicia-se dentro de 2 a 4 horas de incubação, sob 8° a 30°C, numa faixa mais favorável entre 15° e 25°C. Sobre superfície de poliestireno, a formação do apressório foi crescente com o aumento do período de molhamento até 12 horas a 20°C, quando 71% dos urediniósporos germinados formaram apressórios (Calaça, 2007). Uma vez o apressório dentro da célula da epiderme, o *peg* de penetração se expande para formar a vesícula epidermal e, logo depois, a hifa de penetração atravessa a célula da epiderme, emergindo no espaço intercelular no mesófilo.

Após 20 horas da inoculação já é possível observar hifas do fungo no espaço intercelular e a formação dos primeiros haustórios ocorre entre 24 e 48 horas após a germinação (Koch et al., 1983). Os primórdios de urédia podem ser observados entre 5 e 7 dias, a diferenciação dos urediniósporos aos 7 dias e o rompimento da epiderme aos 9 dias após a inoculação (Marchetti et al., 1976).

Foi observado que a camada de cera interfere na penetração do patógeno, constituindo barreira física importante, devendo ser levada em consideração no melhoramento genético, visando à obtenção de cultivares resistentes (Zambenedetti-Magnani et al., 2007).

A correlação das variáveis climáticas (temperatura e chuva) com a severidade final da doença indica que as variáveis relacionadas à quantidade de chuva, ao contrário das relacionadas à temperatura, explicam a maior parte da variação da severidade final da doença. Del Ponte et al. (2006) constataram que a severidade da doença foi maior que 70% quando a quantidade de chuva variou de 250 a 450 mm após um mês da primeira detecção da doença. Já onde a

severidade foi inferior a 30%, a chuva variou de 20 e 125 mm. Tschanz (1984) já havia relatado que o fungo desenvolve-se mais rapidamente onde as chuvas são mais regulares.

Como visto, vários fatores climáticos afetam o desenvolvimento da ferrugem-asiática, porém, no campo, a chuva parece ser o fator chave que influencia a severidade da doença, pois prolonga o período de molhamento foliar pelo orvalho, promove a deposição de esporos, abaixa a temperatura no interior do dossel e libera os esporos por turbulência. Foi observado que os uredósporos do fungo tendem a permanecer juntos, não sendo facilmente liberados pela ação do vento. No entanto, as gotas de chuva exercem o papel de liberar os esporos, seja por efeito do *splash* seja pelo impacto que causam nas folhas (Bergamim Filho, 2006).

No Brasil, as principais regiões produtoras de soja apresentam condições climáticas favoráveis para a sobrevivência e para o processo infeccioso do patógeno o ano todo. Por isso, a adoção de medidas que reduzam o inóculo inicial são muito importantes. Diversos estados brasileiros adotaram o vazio sanitário, que consiste na proibição do cultivo da soja durante a entressafra e na eliminação de plantas voluntárias de soja dos campos de cultivo e de áreas adjacentes. O objetivo do vazio sanitário é a redução do inóculo inicial para atrasar o início da epidemia. Essa medida, associada ao plantio de cultivares precoces, logo no início da estação de cultivo, faz com que as plantas completem a maior parte do seu ciclo livres de patógeno, reduzindo o número de aplicações de fungicidas e garantindo maior produtividade (Carneiro, 2007).

2.2.3 Variabilidade patogênica do fungo *Phakopsora pachyrhizi* Sidow e P. Syd.

O fungo *P. pachyrhizi* já foi detectado em 95 espécies de 42 gêneros de plantas, cujas principais são: *Glycine max*, *Glycine sojae*, *Pachyrizus erosus*,

Pueraria lobata, *Pueraria phaseoloides* (kudzu tropical), *Vigna anguiculata* e *Neunotonia wightii* (sinon. de *Glycine javanica*) (Assunção et al., 2003). O fato de o patógeno ter uma ampla variedade de hospedeiros sugere a existência de uma grande quantidade de raças fisiológicas diferentes, cada uma especializada para uma estreita variedade de hospedeiros.

Na Ásia, na Austrália e em Taiwan, raças patogênicas em populações de fungos da ferrugem-asiática têm sido detectadas em vários estudos utilizando diversos conjuntos de diferenciadoras. O Centro de Desenvolvimento e Pesquisa Vegetal da Ásia (AVRCD) identificou nove raças em Taiwan, utilizando um conjunto de diferenciadoras composto por nove variedades de soja (*Glycine Max* (L.) Merrill) e dois acessos de *G. soja* Sieb. Et Zucc. Este conjunto de diferenciadoras incluiu variedades importantes que foram utilizadas, em estudos de detecção de raças, por McLean & Byth (1976), Bromfield et al. (1980) e Bromfield (1984) e foram recomendadas para a identificação de raças de ferrugem da soja.

No Japão, Yamada et al. (1996) foram os primeiros a demonstrarem a presença de duas raças de ferrugem da soja utilizando este conjunto de diferenciadoras. Fujimara et al. (1998) identificaram mais seis raças entre oito isolados de fungos coletados em soja e na planta hospedeira *Pueraria lobata* (Willk.) Ohwi. Naquele país, além da soja, *G. soja* e *P. lobata* são hospedeiros comuns de *Phakopsora pachyrhizi*. Ao todo, já foi relatada no Japão a presença de dezoito raças do fungo, das quais nove estavam presentes em soja, onze em outras plantas hospedeiras e duas foram comuns à soja e a plantas hospedeiras (Yamaoka et al., 2002).

No Brasil, diferentes raças e variabilidade genética da ferrugem asiática foram confirmadas por Kato & Yorinori (2006). Provavelmente, *P. pachyrhizi* tem múltiplos alelos de virulência e a maioria dos isolados e/ou populações de campo constitui uma mistura complexa de diversas raças com múltiplos fatores

de virulência (Hartman et al., 2004). A presença de alelos múltiplos de virulência na população do patógeno e a ausência de múltiplos alelos de resistência específica no hospedeiro fornecem vantagem competitiva ao patógeno.

Estudos realizados a partir de sequências de nucleotídeos das regiões ITS do DNA ribossomal nuclear de *P. pachyrhizi* de 20 localidades brasileiras indicaram que, embora o patógeno tenha sido recentemente introduzido no Brasil, os isolados brasileiros apresentam grande variabilidade genética. Inclusive, dentro de cada localidade foi encontrada alta diversidade genética (Freire, 2007).

Para dimensionar o potencial da ferrugem, Hartman et al. (2004) coletaram inóculo de ferrugem em regiões estratégicas nas quais ela ocorre no mundo. Estes autores concluíram que o isolado brasileiro era o mais agressivo de todos, até então. A quebra de resistência em uma safra evidenciou a existência de raças e, aliado a esses resultados, Kato & Yorinori (2006) e Calgaro et al. (2007) confirmaram a existência de diferentes raças e divergência genética da ferrugem no Brasil.

2.2.4 Controle genético da resistência à *Phakopsora pachyrhizi*

A resistência a doenças pode ser definida como a habilidade do hospedeiro em impedir o crescimento e o desenvolvimento do patógeno. A resistência tem como característica a redução da taxa da epidemia por meio da diminuição do número e do tamanho das lesões, da diminuição da produção de esporos e do aumento do período latente. Isso faz com que a população do patógeno seja reduzida, diminuindo a quantidade de inóculo e, conseqüentemente, a intensidade da doença (Silva et al., 2007). Já a tolerância não restringe a infecção, a colonização e a reprodução do patógeno, mas permite à planta manter sua produção, mesmo sob a colonização de seus tecidos pelo

patógeno. Tanto a resistência como a tolerância são controladas por mecanismos complexos da planta e do patógeno e podem ser compreendidas sob o ponto de vista fisiológico, genético e epidemiológico (Carneiro, 2007).

A obtenção de cultivares resistentes tem constituído uma das maiores contribuições dos melhoristas de plantas, pois é o processo mais eficaz no controle de doenças, comparado a outros métodos que envolvem tratamentos que aumentam o custo de produção, tais como o uso de controle químico (Bueno et al., 2001). Entretanto, nem sempre o desenvolvimento de plantas resistentes é rápido e eficiente. Nesses casos, alguns fatores, como a grande variabilidade do patógeno e a alta capacidade de produção de estruturas reprodutivas, podem estar dificultando o desenvolvimento de variedades resistentes (Silva et al., 2007). Sabe-se que a dispersão da ferrugem asiática tem ocorrido a uma taxa superior a 1 m/dia (Navarini et al., 2007), evidenciando sua alta capacidade de desenvolvimento.

A resistência de plantas a doenças pode ser dividida em vertical e horizontal. A resistência vertical é efetiva contra algumas raças do patógeno, por isso também é denominada resistência “raça-específica” e, geralmente, é governada por um único gene maior de resistência. Sua grande vantagem é manter as plantas completamente livres da doença. Por ser governada por um único ou poucos genes, a resistência vertical é normalmente efêmera, pois, na população do patógeno podem surgir mutantes adaptados capazes de quebrar a resistência conferida por um único gene. Devido à sua curta duração, há diversas estratégias para o uso da resistência vertical que visam à estabilidade da população do patógeno, como a rotação de genes de resistência no tempo, as multilinhas (mistura de linhas isogênicas com diferentes genes de resistência) e o piramidamento de genes de resistência numa única cultivar. A resistência vertical da soja a *P. pachyrhizi* é conhecida desde 1960 e quatro genes maiores para resistência (*Rpp1*, *Rpp2*, *Rpp3* e *Rpp4*) já foram identificados, tanto na soja

como em espécies perenes e selvagens do gênero *Glycine* (Bromfield et al., 1980). Contudo, esses genes conferem resistência a um número limitado de isolados e, segundo Bonde et al. (2006), genes de resistência específica a *P. pachyrhizi* rapidamente tornam-se ineficientes.

Em vários trabalhos há relato da introdução da resistência vertical da soja à ferrugem por meio de melhoramento convencional, utilizando os quatro genes principais de resistência, mas, no período de uma safra esta foi quebrada, ou seja, o patógeno produziu novas raças virulentas. Portanto, a resistência vertical pode não ser uma forma estável de resistência, pois foi quebrada quando ocorreram mutações no patógeno (Vello et al., 2002). A quebra da resistência desses quatro genes já foi relatada em diferentes regiões do mundo (Miles et al., 2005). Nas condições brasileiras, apenas os genes com os alelos *Rpp2* e *Rpp4* continuam resistentes. Atualmente, novos trabalhos vêm sendo conduzidos para a identificação de novas fontes de genes de resistência à ferrugem (Toledo, 2006; Pierozzi et al., 2008; Laperuta et al., 2008; Rachid, 2008; Morceli et al., 2008; Calvo et al., 2008).

A presença de raças complexas limita a efetividade da resistência específica e, portanto, há a necessidade da identificação e da caracterização de outras formas de resistência ou tolerância que possam minimizar as perdas provocadas pela ferrugem.

Uma estratégia de melhoramento, a médio e a longo prazo, é o emprego da resistência horizontal, condicionada por poligenes e, quando associados ao efeito do ambiente, ocasionam uma variação fenotípica contínua na reação do hospedeiro. Esse tipo de resistência é eficiente contra todas as raças do patógeno, mas não mantém as plantas livres de infecção e apenas reduz a intensidade da doença, sendo, por isso, também chamada de resistência parcial.

Normalmente, a resistência horizontal é governada pelo somatório do efeito de vários genes de efeito menor, promovendo a redução da taxa de

progresso da doença, seja pelo menor tamanho e número das lesões, maior período latente ou pela menor capacidade esporulativa do patógeno. A resistência horizontal é duradoura, pois, como é governada por vários genes, para que ela seja quebrada são necessárias alterações na população do patógeno que não ocorrem na escala microevolutiva de duração de uma cultivar (Bergamin Filho et al., 1995). Sendo assim, cultivares com resistência horizontal são mais estáveis, porém, podem apresentar diversas reações ao patógeno em diferentes condições de ambiente. Algumas cultivares e/ou linhagens já foram identificadas com algum nível de resistência quantitativa (Ribeiro et al., 2007; Bonde et al., 2006; Hartman et al., 1997; Marchetti et al., 1976).

A maior dificuldade no desenvolvimento de linhagens com resistência parcial é a avaliação das linhas das populações segregantes e de acessos que apresentem períodos distintos de maturação. Além da diferença fisiológica, há também diferença nas condições ambientais no momento da maturação, uma vez que a maturação ocorre em épocas distintas. Sabe-se que o estágio fenológico das plantas é um importante fator que afeta diretamente o desenvolvimento das doenças e a influência da idade da planta de soja na infecção por *P. pachyrhizi* já foi estudada por vários pesquisadores. Tschanz & Wang (1980) detectaram que o atraso da epidemia foi devido à diferença de maturação entre os genótipos e não devido a diferenças na reação de resistência entre as linhagens. Melching et al. (1988; 1989) identificaram que plantas com 15 a 20 dias no momento da inoculação eram mais suscetíveis que plantas com 42 dias no momento da inoculação, devido a uma maior eficiência de infecção de *P. pachyrhizi* em plantas de soja mais novas do que em plantas mais velhas. Furtado (2007), constatou que as epidemias de ferrugem-asiática aumentam a partir do florescimento das plantas, quando as folhas mais velhas mostram-se mais suscetíveis do que as mais novas, porque produzem maiores lesões, maior número de esporos por lesão, maior número de lesões por cm² e menor período

latente. Isso pode ser explicado pelo fato de que quando as plantas estão no estágio vegetativo, a população do patógeno ainda se encontra em baixos níveis, os quais aumentam simultaneamente com o ciclo da cultura. Dessa forma, na fase reprodutiva, a maior concentração de esporos propicia maiores taxas de infecção e, conseqüentemente, maior severidade da ferrugem-asiática. Pode também ocorrer que as plantas no estágio reprodutivo estão desviando nutrientes e, portanto, também compostos de defesa para os grãos, assim diminuindo a resistência. Contudo, avaliações de severidade ou de tipo de lesão, realizadas no início da infecção, podem proporcionar resultados não confiáveis.

Novos estudos devem ser realizados, a fim de incorporar mais informações em torno do controle genético da ferrugem asiática e as melhores épocas de inoculação e avaliação do patógeno. Estudos genéticos que envolvem experimentação de campo, avaliações de casa de vegetação e marcadores moleculares são estratégias para entender os mecanismos genéticos da resistência da soja à ferrugem, garantindo maior agilidade no desenvolvimento de cultivares resistentes.

2.3 Seleção de genitores

A escolha de genitores a serem utilizados em um programa de melhoramento é uma etapa crucial e que exige critérios e grande esforço dos melhoristas. Isso porque uma das mais importantes etapas do melhoramento é representada pela hibridação de cultivares e linhagens, o que possibilita a recombinação favorável de genes nos novos genótipos. Dessa maneira, diante do grande número de materiais disponíveis, a maior dificuldade reside na escolha daqueles mais promissores para serem os parentais, até mesmo pela economia de recursos que pode proporcionar. Portanto, o sucesso de qualquer programa de melhoramento depende, principalmente, dessa escolha a partir de informações a respeito da natureza e da magnitude dos efeitos dos genes que controlam os

caracteres de interesse econômico (Patel et al., 1998), sendo, neste caso, a resistência à ferrugem-asiática da soja.

Conhecimentos que contribuam para o aperfeiçoamento desses processos de escolha são fundamentais para os programas de melhoramento e inúmeros estão descritos na literatura. Baezinger & Peterson (1991) classificaram em duas categorias a escolha dos parentais: por meio do desempenho *per se* ou pelo desempenho de suas progênes. O desempenho *per se* dos genitores pode ser medido pela média, por divergência e por coeficiente de parentesco (Malecot, 1948), entre outros. Já a escolha dos genitores por meio do desempenho de suas progênes é medido por meio dos cruzamentos dialélicos (Cruz et al., 2004), da média das populações segregantes em duas ou mais gerações, pela probabilidade de se obter linhagens que superem um determinado padrão na geração F_{∞} (Jinks & Pooni, 1976) e por estimativas das médias das n linhagens na geração $F_{\infty} (m + a)$ (Vencovsky, 1987), entre outras.

O bom genitor deve possuir média alta (ou baixa, dependendo do caráter) e divergência entre o outro genitor a ser utilizado no cruzamento, para proporcionar variabilidade maior possível na população segregante. Entretanto, o desempenho dos genitores utilizando como referência a média parental não leva em conta a variabilidade no cruzamento e só faz sentido se a ação gênica aditiva for predominante (Allard, 1971). Contudo, deve-se preferir o cruzamento de “bom com bom” (Rasmusson & Phillips, 1997; Dudley, 1997), pois a divergência por si só é insuficiente. Isso foi comprovado por Abreu et al. (1999), em cujo trabalho a divergência genética não foi uma boa medida para a escolha dos parentais em feijão, já que os grupos mais divergentes não eram linhas adaptadas.

A metodologia proposta por Malecot (1948), o coeficiente de parentesco, indica a variabilidade entre os genitores, por meio da genealogia, porém, sua eficiência é questionável. Os marcadores moleculares também

podem ser utilizados para a escolha dos parentais, mas só faz sentido se a escolha for para caracteres qualitativos, ou seja, governada por um ou poucos genes.

Já nas metodologias de escolha de genitores por meio do desempenho das progênies, a análise dialélica é uma técnica bastante viável, pois auxilia na escolha dos genitores com base nos seus valores genéticos, considerando sua capacidade de se combinarem em híbridos que produzam populações promissoras, permitindo também conhecer o controle genético dos caracteres, orientando na condução das populações segregantes e na seleção (Cruz et al., 2004). Outra metodologia bastante útil é a utilização da estimativa de $m + a$, que mede a contribuição dos locos fixados e pode ser associada à metodologia de Jinks & Pooni (1976) que possibilita prever o potencial da população segregante em gerações iniciais (F_2 ou F_3).

Diante de todas essas possibilidades de seleção de genitores, deve-se levar em conta que esta deve fundamentar-se na informação genética. Sendo assim, serão focalizadas as metodologias de análise dialélica, $m + a$ e predição do potencial genético, para a escolha de parentais.

2.3.1 Análise dialélica

A análise dialélica tem a finalidade de analisar os efeitos genéticos, fornecendo estimativas de parâmetros úteis na seleção de parentais para a hibridação e no entendimento dos efeitos gênicos envolvidos na herança dos caracteres (Cruz et al., 2004). Um sistema de cruzamento dialélico corresponde ao intercruzamento de p genitores, gerando p^2 combinações possíveis que correspondem aos p genitores, $\frac{p(p-1)}{2}$ híbridos simples e $\frac{p(p-1)}{2}$ recíprocos dos híbridos simples (Ramalho et al., 1993).

Diversos tipos de análises dialélicas podem ser realizados, variando conforme sua composição, por meio dos dialelos balanceados, desbalanceados, parciais, incompletos e circulantes. No entanto, os mais aplicados são os dialelos balanceados, propostos por Jinks & Hayman (1953), Griffing (1956) e Gardner & Eberhart (1966).

O método de análise dialélica de Griffing, proposto em 1956, é o mais utilizado, devido à sua generalidade, uma vez que os parentais podem ser clones, linhas puras, linhas endogâmicas ou populações de autofecundação ou de cruzamento, considerando-se, ainda, as facilidades de análise e interpretação. Conforme a metodologia proposta por Griffing (1956), os genótipos distribuídos em uma tabela dialélica permitem a classificação de quatro métodos experimentais, descritos a seguir:

Método 1: são incluídos os parentais, o grupo de híbridos F_1 e seus recíprocos (todas as p^2 combinações);

Método 2: são incluídos os parentais e o grupo de híbridos F_1 ($\frac{p(p+1)}{2}$ combinações);

Método 3: são incluídos o grupo de híbridos F_1 e seus recíprocos ($p(p-1)$ combinações);

Método 4: é incluído apenas o grupo de híbridos F_1 ($\frac{p(p-1)}{2}$ combinações);

A conveniência dos quatro métodos de análise dialélica depende do material experimental e dos objetivos do experimento. Os métodos 1 e 3 permitem avaliar o comportamento de determinado cruzamento, bem como do seu recíproco, decorrente de genes citoplasmáticos, localizados em cloroplastos e mitocôndrias. Os efeitos recíprocos da capacidade específica de combinação também permitem identificar qual dos parentais deverá ser utilizado como

macho ou fêmea no cruzamento escolhido (Cruz et al., 2004). Os métodos 2 e 4, no entanto, deverão ser aplicados quando não há interesse no estudo da variação decorrente de genes extracromossômicos ou devido à dificuldade de obtenção de sementes híbridas em cada cruzamento, insuficientes para análises (Ramalho et al., 1993).

Os quatro métodos propostos por Griffing (1956) permitem obter informações a respeito das capacidades geral (CGC) e específica (CEC) de combinação, permitindo inferir sobre a concentração de genes predominantemente aditivos e não aditivos no controle genético das características, utilizando-se o seguinte modelo:

$$C_{ij} = m + g_i + g_j + s_{ij} + e_{ij}$$

em que, C_{ij} corresponde ao comportamento médio do tratamento de ordem ij ; m é o efeito médio de todos os tratamentos; g_i e g_j são os efeitos da CGC do parental de ordem i e j , respectivamente, e corresponde ao desvio de seu desempenho médio em combinações híbridas; s_{ij} é o efeito da CEC do cruzamento C_{ij} , que significa o comportamento inferior ou superior em relação ao comportamento médio dos parentais e e_{ij} é o erro experimental médio associado às médias dos cruzamentos (Cruz et al., 2004).

O termo capacidade geral de combinação é utilizado para designar o comportamento médio de um parental em todos os cruzamentos de que participa (Cruz et al., 2004) e está associado aos efeitos aditivos dos alelos e às ações epistáticas do tipo aditivo. As estimativas dos efeitos da capacidade geral de combinação (g_i) fornecem informações a respeito das potencialidades do parental em gerar combinações favoráveis à formação de genes predominantemente aditivos em seus efeitos. Quanto mais altas forem essas estimativas, positivas ou negativas, determinado parental será considerado muito superior ou inferior aos demais incluídos no dialelo e, se próximas a zero, seu comportamento não difere da média geral dos cruzamentos (Cruz et al., 2004).

Assim, aqueles parentais com as maiores estimativas positivas ou negativas de g_i seriam potencialmente favoráveis quanto às suas contribuições nos programa de melhoramento, pois, quanto maior for o valor do efeito de CGC de determinado parental, maiores serão as frequências dos alelos que aumentam a expressão do caráter e maiores serão as diferenças entre as frequências alélicas desse parental e as frequências médias de todos os parentais do dialelo.

Já o termo capacidade específica de combinação designa os casos em que certas combinações híbridas são superiores ou inferiores em relação ao esperado quanto à performance média dos dois parentais, ou seja, é o desvio do desempenho médio de uma combinação particular em relação à média dos parentais envolvidos no cruzamento. Assim, baixas estimativas positivas ou negativas de s_{ij} significam que o comportamento de determinado híbrido é função da capacidade geral de combinação (CGC) de seus parentais. Já valores absolutos altos de s_{ij} indicam que algumas combinações são relativamente melhores e outras piores, com base na CGC dos parentais (Cruz et al., 2004). Todavia, os efeitos da CEC enfatizam a importância de interações não aditivas resultantes da complementação gênica entre os parentais, possibilitando antever respostas de ganho genético com a exploração da heterose (Bastos et al., 2003). A combinação híbrida mais favorável deve ser, portanto, aquela que apresentar maior estimativa de capacidade específica de combinação (\hat{s}_{ij}) e que seja resultante de um cruzamento em que pelo menos um dos parentais apresente elevada capacidade geral de combinação (Cruz et al., 2004). É válido salientar que dois parentais de elevada CGC nem sempre proporcionam a formação da melhor combinação do dialelo.

A significância dos quadrados médios para CEC é indicativa da manifestação de genes de efeitos não-aditivos para o caráter, ao passo que as magnitudes de variâncias (ou componentes quadráticos) associadas aos efeitos da capacidade específica de combinação revelam a predominância ou não deste

tipo de ação gênica (Cruz et al., 2004). A ausência de significância, no entanto, sinaliza que os parentais não apresentam, entre si, um apreciável grau de complementação gênica em relação às frequências dos alelos nos locos que apresentam dominância (Vencovsky & Barriga, 1992).

Sendo assim, o sistema de cruzamentos dialélicos mostra-se bastante eficiente para auxiliar na seleção dos genitores mais promissores para entrarem em um programa de melhoramento visando à resistência à ferrugem asiática da soja. Entretanto, a principal restrição do dialelo é que, dependendo do número de genitores, o trabalho envolvendo a hibridação e as avaliações na população segregante tornam-se bastante onerosos.

2.3.2 Estimativa das médias das n linhagens na geração F_{∞} ($m + a$)

Um dos métodos utilizados para a seleção de genitores por meio de populações segregantes é a obtenção da estimativa das médias das n linhagens na geração F_{∞} , também denominada de $m + a$ (Vencovsky, 1987). Por meio dos componentes de médias podem ser obtidas as estimativas de $m + a$, em que m representa a média fenotípica de todas as linhas possíveis na geração F_{∞} dos cruzamentos entre os genitores divergentes e a é a soma algébrica dos efeitos dos locos fixados nos genitores, ou seja, os locos contendo alelos idênticos (Abreu et al., 2002).

A estimativa de $m + a$ em cruzamentos biparentais, em que a frequência alélica no loco é 0,5, avalia o potencial da população segregante para os locos homozigotos fixados. Assim, a população com uma estimativa elevada de $m + a$ tem, em relação às outras, grande ocorrência de locos com alelos homozigóticos favoráveis (Oliveira et al., 1996).

Os procedimentos para a obtenção das estimativas de $m + a$ foram descritos para planta alógamas por Vencovsky (1987). Contudo, melhoristas de

plantas autógamas adaptaram a metodologia, utilizando para isso o seguinte contraste:

$$m + a = 2\bar{F}_3 - \bar{F}_2$$

em que: \bar{F}_2 e \bar{F}_3 são as médias das gerações F_2 e F_3 , respectivamente. Isso

porque a média da geração F_2 é fornecida por $F_2 = m + a + \frac{1}{2}d$ e da

$F_3 = m + a + \frac{1}{4}d$, permitindo que o contraste entre as gerações ($2F_3 - F_2$)

forneça a estimativa de $m + a$.

Contudo, apenas a média das linhagens na geração F_∞ não possibilita avaliar o potencial das populações, pois é necessário que a maior estimativa de $m + a$ esteja associada à maior variância entre as linhagens. Essa maior variância pode ser decisiva na escolha da melhor população para a extração de linhagens, uma vez que, se diferentes populações derem origem a linhagens com médias semelhantes, será escolhida aquela que apresentar maior amplitude de variação. Outra limitação dessa metodologia se refere à necessidade de se avaliar as populações segregantes, juntamente com os respectivos pais em, pelo menos, duas gerações seguidas (F_1 e F_2 ou F_2 e F_3) (Melo, 2006). Sendo assim, a metodologia de Jinks & Pooni (1976), que estima o potencial genético, é complementar a $m + a$.

2.3.3 Previsão do potencial genético

Por meio do desempenho das progênies para inferir a respeito da superioridade dos genitores, Jinks & Pooni (1976) descreveram uma metodologia bastante simples e confiável de prever o potencial genético de cruzamentos a ser utilizado na escolha das populações segregantes. Tal procedimento permite fazer predições sobre as linhas puras derivadas de um

cruzamento simples com as informações apenas das suas gerações iniciais, ou seja, estima a probabilidade de se obter linhagens superiores a um determinado padrão na F_{∞} , utilizando, para isso, estimativas da média e variância de gerações iniciais. As informações que confirmam sua eficiência já foram obtidas em vários caracteres em soja (Pierozzi, 2007; Ribeiro et al., 2007; Triller, 1994; Oliveira, 1994; Toledo, 1987, 1989).

Esse método permite a análise detalhada do potencial genético da população avaliada. Dessa forma, possibilita o descarte de populações segregantes pouco promissoras logo no início do programa, com sensível redução de tempo e recursos. Para seu emprego, basta tomar dados por planta dentro de populações segregantes nas primeiras gerações de autofecundação (F_2 ou F_3). Além disso, considera-se que a média da geração F_2 ou F_3 é igual à média da população na geração F_{∞} . Vale ressaltar que esta pressuposição é válida quando não se observa a ocorrência de efeitos de dominância na determinação do caráter de interesse (Melo, 2006).

A probabilidade de uma população produzir linhagens superiores a um dado padrão corresponde à área direita ou esquerda de um determinado valor de x na abscissa da distribuição normal. Para determinar essa área, utiliza-se a estimativa da ordenada Z pela seguinte expressão:

$$Z = \left(\frac{\bar{L} - \bar{X}}{s} \right)$$

em que: \bar{L} é a média da linhagem utilizada como controle, ou seja, a média do padrão; \bar{X} é a média das linhagens na geração F_{∞} em um modelo sem dominância, ou seja, $m + a$ e s é o desvio padrão fenotípico entre as linhagens, ou seja, $s = \sqrt{\sigma_F^2}$. Consequentemente, a probabilidade de se obter uma linha

pura, acima ou abaixo do limite dos parentais ($m + a$), corresponde aos valores da abscissa da distribuição normal $\frac{a}{\sqrt{\sigma_A^2}}$ e $\frac{-a}{\sqrt{\sigma_A^2}}$, respectivamente.

Um dos primeiros trabalhos evidenciando a eficiência da metodologia de Jinks & Pooni (1976) em soja foi realizado por Triller & Toledo (1996), em que a predição do potencial genético de cruzamentos para a extração de linhas puras transgressivas por meio da média e da variância dos pais e da geração F_3 é de alta eficiência em características com herdabilidade de média a alta. Já para as características de moderada a baixa herdabilidade (como é o caso da resistência a ferrugem da soja), os autores referenciaram que o uso desta metodologia possibilita alcançar o sucesso. Contudo, deve-se minimizar a influência da interação genótipos x ambientes.

2.4 Estimativas genéticas

O estabelecimento de estratégias eficientes de melhoramento depende essencialmente do conhecimento prévio dos mecanismos genéticos responsáveis pela herança do caráter a melhorar (Resende, 2002). Já foi identificado que, na resistência da soja à ferrugem-asiática, além dos genes maiores, existe o sistema poligênico (resistência horizontal) no controle genético do caráter (Ribeiro et al., 2007). Desse modo, as estimativas dos componentes genéticos auxiliam os melhoristas em futuras decisões a respeito das estratégias para se obter resistência mais duradoura.

A ação conjunta dos efeitos genéticos com os efeitos do ambiente, que compõe a variabilidade fenotípica, é de grande importância para a escolha dos métodos de melhoramento, dos locais para a condução dos experimentos, do número de repetições e para a predição dos ganhos com a seleção. Os efeitos ambientais mascaram o mérito genético dos indivíduos e, assim, quanto maior a proporção da variabilidade decorrente dos efeitos de ambiente em relação à

variabilidade total, maior esforço deverá ser despendido para a seleção dos genótipos superiores (Borém, 1998).

Com base nos valores das médias e das variâncias é possível obter estimativas de parâmetros genéticos úteis para avaliação da potencialidade de populações para fins de melhoramento, bem como estabelecer estratégias eficazes de seleção. Vários procedimentos podem ser realizados para a obtenção das estimativas da variabilidade genética e fenotípica, para se inferir sobre o controle genético dos caracteres. Essas informações podem ser obtidas utilizando-se componentes de médias (estatística de primeira ordem) ou de variâncias (estatísticas de segunda ordem) (Ramalho et al., 2005).

O emprego de médias tem algumas vantagens: as médias das gerações utilizadas podem ser obtidas com maior precisão que as variâncias, o modelo genético pode ser estendido, incluindo, além de efeitos epistáticos, a ligação gênica, bem como apresenta um pequeno erro associado à sua estimativa. Contudo, a utilização de médias pode apresentar algumas desvantagens, como ocorrência do cancelamento dos desvios genéticos de sinais opostos e possíveis efeitos de borda quando as gerações têm diferentes níveis de vigor, além de não permitir estimar a herdabilidade e o ganho genético (Souza & Ramalho, 1995).

Já o emprego da variância no estudo dos caracteres quantitativos, além de possibilitar estimar a herdabilidade e ganho genético com a seleção, apresenta a vantagem adicional de obter a estimativa sem o cancelamento dos desvios genéticos de sinais opostos, pois esses são elevados ao quadrado. Contudo, o emprego da variância exige cuidados especiais, pois, normalmente, ela é associada a erros acentuados, exatamente pelo fato de os desvios serem elevados ao quadrado (Ramalho et al., 1993; Bernardo, 2002).

Como a média pode, algumas vezes, não representar realmente o que está ocorrendo, será dada maior ênfase, neste trabalho, à utilização conjunta de médias e variâncias e também aos componentes da variância, para a

identificação da composição genética da resistência à ferrugem-asiática da soja, além do que, permite, ainda, estimar a herdabilidade e o ganho com a seleção.

2.4.1 Componentes da variância

O sucesso do melhoramento genético de qualquer caráter requer, obrigatoriamente, que este seja herdável e que haja variação genética na população em que se pratica a seleção. No estudo da herança e da variação de caracteres quantitativos adota-se o modelo básico $F = G + E$, que define o valor fenotípico (F), estimado a partir dos dados diretamente mensurados nos indivíduos, como o resultado da ação do genótipo (G), ou valor genotípico, sob influência do ambiente (E). Analogamente, a variância fenotípica (σ_F^2) é composta pela variância genotípica (σ_G^2) e pela variância atribuída aos desvios proporcionados pelo ambiente (σ_E^2). A variância genotípica, por sua vez, é estabelecida por três outros componentes:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$$

em que: σ_A^2 é a variância aditiva, que pode ser fixada com a seleção, σ_D^2 é a variância atribuída aos desvios de dominância ou proporcionada pelas interações intra-alélicas (ou entre alelos de um mesmo loco) e σ_I^2 é a variância atribuída aos efeitos epistáticos resultantes de interações interalélicas (ou entre alelos de diferentes locos) (Cruz, 2005).

Por meio das médias e das variâncias de diversas gerações é possível obter um conjunto de equações relacionando-as aos efeitos genéticos, utilizando a análise de quadrados mínimos ponderados, que estima os parâmetros genéticos não viesados e de mínima variância (Mather & Jinks, 1982). Essa metodologia, em princípio, pressupõe a utilização das populações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 e os dois

retrocruzamentos. Contudo, outros tipos de populações podem ser empregados, em que a composição da variância fenotípica é dada por:

$$\text{Variância fenotípica do pai 1 (P}_1\text{): } \sigma_{P_1}^2 = \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica do pai 2 (P}_2\text{): } \sigma_{P_2}^2 = \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração F}_1\text{: } \sigma_{F_1}^2 = \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração F}_2\text{: } \sigma_{F_2}^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração F}_3\text{: } \sigma_{F_3}^2 = \frac{3}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração F}_4\text{: } \sigma_{F_4}^2 = \frac{7}{4}\sigma_A^2 + \frac{7}{16}\sigma_D^2 + \sigma_E^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração F}_\infty\text{: } \sigma_{F_\infty}^2 = 2\sigma_A^2 + \sigma_E^2$$

Observa-se que a variação em cada um dos parentais, que são linhas puras, é exclusivamente ambiental. Igualmente, todos os indivíduos da geração F_1 têm a mesma composição genotípica, embora sejam heterozigotos e não homozigotos, como os parentais. Assim, a variância dos parentais (P_1 e P_2) e da geração F_1 fornecerá uma medida da variação ambiental do caráter. Já nas gerações F_2 a F_4 , além da variação ambiental, há também a variação genética, já que, nessas gerações, nem todos os indivíduos têm o mesmo genótipo (Ramalho et al., 1993). Conforme há o aumento da endogamia, há a diminuição dos locos em heterozigose, ou seja, cada autofecundação reduz pela metade a frequência dos heterozigotos e, com isso, ocorre a fixação dos efeitos aditivos, até que, na geração F_∞ , não há mais a presença de locos em heterozigose e a endogamia completa é atingida, proporcionando o máximo da variância aditiva, que é o dobro da primeira geração segregante (Bernardo, 2002).

A partir dessas expressões, podem ser estimados os componentes da variância genotípica e fenotípica (σ_A^2 , σ_D^2 e σ_E^2). Como, normalmente, o

número de dados é diferente e as variâncias fenotípicas diferem muito, Cavalli (1952) propôs o emprego de um método de escala ponderado pelo número de plantas que originou cada variância. Rowe & Alexander (1980) propuseram um sistema de matrizes para a estimação dos efeitos do modelo pelo seguinte estimador: $M = (C'NS^{-1}C)^{-1} \cdot (C'NS^{-1}Y)$, em que M é o vetor de parâmetros, Y é o vetor de médias observadas, N é a matriz diagonal do número de plantas por população, S é a matriz diagonal das variâncias associadas a cada população e C é a matriz do modelo.

Inúmeras informações podem ser obtidas a respeito dos componentes genéticos e essas informações contribuem decisivamente para o sucesso alcançado pelos melhoristas. O esclarecimento destes componentes permite que se tomem decisões com bases científicas sobre como melhorar a eficiência da obtenção de linhagens promissoras para a resistência a ferrugem asiática.

O método de Mather & Jinks (1982) é um dos que têm sido mais utilizados para a obtenção das estimativas dos componentes da variância em vários caracteres da soja (Ribeiro et al., 2007, 2008; Pierozzi, 2007; Oliveira, 1994).

2.4.2 Herdabilidade

O conceito de herdabilidade, introduzido para separar as diferenças genéticas e não-genéticas entre indivíduos, é de fundamental importância para a estimação dos ganhos genéticos e para a escolha dos métodos de seleção a serem aplicados (Reis, 2000). Jacquard (1983) apresentou três princípios para definição de herdabilidade: (1) como medida de semelhança entre pai e filho, (2) porção genética no sentido amplo e (3) porção genética no sentido restrito e ainda ressaltou que a herdabilidade não caracteriza o caráter, mas sim a estrutura da população estudada e das condições ambientais a que foram submetidos os indivíduos da população.

A herdabilidade é representada pelo símbolo h^2 , que deriva da terminologia de Wright (1921). É possível estimar dois tipos de herdabilidade: herdabilidade no sentido amplo (h_a^2) e herdabilidade no sentido restrito (h_r^2). No sentido amplo, a herdabilidade pode ser definida como a razão da variância genotípica pela variância fenotípica, e, no sentido restrito, a razão da variância genética aditiva pela variância fenotípica. Portanto, a diferença está no numerador da fração (Allard, 1971; Falconer & Mackay, 1996), como pode ser visualizado nas expressões:

$$h_a^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2} ; h_r^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_F^2}$$

O coeficiente de herdabilidade, tanto no sentido restrito como no sentido amplo, pode variar de zero a um. No caso de $h^2 = 1$, as diferenças fenotípicas entre os indivíduos são provocadas, unicamente, por diferenças genéticas entre os mesmos. Quando $h^2 = 0$, significa que a variabilidade do caráter não tem origem genética. Nesse caso não existe correlação alguma entre o valor genético e o valor fenotípico da unidade de seleção (Allard, 1971).

Pela sua importância, a herdabilidade deve ser conhecida para a condução de um programa de melhoramento e muitas decisões práticas são tomadas em função de sua magnitude. A predição do ganho com seleção antes da sua realização, servindo de subsídio para a definição da estratégia de seleção, é uma utilidade direta do valor da herdabilidade no sentido restrito (Ramalho et al., 1993). Assim, a estimação e o uso da herdabilidade tornam-se imprescindíveis aos programas de melhoramento.

A herdabilidade reflete a proporção da variação fenotípica que pode ser herdada, ou seja, quantifica a confiabilidade do valor fenotípico como guia para o valor genético. Apenas o valor fenotípico de um indivíduo pode ser mensurado, porém, é o valor genético que influenciará a próxima geração. Sendo assim, é importante o conhecimento de quanto da variação fenotípica é atribuída

à variação genotípica e este é medido pela herdabilidade. Quando a herdabilidade é alta, a seleção nas gerações iniciais de autofecundação é eficaz. Por outro lado, sendo o seu valor baixo, a seleção deve ser praticada apenas nas gerações mais avançadas, uma vez que o aumento da homozigose, consequência da autofecundação, propicia um incremento na herdabilidade no sentido restrito (Falconer & Mackay, 1996).

A herdabilidade no sentido restrito é mais útil no caso da soja, uma planta essencialmente autógama com percentual de polinização cruzada menor que 0,5%, uma vez que ela quantifica a importância relativa da proporção aditiva da variância genética que pode ser transmitida para a próxima geração. A herdabilidade no sentido amplo assume maior importância em plantas de propagação vegetativa, nas quais o genótipo é herdado integralmente pelos descendentes (Borém, 1998).

Uma função importante da herdabilidade no sentido restrito é seu papel na predição de ganho devido à seleção, expressando-se a confiança do valor fenotípico como estimador do valor genético. No entanto, deve-se atentar para a avaliação desses coeficientes, pois maiores respostas à seleção não estão, necessariamente, associadas a caracteres de maior herdabilidade, uma vez que altos valores de herdabilidade podem ocorrer em caracteres de pequena variância genética aditiva, desde que a influência do ambiente no caráter seja pequena. O importante na avaliação da herdabilidade, como indicativo da predição, é saber quanto do diferencial de seleção se espera ganhar, em virtude da seleção, na geração seguinte. Assim, para os caracteres que apresentam alto coeficiente de herdabilidade restrita associado a um diferencial de seleção elevado, espera-se maior ganho com seleção.

Já foi relatado que a severidade à ferrugem asiática da soja apresenta de baixa a média herdabilidade (Ribeiro et al., 2007; Pierozzi, 2007). Tal fato é atribuído ao comportamento quantitativo desse caráter, em função do grande

número de genes que o controla, permitindo maior influência ambiental e, conseqüentemente, diminuição da relação entre a variância genética e fenotípica.

2.4.3 Ganho esperado com seleção

A possibilidade de predição dos ganhos obtidos por uma determinada estratégia de seleção é uma das principais contribuições da genética quantitativa para o melhoramento. Com base nessas informações é possível orientar de maneira mais efetiva o programa de melhoramento, prever o sucesso do esquema de seleção adotado e determinar, de forma científica, que técnicas podem ser mais eficazes (Cruz et al., 2004).

O ganho esperado com a seleção nada mais é do que o emprego de uma regressão entre genitores e seus descendentes, como exemplificado na Figura 1:

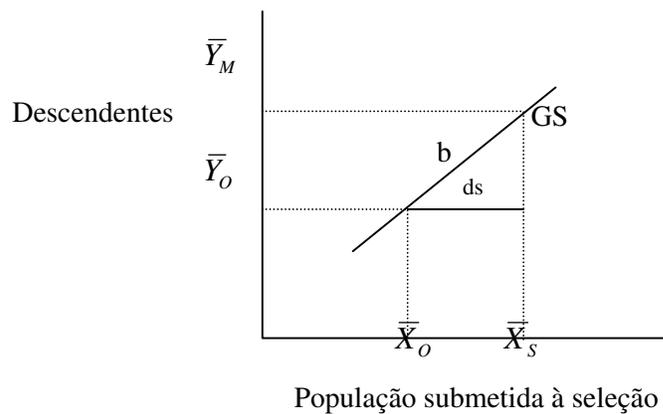


FIGURA 1 Resposta esperada à seleção mostrando a média dos pais (X) e o desempenho dos respectivos descendentes (Y).

Na figura 1, \bar{X}_o representa a média da população sob seleção e \bar{X}_s representa a média dos indivíduos selecionados. A diferença entre \bar{X}_s e \bar{X}_o é o

diferencial de seleção (ds), ou seja, $ds = \bar{X}_s - \bar{X}_o$. \bar{Y}_o é a média dos descendentes e \bar{Y}_M é a média da população melhorada se apenas os indivíduos \bar{X}_s originarem os descendentes. A diferença entre \bar{Y}_M e \bar{Y}_o é o ganho com seleção ($GS = \bar{Y}_M - \bar{Y}_o$). Sendo assim, o ganho é função do ângulo de inclinação da reta do triângulo retângulo formado. A tangente desse ângulo (b) é igual ao cateto oposto dividido pelo cateto adjacente, ou seja, $b = \frac{GS}{ds}$. Assim, $GS = b \cdot ds$. O b é também o coeficiente de regressão linear entre os genitores (X) e os seus descendentes (Y) e pode ser obtido por $b = \frac{C_{XY}}{\sigma_x^2}$ (Ramalho et al., 2005). Já a covariância é função da variância genética, portanto, pode-se escrever que $b = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_x^2}$, em que σ_x^2 é a variância fenotípica (σ_F^2) entre os indivíduos e/ou progênes sob seleção (Ramalho et al., 1993).

Como já mostrado anteriormente, a expressão da herdabilidade é $h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2}$. Assim, $h^2 = b$. Desse modo, o estimador do ganho esperado com a seleção é $GS = ds \cdot h^2$.

Para tornar a estimativa do ganho comparável em qualquer situação, Falconer & Mackay (1996) propuseram o emprego da intensidade de seleção estandardizada ou padronizada (i). Segundo os autores, $i = \frac{ds}{\sigma_x}$, ou seja, $ds = i \cdot \sigma_x$. Substituindo-se na expressão do ganho com a seleção, tem-se:

$$GS = i \sigma_x \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F^2} \therefore GS = i \frac{\sigma_G^2}{\sigma_F}$$

De acordo com Vencovsky (1987), os fatores mais importantes que interferem, direta ou indiretamente, no ganho obtido por seleção são: intensidade de seleção, propriedades genéticas da população e condições ambientais. O ganho obtido por seleção está diretamente relacionado com o diferencial de seleção, ou seja, à diferença entre a média do grupo selecionado e a média da população original. Sendo assim, já que os caracteres quantitativos, como é o caso da severidade da ferrugem-asiática da soja, apresentam distribuição aproximadamente normal (Pierozzi, 2007), maior diferencial de seleção é conseguido quando uma menor proporção de unidades superiores (famílias ou indivíduos) é selecionada. Quanto maior a pressão de seleção, maior será o diferencial. No entanto, uma pressão de seleção alta implica em risco de redução drástica na variabilidade genética, que poderá limitar os ganhos futuros. Quanto mais heterogênea for uma população, maiores são as chances de ganho com seleção, pois tal ganho se baseia em diferenças genéticas. Outro fator que interfere no ganho por seleção é o ambiente, que influencia na proporção do diferencial de seleção passado à geração seguinte, ou seja, na proporção herdável desse diferencial.

2.5 Interação genótipos x ambientes

A vida de todos os organismos é determinada pelos genes, porém, eles não agem sozinhos, mas sim em respostas às condições internas dos organismos e externas do ambiente. Dessa maneira, o estímulo ambiental pode alterar eventos para um grau limitado, podendo iniciar ou parar uma atividade ou mudar sua direção (Kearsey & Pooni, 1996). A ferrugem-asiática da soja, como qualquer outra doença, é dependente do genótipo do patógeno, do genótipo do hospedeiro, do ambiente e da interação patógeno x hospedeiro, refletindo na presença de raças do patógeno. Além do mais, há outro componente, que é a interação hospedeiro x ambiente e/ou patógeno x ambiente. O estudo dessas

duas últimas interações pode ser denominado simplesmente de interação dos genótipos x ambientes. Infelizmente, esse tipo de informação é muito restrito para as doenças e, principalmente, para a ferrugem-asiática da soja no Brasil.

A natureza da interação deve ser atribuída a fatores fisiológicos e bioquímicos próprios de cada cultivar. Em termos genéticos, a interação ocorre quando a contribuição dos genes que controlam o caráter ou o nível de expressão dos mesmos difere entre os ambientes. Isso ocorre porque a expressão dos genes é influenciada e/ou regulada pelo ambiente.

Assim, a presença dessas interações indica que o comportamento relativo dos genótipos nos testes depende, fundamentalmente, das condições ambientais a que serão submetidos, refletindo as diferentes sensibilidades dos genótipos às mudanças do ambiente. A magnitude da interação na expressão fenotípica do caráter pode reduzir a correlação entre o fenótipo e o genótipo, inflacionando a variância genética e, por sua vez, parâmetros dependentes desta, como a herdabilidade e o ganho genético com a seleção (Rocha & Vello, 1999).

Dessa forma, a resposta fenotípica de qualquer genótipo em relação a outros poderá ser inconsistente, o que se manifesta pela alteração da posição relativa dos genótipos de um ambiente para outro, ou em alterações na magnitude das diferenças absolutas entre seus fenótipos, sem que a sua ordem seja alterada (Oliveira et al., 2003). Porém, não basta apenas detectar a presença de interações, mas também considerar a sua natureza, em que a interação entre os genótipos e os ambientes pode ser simples (não causa mudanças na classificação dos genótipos entre ambientes) ou complexa (altera a classificação dos genótipos entre ambientes). A interação simples indica a presença de genótipos adaptados a uma ampla faixa de ambientes; assim, a recomendação de cultivares pode ser feita de forma generalizada. Já a interação complexa indica a presença de material adaptado a ambientes particulares, tornando a

recomendação restrita a ambientes específicos (Ramalho et al., 1993; Vencovsky & Barriga, 1992).

A cultura da soja é comumente submetida a inúmeras variações ambientais e a interação entre os genótipos e os ambientes assume papel importante na manifestação fenotípica. Foi encontrado, na literatura, que a interação entre os genótipos de soja e os ambientes é bastante retratada para vários caracteres de importância agrônômica, como é o caso da produtividade (Toledo et al., 2006; Maia et al., 2006; Prado, 1999), da altura na maturação (Prado, 1999), dos grupos de maturação (Carvalho et al., 2002; Alliprandini et al., 1993) e do teor de óleo (Rocha et al., 2002; Miranda et al., 1998), entre outros. Contudo, poucos trabalhos retratam a interação de doenças pelos ambientes (Nijti et al., 2001).

Fica evidente, diante de tantos estudos já realizados, a importância do conhecimento da magnitude relativa do componente da interação sobre as estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos, ainda mais para um caráter cujo entendimento vem sendo construído, como é o caso da ferrugem-asiática da soja. Isso porque a interação entre os genótipos e os ambientes não interfere apenas na recomendação de cultivares, mas também dificulta a seleção de progênies, a estimação correta dos componentes de variância genética e, por sua vez, o ganho esperado com a seleção (Ramalho et al., 1993).

2.6 BLUP

O sucesso do melhoramento genético depende quase que totalmente da adoção de métodos precisos de seleção. As técnicas de seleção fundamentadas no método de quadrados mínimos, como as aplicadas na análise de variância, não são as mais recomendadas para os casos em que ocorre desbalanceamento no experimento ou os dados observados não apresentam homogeneidade de variância. A principal restrição ao emprego dos quadrados mínimos é a

impossibilidade de se estimar o valor genético de indivíduos não observados. Já as técnicas de avaliação genética utilizando a metodologia de modelos mistos desempenham papel fundamental, pois permitem a estimativa de componentes de variância e a predição dos valores genéticos dos candidatos à seleção (Resende, 2002).

Atualmente, o procedimento ótimo de predição de valores genéticos é o *best linear unbiased prediction* (melhor predição linear não viesada), ou BLUP (Resende, 2002). Esse procedimento tem sido mais utilizado na predição genética em animais (Mrode, 1996) e, mais recentemente, tem sido aplicado no melhoramento de espécies perenes (Resende, 2002). Sob condições de desbalanceamento, tem maiores vantagens quando comparado com a metodologia dos quadrados mínimos ponderados, além de incorporar a informação de plantas individuais, otimizando as comparações entre as progênies por meio dos valores genéticos (Bernardo, 2002).

Valores genéticos preditos referem-se, de acordo com Falconer & Mackay (1996), à avaliação do somatório dos efeitos médios dos alelos que o indivíduo possui. De maneira geral, os valores genéticos preditos não são iguais aos valores genéticos verdadeiros dos indivíduos. Resende & Perez (1999) destacam que a proximidade entre esses dois valores pode ser avaliada pela correlação entre os valores genéticos preditos e os valores genéticos verdadeiros, que mede a exatidão do estimador. Então, quanto maior a exatidão na avaliação de um indivíduo, maior é a confiança na avaliação e no valor genético predito deste indivíduo.

As análises dos dados podem ser usualmente realizadas por meio de um modelo linear misto, seguindo o modelo:

$$y = X\beta + Z\mu + e,$$

em que: y é o vetor de observações, β e μ são os vetores dos efeitos fixos a serem estimados e aleatórios a serem preditos, respectivamente, X e Z são as matrizes do delineamento e e é o vetor do erro casualizado (Piepho et al., 2008).

Os efeitos aleatórios possuem distribuição $\mu \sim DNM(0, G)$ e $e \sim DNM(0, R)$, em que $DNM(\mu, V)$ é a distribuição normal multivariada com o vetor de média μ e matriz de variância-covariância V , e G e R são os componentes da variância. Os efeitos fixos podem ser estimados pela melhor estimacão linear não viesada (ou BLUE) e os efeitos aleatórios são estimados pela BLUP. Tanto BLUE como BLUP podem ser computados por meio das equações de modelos mistos (EMM) (Piepho et al., 2008).

Uma das maiores propriedades do BLUP é a “shrinkage” por meio das médias, que antecipa a regressão da média observada da progênie. A “shrinkage” é uma propriedade estatística frequentemente desejável, pois aumenta a acurácia, reduzindo a variância e, consecutivamente, diminui o quadrado médio do erro (QMe) (Piepho et al., 2008).

Apesar das tantas vantagens que a metodologia empregada pelo BLUP oferece, tal procedimento ainda não tem a mesma popularidade no melhoramento de plantas como tem no melhoramento animal, em que é o procedimento padrão. Em plantas, algumas aplicações são feitas em culturas perenes e florestais, mas as publicações usando o BLUP com culturas anuais são menos abundantes. Uma razão pode ser que os programas de melhoramento de plantas, geralmente, produzem grande quantidade de dados fenotípicos por genótipo de uma série de experimentos e BLUE e BLUP não fornecem resultados muito diferentes. Tal fato causa a falsa impressão de que a mudança no estimador não é importante (Piepho et al., 2008).

3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, A. de F. B.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Selection potential for seed yield from intra and inter-racial populations in common bean. **Euphytica**, Berlin, v. 10, p. 121-127, Aug. 1999.

ABREU, A. de F. B.; RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B. Prediction of seed-yield potential of common bean populations. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 25, n. 3, p. 323-327, Sept. 2002.

AGRIANUAL. **Anuário da agricultura brasileira**. São Paulo: FNP Consultoria Comércio/Argos, 2004.

ALLARD, R. W. **Princípios de melhoramento genético de plantas**. São Paulo: E. Blucher, 1971. 381p.

ALLIPRANDINI, L. F.; TOLEDO, J. F. F.; FONSECA JUNIOR, N. S.; KIIHL, R. A. S.; ALMEIDA, L. A. Ganho genético em soja no Estado do Paraná, via melhoramento, no período de 1985/86 a 1989/90. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.28, n.4, p.489-497, abr. 1993.

ALVES, S. A. M.; FURTADO, G. Q.; BERGAMIN FILHO, A. Influência das condições climáticas sobre a ferrugem da soja. In: ZAMBOLIM, L. (Org.). **Ferrugem asiática da soja**. Visconde do Rio Branco: Suprema Gráfica e Editora. 2006. p. 37-59.

ARIAS, C. A. A. Potencial genético da soja: progressos e limitações para alta produtividade. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7., 2004, Foz do Iguaçu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soja, 2004. p. 1263-1268.

ASSUNÇÃO, M. S.; GODOY, C. V.; GUERZONI, R. A.; NUNES JUNIOR, J.; MOREIRA, C. T.; MONTEIRO, P. M. F. O.; SEII, A. H.; SILVA, L. H. C. P.; SILVA, L. O.; SILVA, S. A.; NUNES SOBRINHO, J. B.; SOUSA, R. P.; SOUZA, P. I. M.; YORINORI, J. T. **Ferrugem da soja: evolução, sintomas, danos e controle**. Goiânia: CTPA, 2003. 19p.

BAEZINGER, P. S.; PETERSON, C. J. Genetic variation: Its origin and use for breeding self-pollinate species. In: STALKER, H. T.; MURPHY, J. P. (Ed.). **Plant breeding in the 1900's**. North Carolina: North Carolina State University, 1991. p.69-100.

BARBIERI, R. L.; STUMPF, E. R. T. (Ed.). **Origem e evolução de plantas cultivadas**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2008. 920p.

BASTOS, I. T.; BARBOSA, M. H. P.; CRUZ, C. D.; BURNQUIST, W. L.; BRESSIANI, J. A.; SILVA, F. L. da. Análise dialéctica em clones de cana-de-açúcar. **Bragantia**, Campinas, v. 62, n. 2, p. 199-206, 2003.

BERGAMIN FILHO, A. Epidemiologia comparativa: ferrugem da soja e outras doenças. In: ZAMBOLIM, L. **Ferrugem asiática da soja**. Viçosa: UFV, 2006. Cap. 2, p. 15-32.

BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de fitopatologia**: princípios e conceitos. São Paulo: Ceres, 1995. Cap. 24, p. 470-491.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Minnesota, 2002. 369p.

BONDE, M. R.; MELCHING, J. S.; BROMFIELD, K. R. Histology of the suscept-pathogen relationship between *Glycine max* e *Phakopsora pachyrhizi*, the cause of soybean rust. **Phytopathology**, Lancaster, v. 66, p. 1290-1294, 1976.

BONDE, M. R.; NESTER, S. E.; AUTIN, C. N.; STONE, C. L.; FREDERICK, R. D. HARTMAN, G. L.; MILES, M. R. Evaluation of virulence of *Phakopsora pachyrhizi* and *P. meibomia* isolates. **Plant Disease**, St. Paul, v. 90, n. 6, p. 708-716, 2006.

BORÉM, A. **Melhoramento de plantas**. 2.ed. Viçosa: UFV, 1998. 453p.

BROGIN, R. L. **Mapeamento de genes de resistência à ferrugem e de QTLs envolvidos na resistência à septoriose em soja**. 2005. 93p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

BROMFIELD, K. R. **Soybean rust**. St Paul: The American Phytopathological Society, 1984. (Monograph, 11).

BROMFIELD, K. R.; MELCHING, J. S.; KINGSOLVER, C. H. Virulence and aggressiveness of *Phakopsora pachyrhizi* isolates causing soybean rust. **Phytopathology**, St Paul, v.70, p.17-21, 1980.

BUENO, L. C. S.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, S. P. **Melhoramento genético de plantas** - princípios e procedimentos. Lavras: UFLA, 2001. 282p.

CALAÇA, H. A. **Ferrugem asiática da soja**: relações entre o atraso do controle químico, rendimento, severidade e área foliar sadia de soja (*Glycine Max* L. Merrill). 2007. 80p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

CALGARO, L. C.; RODRIGUEZ, G. A.; VIEIRA, E. S. N.; DALLA NORA, T.; MENDES, C. S.; SCHUSTER, I. Variabilidade genética entre amostras de *Phakopsora pachyrhizi* Sidow avaliada por marcadores RAPD. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 4., 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. p.44-45.

CALVO, E. S.; KIIHL, R. A. S.; GARCIA, A.; HARADA, A.; HIROMOTO, D. M. Two major recessive soybean genes conferring soybean rust resistance. **Crop Science**, Madison, v.48, p.1350-1354, July/Aug. 2008.

CARNEIRO, L. C. **Caracterização epidemiológica da resistência parcial e análise da tolerância de genótipos de soja à ferrugem asiática**. 2007. 75p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

CARVALHO, C. G. P.; ARIAS, C. A. A.; TOLEDO, J. F. F.; ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A. S.; OLIVEIRA, M. F. Adaptability and stability study of soybean lines developed for high yield in Paraná State using four methodologies. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v.2, p.247-256, 2002.

CAVALLI, L. L. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: REVE, E. C. R.; WADDINGTON, C. H. (Ed.). **Quantitative inheritance**. London: HMSO, 1952. p. 135-144.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Previsão e acompanhamento das safras**. Brasília. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br>>. Acesso em: 17 fev. 2009.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2005. 394p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 480p.

DEL PONTE, E. M.; GODOY, C. V.; LI, X.; YANG, X. B. Predicting severity of Asian soybean rust epidemics with empirical rainfall models.

Phytopathology, St Paul, v.96, p.797-803, 2006.

DUDLEY, J. W. Quantitative genetics and plant breeding. **Advances in Agronomy**, New York, v.59, p.1-23, 1997.

EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Tecnologias de produção de soja**: Paraná 2007. Londrina: Embrapa Soja, 2006. 217p.

ESPÓSITO E.; AZEVEDO, J. L. **Fungos**: uma introdução à biologia, bioquímica e biotecnologia. Caxias do Sul: EDUCS, 2004. 510p.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. **Introduction to quantitative genetics**. Malaysia: Longman, 1996. 463p.

FREIRE, M. C. M. **História evolutiva de *Phakopsora pachyrhizi* no Brasil com base em seqüências de nucleotídeos da região espaçadora interna do DNA ribossomal nuclear**. 2007. 64p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

FUJIMARA, Y.; YAMAOKA, U.; KAKISHIMA, M.; KATSUYA, K. Identification of pathogenic races of *Phakopsora pachyrhizi* on soybean and Kudzu. **Annals of the Phytopathological Society of Japan**, Tóquio, v.64, p.362-363, 1998.

FURTADO, G. Q. **Ferrugem asiática da soja**: métodos de preservação dos urediniósporos e fatores relacionados à infecção do hospedeiro. 2007. 80p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

GARDNER, C. O.; EBERHART, S. A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, Washington, v.22, p.439-452, 1996.

GODOY, C. V.; CANTERI, M. G. Efeitos protetor, curativo e erradicante de fungicidas no controle da ferrugem da soja causada por *Phakopsora pachyrhizi*, em casa de vegetação. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.29, n.1, p.97-101, jan./fev. 2004.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biology Science**, v. 9, p. 463-493, 1956.

HARTMAN, G. L.; MILES, M. R.; FREDERICK, R. D. Soybean rust: historical significance and U.S. perspective. In: CONGRESSO DE AAPRESIDE, 12., 2004, Urbana. **Proceedings...** Urbana: Aapresid, 2004. p. 245-250.

HARTMAN, G. L.; WANG, T. C.; SHANMUGASUNDARAM, S. Soybean rust research: progress and future prospects. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 5., 1994, Chiang Mai. **Proceedings...** Bangkok: Banpot Napompeth, 1997. p.180-186.

JACQUARD, A. Heritability: one word, three concepts. **Biometrics**, Washington, v. 39, n. 2, p. 465-477, 1983.

JINKS, J. L.; HAYMAN, B. I. The analysis of diallel crosses. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**, v.27, p.48-54, 1953.

JINKS, J. L.; POONI, H. S. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. **Heredity**, Hampshire, v. 36, p. 243-246, 1976.

KATO, M.; YORINORI, J. T. Variabilidade patogênica da *Phakopsora pachyrhizi* no Brasil. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 28., 2006, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja/Fundação Meridional/Fundação Triângulo, 2006. p.147-149.

KEARSEY, M. J.; POONI, H. S. **The genetic analysis of quantitative traits**. Oxford: Chapman and Hall, 1996. 381p.

KOCH, E.; EBRAHIM-NESBA, T.; HOPPE, H. H. Light and electron microscopic studies on the development of soybean rust (*Phakopsora pachyrhizi* Syd.) in susceptible soybean leaves. **Phytopathologische Zeitschrift**, Berlin, v.106, p.302-320, 1983.

LAPERUTA, L. Di C.; ARIAS, C. A. A.; RIBEIRO, A. S.; RACHID, B. F.; PIEROZZI, P. H.; TOLEDO, J. F. F.; PÍPOLO, A. E.; CARNEIRO, G. E. S. New genes conferring resistance to Asian soybean rust: allelic testing for the *Rpp2* and *Rpp4* loci. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1741-1747, dez. 2008.

LEVY, C. Epidemiology and chemical control of soybean rust in Southern Africa. **Plant Disease**, St Paul, v.89, p.669-674, 2005.

MAIA, M. C. C.; VELLO, N. A.; ROCHA, M. de M.; PINHEIRO, J. B.; SILVA JÚNIOR, J. F. Adaptabilidade e estabilidade de linhagens experimentais de soja selecionadas para caracteres agronômicos através de método uni-multivariado. **Bragantia**, Campinas, v.65, n.2, p.215-226, 2006.

MALECOT, G. **Les mathematiques de l'heredite**. Paris: Masson, 1948. 63p.

MARCHETTI, M. A.; MELCHING, J. S.; BROMFIELD, D. R. The effects of temperature and dew period on germination and infection by uredospores of *Phakopsora pachyrhizi*. **Phytopathology**, Lancaster, v. 66, p. 461-463, 1976.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**. 3.ed. London: Chapman and Hall, 1982. 382p.

McLEAN, R. J.; BYTH, D. E. Resistance of soybean to rust in Australia. **Australian Plant Pathology Society Newsletter**, Sydney, v. 5, p. 34-36, 1976.

MELCHING, J. S.; DOWLER, W. M.; KOOGLE, D. L.; ROYER, M. H. Effect of plant age on susceptibility of soybean to soybean rust. **Canadian Journal of Plant Pathology**, Ontario, v.10, n.10, p. 30-35, 1988.

MELCHING, J. S.; DOWLER, W. M.; KOOGLE, D. L.; ROYER, M. H. Effect of duration frequency and temperature of leaf wetness periods on soybean rust. **Plant Disease**, St. Paul, v.73, n.2, p.117-122, 1989.

MELO, C. L. P. **Melhoramento de feijão do tipo carioca**: avaliação de populações segregantes e uso de marcadores moleculares visando resistência a patógenos. 2006. 120 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

MILES, M.; HARTMAN, G.; FREDRICK, R. Update on sources of host resistance. In: NATIONAL SOYBEAN RUST SYMPOSIUM, 1, 2005. **Proceedings...** Nashville: University of Illinois at Urbana-Champaign, 2005.

MIRANDA, Z. F. S.; ARIAS, C. A. A.; TOLEDO, J. F. F.; OLIVEIRA, M. F. Soybean seed oil content: genetic control under different photoperiods. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 21, n. 3, p. 387-394, Sept. 1998.

MORCELI, T. G. S.; TREVISOLI, S. H. U.; MORCELI JUNIOR, A. A.; KIIHL, R. A. S.; CALVO, E. S.; DI MAURO, A. O.; GARCIA, A. Identificação e validação de marcadores microssatélites ligados ao gene *Rpp5* de resistência à ferrugem asiática da soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n.11, p.1525-1531, nov. 2008.

MRODE, R. A. **Linear models for the prediction of animal breeding values**. Guildford: Biddles, 1996. 184 p.

NAVARINI, L.; DALLAGNOL, L. J.; BALARDIN, R. S.; MOREIRA, M. T.; MENEGHETTI, R. C.; MADOLOSSO, M. G. Controle químico da ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi* Sydow) na cultura da soja. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v.33, n.2, p.182-186, 2007.

NIJTI, V. N.; JOHNSON, J. E.; TORTO, T. A.; GRAY, L. E.; LIGHTFOOD, D. A. Inoculum rate influences selection for field resistance to soybean sudden death syndrome in the greenhouse. **Crop Science**, Madison v. 41, p. 1726-1731, Nov./Dec. 2001.

OLIVEIRA, A. B.; DUARTE, J. B.; PINHEIRO, J. B. Emprego da análise AMMI na avaliação da estabilidade produtiva em soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 3, p. 357-364, mar. 2003.

OLIVEIRA, L. B.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; FERREIRA, D. F. Alternative procedures for parent choice in a breeding program for the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) **Brazilian Journal of Genitics**, Ribeirão Preto, v. 19, n. 4, p. 611-615, 1996.

OLIVEIRA, M. F. **Análise e previsão do potencial genético de um cruzamento de soja usando vários delineamentos em três épocas de semeadura**. 1994. 130 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

PATEL, J. A.; SHUKLA, M. R.; DOSHI, K.M.; PATEL, B. R.; PATEL, S. A. Combining ability analysis for green fruit yield and components in Chilli (*Capsicum annuum* L.). **Capsicum and Eggplant Newsletter**, Gugliasco, n.17, p. 34-37, 1998.

PIEROZZI, P. H. B. **Controle genético da resistência da soja à ferrugem asiática: avaliações de severidade em campo experimental**. 2007. 142 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

PIEROZZI, P. H. B.; RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; LAPERUTA, L. C.; RACHID, B. F.; LIMA, W. F.; ARIAS, C. A. A.; OLIVEIRA, M. F.; TOLEDO, J. F. F. New soybean (*Glycine max* Fabales, Fabaceae) sources of qualitative genetic resistance to Asian soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* (Uredinales, Phakopsoraceae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 2, p. 505-511, 2008.

PIEPHO, H. P.; MOHRING, J.; MELCHINGER, A. E. Empirical best linear unbiased prediction in cultivar trials using factor analytic variance-covariance structures. **Theoretical Applied Genetics**, Berlin, v. 97, p. 195–201, 2008.

PLOPER, L. D.; GONZÁLEZ, V.; GÁLVEZ, M. R.; RAMALHO, M. V.; ZAMORANO, M. A.; GARCÍA, G.; CASTAGNARO, A. P. Detection of soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* in Northwestern Argentina. **Plant Disease**, St. Paul, v. 89, p.774, Apr. 2005.

PRADO, L. C. **Estratégias de seleção em soja com base na avaliação em vários anos**. 1999. 92p. Tese (Doutorado em Agronomia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

RACHID, B. F. **Teste de alelismo em soja visando a obtenção de novos genes de resistência para ferrugem asiática**. 2008. 83p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2.ed. Lavras: UFLA, 2005. 326 p.

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

RASMUSSEN, D. C.; PHILLIPS, R. L. Plant breeding progress and genetic diversity from de novo variation and elevated epistasis. **Crop Science**, Madison, v.37, n. 2, p. 303-310, Mar./Apr. 1997.

REIS, E. F. **Ganhos preditos e realizados, por diferentes estratégias de seleção, em populações de soja (*Glycine Max* (L.) Merrill)**. 2000. 120p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

RESENDE, M. D. V. **Genética, biométrica e estatística: no melhoramento de plantas perenes**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2002. 975 p.

- RESENDE, M. D. V.; PEREZ, J. R. H. Melhoramento animal: predição de valores genéticos pelo modelo animal-BLUP em bovinos de leite, bovinos de corte, ovinos e suínos. **Archives of Veterinary Science**,4(1):17-29, 1999.
- RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; RACHID, B. F.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; SOARES, R. M.; GODOY, C. V. Genetic control of Asian rust in soybean. **Euphytica**, Berlin, v.157, p.15-25, Mar. 2007.
- RIBEIRO, A. S.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; GODOY, C. V.; SOARES, R. M.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; GONÇALVES-VIDIGAL, M. C.; OLIVEIRA, M. F. Genetic control of soybean (*Glycine max*) yield in the absence and presence of the Asian rust fungus (*Phakopsora pachyrhizi*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 1, p. 98-105, Aug. 2008.
- ROCHA, M. M.; VELLO, N. A. Interação genótipos e locais para rendimento de grãos de linhagens de soja com diferentes ciclos de maturação. **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 1, p. 69-81, 1999.
- ROCHA, M. M.; VELLO, N. A.; MAIA, M. C. C.; LOPES, A. C. A. Magnitude da interação genótipos x ambientes para o caráter teor de óleo em linhagens de soja. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas**, Campina Grande, v. 6, n. 3, p. 617-625, 2002.
- RODRÍGUEZ, A. C.; RIOS, J. A.; HERNÁNDEZ, J. R. First report of Asian soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* from Mexico. **Plant Disease**, St. Paul, v.90, n.9, p.1260, 2006.
- ROSSI, R. L. First report of *Phakopsora pachyrhizi*, the casual organism of soybean rust in the province of Misiones, Argentina. **Plant Disease**, St. Paul, v.87, n.1, p.102, 2003.
- ROWE, K. E.; ALEXANDER, W. L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling test. **Crop Science**, Madison, v. 20, n. 1, p. 109-110, Jan./Feb. 1980.
- SCHNEIDER, R. W.; HOLLIER, C. A.; WHITAM, H. K. First report of soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* in the Continental United States. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 89, n. 7, p. 774, 2005.

SILVA, L. H. C. P.; CAMPOS, H. D.; SILVA, J. R. C. Medidas de controle para o manejo da ferrugem asiática da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 4., 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. p.109-113.

SOUZA, E. A.; RAMALHO, M. A. P. Estimates of genetic and phenotypic variance of some traits of dry bean using a segregant population from the cross Jalo x Small White. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto, v. 18, n. 1, p. 87-91, 1995.

STEWART, S.; GUILLIN, E. A.; DÍAZ, L. First report of soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* in Uruguay. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 89, n. 8, p. 909, 2005.

TOLEDO, J. F. F. Predicting the inbreeding and the outcrossing potential of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] varieties. **Brazilian Journal Genetics**, Ribeirão Preto, v. 10, p. 543-558, 1987.

TOLEDO, J. F. F. de. Quantitative genetics in soybean breeding. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 4., 1989, Buenos Aires. **Proceedings...** Buenos Aires: AASoja, 1989. p. 909-914.

TOLEDO, J. F. F. **Soybean breeding in Brazil for rust resistance**. St. Louis: Missouri, 2006.

TOLEDO, J. F. F. de; CARVALHO, C. G. P.; ARIAS, C. A. A.; ALMEIDA, L. A.; BROGIN, R. L.; OLIVEIRA, M. F.; MOREIRA, J. U. V.; RIBEIRO, A. S.; HIROMOTO, D. M. Genotype and environment interaction on soybean yield in Mato Grosso State, Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 5, p. 785-791, maio 2006.

TSCHANZ, A. T. **Soybean rust epidemiology**: final report. Shanhua: AVRDC, 1984. 157p.

TSCHANZ, A. T.; WANG, T. C. Soybean rust development and apparent infection rates at five locations in Taiwan. **Protection Ecology**, Taiwan, v. 2, p. 247-250, 1980.

TRILLER, C. **Previsão do potencial genético de cruzamentos em soja pela geração F₃**. 1994. 152 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

TRILLER, C.; TOLEDO, J. F. F. Using the F₃ generation for predicting the breeding potential of soybean crosses. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v.19, n. 2, p. 289-294, 1996.

UNFRIED, J. R. **Estratégias para seleção de linhagens experimentais de soja para tolerância à ferrugem e associações com outras doenças**. 2007. 220 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

VELLO, N. A.; BROGIN, R. L.; ARIAS C. A. A. Estratégias de melhoramento para o controle da ferrugem da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA-MERCOSOJA: perspectivas do agronegócio da soja, 2., 2002, Foz do Iguaçu. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2002. p.188-196. (Embrapa Soja. Documentos, 180).

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G. P. (Ed.). **Melhoramento e produção de milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. v.1, p.137-214.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Revista Brasileira de Genética, 1992. 496 p.

XU, B.; ZHEN, H.; LU, Q.; ZHAO, S. Three new evidences of the original area of soybean. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 4., 1989, Buenos Aires. **Proceedings...** Buenos Aires: AASOJA, 1989. p. 123-130.

YAMANDA, K.; YAMAOKA, Y.; KAKISHIMA, M.; KATSUYA, K.; HAGIWARA, H. Identification of races of soybean rust, *Phakopsora pachyrhizi*, no Japão. **Annals of Phitopathological Society Japan**, Toquio, v.62, p.271, 1996.

YAMAOKA, Y.; FUJIWARA, Y.; KAKISHIMA, M.; KATSUYA, K.; YAMADA, K.; HAGIWARA, H. Pathogenic races of *Phakopsora pachyrhizi* on soybean and wild host plants collected in Japan. **Journal of General Plant Pathology**, Tóquio, v. 68, p. 52-56, 2002.

YORINORI, J. T.; NUNES JUNIOR, J. Soybean germplasm with resistance and tolerance to “Aria” rust and screening methods. In: SOUTH AMERICAN WORKSHOP ON SOYBEAN RUST, 2, 2006, Londrina. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2006. p.13.

YORINORI, J. T.; NUNES JUNIOR, J.; GODOY, C. V.; LAZZAROTTO, J. J. Situação da ferrugem asiática no Brasil, safra 2003/2004. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 26., 2004, Ribeirão Preto. **Resumos...** Londrina: EMBRAPA Soja. 2004. p. 134-135. (Documentos / EMBRAPA Soja, 234).

YORINORI, J. T.; PAIVA, W.M.; FREDERICK, R.D.; COSTAMILAN, L. M.; BERTAGNOLLI, P. F.; HARTMAN, G. E.; GODOY, C. V.; NUNES Jr, J. Epidemics of soybean rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in Brazil and Paraguay from 2001 to 2003. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 89, n. 6, p. 675-677, 2005.

YORINORI, J. T.; PAIVA, W. M.; FREDERICK, R. D.; FERNANDEZ, P. F. T. Ferrugem da soja (*Phakopsora pachyrhizi*) no Brasil e no Paraguai, nas safras 2000/01 e 2001/02. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3, 2002, Foz do Iguaçu. **Anais...** Londrina: Embrapa-Soja, 2002. p. 94.

WRIGHT, S. Systems of mating. **Genetics**, Baltimore, v. 6, p. 111-178, 1921.

ZAMBENEDETTI, E. B. **Preservação de *Phakopsora pachyrhizi* Sydow; Sydow e aspectos epidemiológicos e ultra-estruturais da sua interação com a soja (*Glycine Max* (L.) Merrill).** 2005. 92p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Universidade Federal de Lavras, Lavras.

ZAMBENEDETTI-MAGNANI, E.B.; ALVES, E.; ARAÚJO, D.V. Eventos dos processos de pré-penetração, penetração e colonização de *Phakopsora pachyrhizi* em folíolos de soja. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 32, p. 156-160, 2007.

ZAMBOLIM, L.; CASA, R.T.; REIS, E.M. Sistema plantio direto e doenças em plantas. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 25, p. 585-595, 2000.

CAPÍTULO 2

IMPLICAÇÕES DA INTERAÇÃO GENÓTIPOS X AMBIENTES NO CONTROLE GENÉTICO DA RESISTÊNCIA À FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA

RESUMO

Com o objetivo de identificar genitores resistentes à ferrugem da soja, obter informações do controle genético da resistência ao patógeno e verificar se as estimativas da capacidade combinatória interagem com o ambiente (ano ou época de avaliação), foram realizadas duas avaliações quanto à severidade da ferrugem da soja em plantas individuais (genitores e populações F₂ e F₃) em 2006/07 e 2007/08, no campo experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR. Concluiu-se que há predominância de efeitos aditivos no controle genético da resistência à ferrugem da soja e a interação das populações segregantes com os ambientes, embora significativas, não altera as estimativas dos parâmetros genéticos, indicando que estimativas obtidas em um ano e uma avaliação podem ser extrapoladas. A linhagem BR01-18437 confirmou a sua resistência, obtendo, ainda, alta estimativa da CGC, devendo ser utilizada se o objetivo for a resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

Palavras-chave: *Glycine max*, *Phakopsora pachyrhizi*, capacidade geral de combinação e capacidade específica de combinação.

ABSTRACT

The objective of this study was to identify rust resistant soybean lines and cultivars to use as parents in breeding programs, obtain information on the genetic control of resistance to the pathogen and verify whether the GCA – general and SCA – specific estimates of the combining ability interact with the environment (year and/or time of assessment). Two rust severity assessments were carried out on soybean individual plants of the parental, F₂ and F₃ populations in 2006/07 and 2007/08, in the experimental field at Embrapa Soybean, Londrina, PR. The main conclusion was that additive effects predominated in the genetic control of soybean resistance to rust and that the interaction of the segregant populations with the environments, although significant, do not alter the genetic parameter (GCA and SCA) estimates, indicating that estimates obtained in one year and one assessment can be extrapolated to others. Inbred line ‘BR01-18437’ is resistant to rust and showed high GCA effects. It should be used as parent if the objective is to breed for resistance to *Phakopsora pachyrhizi*.

Index terms: *Glycine max*, *Phakopsora pachyrhizi*, general combining ability, specific combining ability.

1 INTRODUÇÃO

A ferrugem-asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* H. Sydow & P. Syd., é um dos principais problemas da sojicultura brasileira, tendo sido relatada, pela primeira vez, na safra de 2000/01 (Yorinori et al., 2002). Desde então, a sua disseminação foi rápida, provocando redução expressiva na produtividade de grãos.

O método de controle até então utilizado tem sido o uso de fungicidas, que incrementa o custo de produção. Por esta razão, têm se intensificado as pesquisas visando à obtenção de cultivares resistentes. Tem-se utilizado linhagens contendo genes cujo alelo dominante é responsável pela resistência (Arias et al., 2007), que estão sendo incorporados em linhagens adaptadas visando à resistência no germoplasma brasileiro. Essa estratégia pode ser de baixa eficiência, pois o patógeno tem muita variabilidade patogênica e rapidamente ocorre a seleção de patótipos, cujos alelos disponíveis nem sempre são resistentes. Por essa razão, espera-se que a resistência poligênica possa ser mais efetiva para a maioria das raças, reduzindo a taxa de progresso da doença.

Ter informações a respeito do controle genético desse tipo de resistência é de grande importância e alguns relatos já estão disponíveis (Ribeiro et al., 2007; Arias, et al., 2007). Contudo, há a necessidade de verificar se as estimativas dos parâmetros genéticos variam com os ambientes. Como essas informações não estão disponíveis no Brasil, o presente trabalho foi realizado visando, a partir de cruzamentos dialélicos, identificar genitores resistentes à ferrugem da soja, obter informações a respeito do controle genético da resistência à ferrugem da soja e também verificar se as estimativas da capacidade combinatória interagem com o ambiente (ano ou época de avaliação).

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na fazenda experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR, localizada na latitude 23°23' S, em Latossolo Roxo Eutrófico, clima temperado subquente e subúmido, com temperaturas anuais variando de entre 11° 29°C.

As linhagens/cultivares de soja BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 e Embrapa 48, utilizadas como genitores, foram obtidas no banco ativo de germoplasma da Embrapa Soja, escolhidas de acordo com estudos prévios, que demonstraram respostas diferenciadas à ferrugem da soja. Essas linhagens foram derivadas das cultivares comerciais por descendência de uma única planta. Cada linha pura foi previamente multiplicada para gerar o material usado em cruzamento e nos experimentos. Os cruzamentos foram realizados em dezembro de 2004, obedecendo ao esquema de dialelos completos, sem recíprocos, em casa de vegetação, obtendo-se as sementes F_1 das 10 populações. Posteriormente, realizaram-se o avanço das gerações F_1 e F_2 e a multiplicação dos genitores, no período de outono-inverno de 2005 e 2006.

Nos anos agrícolas 2006/2007 e 2007/08, foram avaliados os genitores e as populações da geração F_2 e F_3 , sob condições de campo, totalizando 25 tratamentos, em delineamento inteiramente casualizado. O número de repetições foi de 50 por genitor, 160 por população F_2 e 200 por população F_3 . As parcelas foram constituídas de uma cova com uma planta, com espaçamento de 0,20 e 1,50m, entre plantas e entre as linhas úteis, respectivamente. Entre as linhas úteis foram semeadas duas linhas de bordadura com sementes remanescentes do experimento para garantir a presença de inóculo da doença e para manter a população de plantas, por área, semelhante à recomendada para o plantio da cultura. A densidade populacional foi de 250.000 plantas/ha, garantindo, assim, um nível de competição homogênea para as plantas das parcelas (covas) úteis.

As condições do experimento foram aquelas comuns à cultura da soja (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa, 2006). Também foram realizadas capinas frequentes, aplicação de inseticidas, quando necessário e irrigações suplementares para garantir a reprodução do patógeno, pois umidade abundante favorece eficiente infecção, conduzindo um estabelecimento inicial com sucesso e rápido progresso da doença (Del Ponte et al., 2006).

A inoculação do patógeno foi realizada nas bordaduras, utilizando-se o isolado mais agressivo, proveniente do Mato Grosso, mantido em casa de vegetação em plantas de soja da cultivar BRS Bacuri. O procedimento para o preparo do inóculo foi o mesmo realizado por Ribeiro et al. (2008).

Foi avaliada a severidade da doença, obtida por meio da escala diagramática proposta por Canteri & Godoy (2003), que considera a porcentagem do tecido foliar infectado. A primeira avaliação foi realizada aos 30 dias após a detecção do patógeno nas parcelas úteis (30 DAD). Sete dias depois, o processo foi repetido (37 DAD). As avaliações foram realizadas no 11º trifólio de cada planta e o florescimento já havia se iniciado.

Com as informações obtidas nos dois anos e nas duas épocas de avaliação dos 25 tratamentos, foi realizada a análise conjunta, com dados transformados $(\arcsen\sqrt{x/100})$, utilizando o seguinte modelo: $Y_{ijkl} = m + t_i + a_j + p_k + (ta)_{ij} + (tp)_{ik} + (ap)_{jk} + (tap)_{ijk} + \bar{e}_{ijkl}$, em que: Y_{ijkl} : observação do tratamento i no ano agrícola j na época de avaliação k na repetição l ; m : média geral; t_i : efeito do tratamento i ($i = 1, 2, \dots, 25$); a_j : efeito do ano j ($j = 1, 2$); p_k : efeito da época de avaliação k ($k = 1, 2$); $(ta)_{ij}$: efeito da interação dos tratamentos com os anos; $(tp)_{ik}$: efeito da interação dos tratamentos com as épocas de avaliação; $(ap)_{jk}$: efeito da interação dos anos com as épocas de avaliação; $(tap)_{ijk}$: efeito da interação tripla entre os tratamentos, os anos e as épocas de avaliação e \bar{e}_{ijkl} : erro médio associado às estimativas das médias

obtidas. Com os dados médios, foi realizada a análise dialética utilizando-se o método IV de Griffing (1956) e o teste Scott e Knott (1974) foi utilizado para a comparação das médias. As análises foram efetuadas por meio dos programas computacionais SAS (1999) e Genes (Cruz, 2001).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As análises de variâncias individuais (apêndice), envolvendo as gerações F₂ e F₃, dentro de cada ano e em cada época de avaliação, detectaram diferenças significativas ($P \leq 0,01$) entre pais e entre as populações segregantes. Na análise dialélica constatou-se diferença significativa em todos os ambientes para a capacidade geral de combinação (CGC). Já para a capacidade específica de combinação (CEC), o teste F não foi significativo em nenhuma das gerações, ano ou época de avaliação.

Na análise de variância conjunta (Tabela 1), considerando os tratamentos nos dois anos e nas duas épocas de avaliação, a precisão experimental avaliada pelo coeficiente de variação (CV) pode ser considerada boa, já que as avaliações de severidade do patógeno são realizadas visualmente e em plantas individuais. A estimativa do CV encontrada foi de magnitude semelhante à obtida em outros experimentos de avaliação de patógeno (Furtado, 2007; Koga et al., 2007).

Constatou-se diferença significativa ($P \leq 0,01$) entre os anos (Tabela 1). Verifica-se no gráfico da Figura 1 que, no ano agrícola 2006/07, a incidência do patógeno foi superior a 2007/08, estando mais de 40% da área foliar infectada aos 30 DAD. Sabe-se que alguns fatores ambientais têm influência decisiva para explicar a maior e a menor agressividade do patógeno. Molhamento foliar prolongado (10 h/dia), temperatura noturna entre 18° e 24°C e chuvas frequentes são condições determinantes para o estabelecimento da doença (Navarini et al., 2007). Esses fatores são prevalentes nas regiões de cultivo da soja no Brasil. A precipitação parece ser o fator chave que influencia a severidade da doença, pois prolonga o período de molhamento foliar pelo orvalho, promovendo a germinação dos esporos depositados, abaixando a temperatura no interior do dossel e até liberando os esporos por turbulência, pois os uredósporos do fungo

tendem a permanecer juntos, não sendo facilmente liberados pela ação do vento (Del Ponte et al., 2006; Bergamim Filho, 2006).

Como era esperado, quanto às épocas de avaliação, também foi encontrada diferença significativa ($P \leq 0,01$) (Tabela 1). O incremento médio na área foliar infectada pelo patógeno aos 37 DAD (60,9%) foi de 74% da estimativa, aos 30 DAD (35%). Esse fato mostra que as condições ambientais para a ocorrência da doença foram favoráveis e o incremento diário na severidade foi de 3,7%. Em experimento semelhante, conduzido em 2004/05, o aumento da incidência do patógeno, em um intervalo de 22 dias, foi de 390%, com um incremento diário de 2,5% (Ribeiro et al., 2007).

Foi evidenciado também que, já aos 30 DAD, foi possível discriminar os genótipos, corroborando com Ribeiro et al. (2007), que apontam a melhor época de avaliação da severidade da ferrugem a partir dos 30 DAD. Isso tem consequências importantes, pois avaliações antes do período proposto podem prover estimativas fidedignas para um trabalho desta natureza.

A interação anos x épocas de avaliação foi significativa ($P \leq 0,01$) (Tabela 1). Contudo, não houve alteração na classificação das épocas de avaliação, em função do ano, como pode ser observado no gráfico da figura 1.

Para uma pesquisa desta natureza é importante que ocorra diferença significativa entre os tratamentos avaliados e tal fato foi constatado (Tabela 1). Na decomposição da fonte de variação tratamento, verificaram-se diferenças significativas ($P \leq 0,01$) tanto entre pais como entre populações F_2 e F_3 . Constatou-se, independentemente do ano e da época de avaliação (Tabela 2), que a linhagem BR01-18437 foi a mais resistente, com a menor percentagem da área foliar infectada. Isso era esperado, pois ela possui um alelo recessivo que confere reação de hipersensibilidade à ferrugem (resistência), favorecendo a menor severidade da doença, já que essas lesões tendem a produzir um número menor de urédias com menor produção de esporos (Pierozzi et al., 2008; Calvo

et al., 2007). Já a cultivar BRS 184 foi a mais suscetível. No entanto, em estudos anteriores, ela teve baixas severidades aos 7 DAD e, posteriormente (39 DAD), não teve o mesmo comportamento, evidenciando que a resistência pode variar com o tempo (Ribeiro et al., 2007).

As porcentagens médias da severidade à ferrugem nas populações segregantes encontram-se na Tabela 3. Nas populações com menor incidência do patógeno, o parental BR01-18437 sempre esteve presente, indicando sua contribuição para a redução da doença. A porcentagem média, considerando todos os ambientes, para todas as populações na geração F₂ (48,5%), foi muito semelhante à da geração F₃ (47,6%) (Tabela 3). Esses resultados possibilitam deduzir que não ocorreu depressão por endogamia e, portanto, a presença de dominância e/ou epistasia, na manifestação da resistência a esse patógeno, é de menor importância.

Na decomposição da soma de quadrados (SQ) das populações, de acordo com o método IV de Griffing (1956), constatou-se, independente do ano e da época de avaliação, que tanto a capacidade geral de combinação (CGC) como a capacidade específica de combinação (CEC) foram significativas ($P \leq 0,01$) (Tabela 1). Contudo, verificou-se, na geração F₂, que a CGC explicou 99,5% da SQ de populações. Já na geração F₃ esse valor foi de 96,1%, evidenciando que a CGC foi mais importante que a CEC para explicar a variação total observada. Considerando um loco, a estimativa da CGC contém $(p_i - \bar{p})[a + (1 - 2t)d]$, em que: p_i é a frequência do alelo favorável no genitor i ; \bar{p} é a frequência alélica média; t é a frequência alélica média dos testadores, isto é, a frequência alélica média dos genitores, exceto do genitor de ordem i ; a é o desvio dos homozigotos em relação à média e d é o desvio dos heterozigotos em relação à média. Na ausência de dominância ($d = 0$), a CGC será função apenas da diferença entre as frequências alélicas dos genitores (Vencovsky, 1987).

Também na ausência completa de dominância, a média explica toda a variação devido à capacidade de combinação (Oliveira et al., 1996).

Já a CEC (s_{ij}) dos genitores de ordem i e j , considerando um loco, é fornecida pela expressão $2[(\bar{p} - p_i)(r_j - \bar{r})d]$, em que \bar{p} , p_i e d já foram descritos e r_j e \bar{r} têm o mesmo significado do p_i e \bar{p} para o outro genitor. A estimativa de s_{ij} depende da divergência entre os pais e da presença de dominância (Vencovsky, 1987). Como os genitores foram divergentes para o caráter em questão, pode-se inferir que a pequena contribuição da CEC para a variação entre as populações seja devido à menor contribuição dos efeitos de dominância (d próximo de zero) para a expressão do caráter.

As estimativas da CGC e CEC obtidas das populações F_2 e F_3 na média dos ambientes estão apresentadas na Tabela 4. Valores negativos de g_i indicam que o genitor contribuiu para reduzir a severidade do patógeno nos cruzamentos de que participa (Cruz et al., 2004), sendo interessante que os genitores possuam estimativas de g_i negativas e altas. Isso ocorreu com o genitor BR01-18437, que contribuiu para reduzir a severidade da doença na média dos cruzamentos de que participa. Já a cultivar BRS 184 apresentou as maiores estimativas positivas de g_i , sendo o genitor que mais contribuiu para incrementar a suscetibilidade ao patógeno nos cruzamentos de que participa. Quanto aos efeitos da CEC, foram sempre em pequena magnitude, indicando que os híbridos tiveram o comportamento esperado com base apenas na CGC, sendo um indicativo que o caráter tem menor influência da presença de dominância.

O contraste genitores “versus” populações foi significativo ($P \leq 0,01$) (Tabela 1), indicando que a média dos genitores diferiu das populações, independente do ambiente. Essa diferença significativa pode ser atribuída à presença de dominância e/ou epistasia (Bernardo, 2002). Contudo, observando-se a média total dos genitores e das populações F_2 e F_3 , nas Tabelas 2 e 3, respectivamente, verifica-se que a média das populações (48,05%) foi apenas

0,9% superior à média dos genitores (47,15%). Assim, se houve depressão por endogamia, essa foi de pequena magnitude e, como já comentado, a dominância não foi importante na manifestação do caráter.

O objetivo principal desta pesquisa é o de verificar se as estimativas dos parâmetros genéticos da capacidade de combinação variavam entre os anos e as épocas de avaliação. Como ocorreu diferença significativa tanto entre os genótipos como os fatores ambientais (anos e época de avaliação), essa é uma condição favorável para argumentar a respeito da existência ou não de interação. Verificou-se que as estimativas da CEC não apresentaram interação significativa ($P \leq 0,01$) com anos e nem com as épocas de avaliação. Contudo, as interações envolvendo a CGC foram significativas ($P \leq 0,01$) em todos os casos (Tabela 1).

Embora a interação CGC com anos e com épocas de avaliação tenham sido significativas, as estimativas relativas de g_i variaram pouco entre os ambientes (Tabela 5). O genitor BR01-18437 foi sempre o que mais contribuiu para a redução da severidade da ferrugem nos cruzamentos de que participou e a cultivar BRS 184, na maioria dos casos, foi a que mais contribuiu para a suscetibilidade, com g_i positivo e alto. Para os demais genitores, as flutuações nas estimativas de g_i foram pouco expressivas. Isso permite concluir que, em experimentos da mesma natureza, é possível estimar os parâmetros que avaliam a capacidade combinatória em apenas um ano e uma época de avaliação (preferencialmente 30 DAD), para se ter informações que possam ser extrapoladas e, ainda, seriam suficientes para a escolha dos parentais em programas de hibridação visando à resistência à ferrugem. Tal fato contrasta com o observado em outros caracteres em soja, como produtividade e dias para maturação, havendo grande inconsistência para as estimativas de diversos parâmetros devido às interações entre os genótipos e os ambientes (Rossmann, 2001; Lopes et al., 2001).

Depreende-se que, no controle genético da porcentagem da área foliar infectada pela ferrugem da soja, o efeito de dominância e/ou epistasia tem menor importância do que os efeitos aditivos. Há outros relatos na literatura que corroboram esses resultados de que a dominância não deve ser expressiva no controle da ferrugem de soja (Ribeiro et al., 2007; Arias et al., 2007). Para várias outras doenças de soja, tais como a mancha olho-de-rã, cujo agente causal é a *Cercospora sojina*, também foi identificada superioridade da CGC sobre a CEC (Gravina et al., 2003). O mesmo também acontece com vários outros caracteres de importância agrônômica em soja (Cho & Scott, 2000).

TABELA 1 Análise de variância conjunta da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos nas avaliações dos genitores e populações F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR (Dados transformados: $(\arcsen\sqrt{x/100})$).

FV	GL	QM	P
Ano	1	509036,03	<0,0001
Avaliação	1	1145319,36	<0,0001
Ano x Avaliação	1	2085,29	0,0002
Erro a – (Repetição/Ano x avaliação)	796	134,94	
Tratamento	24	3460,90	<0,0001
Pais	4	3471,13	<0,0001
F2	9	4237,56	<0,0001
CGC	4	9488,80	<0,0001
CEC	5	379,39	0,0093
F3	9	3197,86	<0,0001
CGC	4	6915,34	<0,0001
CEC	5	428,53	0,0043
Pais vs F2	1	31038,97	<0,0001
Pais vs F3	1	40396,28	<0,0001
Tratamento x Ano	24	358,64	<0,0001
Pais x Ano	4	577,38	0,0013
F2 x Ano	9	337,20	0,0039
CGC x Ano	4	679,57	0,0004
CEC x Ano	5	27,15	0,9530
F3 x Ano	9	269,20	0,0208
CGC x Ano	4	356,13	0,0213
CEC x Ano	5	200,40	0,1505
Pais vs F2 x Ano	1	3263,05	<0,0001
Pais vs F3 x Ano	1	3875,09	<0,0001
Tratamento x Avaliação	24	322,56	<0,0001
Pais x Avaliação	4	272,07	0,0658
F2 x Avaliação	9	335,95	0,0040
CGC x Avaliação	4	658,65	0,0005
CEC x Avaliação	5	103,05	0,5284
F3 x Avaliação	9	378,51	0,0015
CGC x Avaliação	4	709,58	0,0003
CEC x Avaliação	5	114,02	0,5321
Pais vs F2 x Avaliação	1	3629,50	<0,0001
Pais vs F3 x Avaliação	1	3246,43	<0,0001
Tratamento x Ano x Avaliação	24	188,38	0,0491
Pais x Ano x Avaliação	4	122,78	0,5881
F2 x Ano x Avaliação	9	261,71	0,0249
F3 x Ano x Avaliação	9	144,15	0,3131
Pais vs F2 x Ano x Avaliação	1	1674,62	0,0005
Pais vs F3 x Ano x Avaliação	1	2732,69	<0,0001
Erro médio – (Tratamento x Ano x Avaliação x Repetição/Ano)	13810	123,89	
CV (%)		25,13	

FIGURA 1 Severidade média da ferrugem da soja. Dados obtidos nas avaliações com genitores e população F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR.

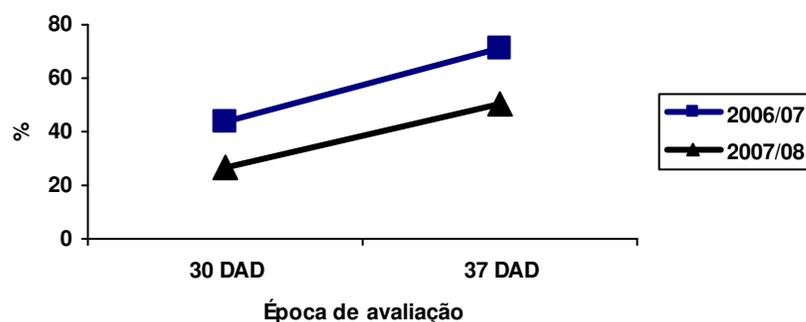


TABELA 2 Severidade média da ferrugem da soja. Dados obtidos nas avaliações com genitores, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR.

AVALIAÇÃO \ PAIS	BR01-18437	BRS 184	BRS 231	BRS 232	Embrapa 48	
	30 DAD	2006/07	35,62	50,44	32,12	48,54
	2007/08	24,74	33,14	29,08	31,34	28,90
MÉDIA (30 DAD)		30,18	41,79	30,60	39,94	36,41
37 DAD	2006/07	65,64	81,50	66,65	74,86	68,83
	2007/08	36,51	51,31	46,88	47,66	45,33
MÉDIA (37 DAD)		51,08	66,41	56,77	61,26	57,08
MÉDIA ANUAL						
	2006/07	50,63	65,97	49,39	61,70	56,38
	2007/08	30,63	42,23	37,98	39,50	37,12
MÉDIA/GENITOR		40,63 E	54,10 A	43,69 D	50,60 B	46,75 C
MÉDIA GERAL		47,15				

Médias seguidas pela mesma letra numa mesma linha pertencem ao mesmo grupo, pelo teste de Scott e Knott ($p < 0,05$) (1974).

TABELA 3 Severidade média da ferrugem da soja. Dados obtidos nas avaliações da população F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR.

CRUZAMENTOS	F ₂				MÉDIA	F ₃				MÉDIA
	2006/07		2007/08			2006/07		2007/08		
	30 DAD	37 DAD	30 DAD	37 DAD		37 DAD	30 DAD	37 DAD	37 DAD	
BR01-18437 x BRS 184	39,98 B	69,22 B	24,91 B	48,79 C	49,53	42,40 B	70,31 B	25,43 A	48,04 C	46,55
BR01-18437 x BRS 231	36,81 C	66,93 B	21,02 C	44,34 C	46,06	36,22 D	66,14 C	21,07 C	46,48 C	42,48
BR01-18437 x BRS 232	41,08 B	67,40 B	22,33 C	44,15 C	47,74	39,88 C	67,48 C	23,77 B	45,94 C	44,27
BR01-18437 x Emb 48	42,08 B	71,23 B	22,58 C	45,52 C	48,87	40,50 C	67,45 C	23,61 B	45,51 C	44,27
BRS 184 x BRS 231	46,68 A	75,81 A	27,58 A	60,60 A	56,96	46,55 A	76,45 A	28,34 A	56,39 A	51,93
BRS 184 x BRS 232	46,14 A	71,49 B	27,32 A	56,41 B	55,43	44,54 A	71,59 B	27,69 A	57,89 A	50,43
BRS 184 x Emb 48	48,90 A	75,88 A	27,86 A	57,76 A	56,80	46,73 A	72,86 B	27,65 A	52,10 B	49,84
BRS 231 x BRS 232	44,28 A	73,92 A	27,15 A	53,78 B	53,16	42,49 B	71,26 B	27,37 A	53,71 B	48,71
BRS 231 x Emb 48	47,87 A	74,79 A	27,01 A	53,93 B	54,55	42,56 B	70,81 B	26,98 A	53,15 B	48,38
BRS 232 x Emb 48	48,04 A	74,81 A	28,73 A	53,75 B	55,76	45,64 A	70,21 B	28,70 A	53,45 B	49,50
MÉDIA GERAL					48,47					47,63

Médias seguidas pela mesma letra na mesma coluna pertencem ao mesmo grupo, pelo teste de Scott e Knott ($p < 0,05$) (1974).

TABELA 4 Estimativa da capacidade geral (g_i de F_2 e de F_3) e específica (F_2 - diagonal acima, F_3 diagonal abaixo) de combinação da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos da análise conjunta nas avaliações das populações F_2 e F_3 , aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR. (Dados transformados: $(\arcsen\sqrt{x/100})$).

	BR01-18437	BRS 184	BRS 231	BRS 232	Emb 48	g_i (F_2)	g_i (F_3)
BR01-18437		0,04	-0,74	0,39	0,31	-5,60 A	-2,78 A
BRS 184	0,12		1,09	-0,67	-0,46	2,48 B	1,90 B
BRS 231	-0,72	1,04		-0,11	-0,24	0,58 C	0,22 C
BRS 232	0,10	-0,48	-0,06		0,39	0,43 C	0,58 C
Embrapa 48	0,50	-0,67	-0,26	0,44		2,10 B	0,08 D
		F_2	F_3				
DP (s_{ij})		0,29	0,28	DP (g_i)	0,43	0,21	
DP ($s_{ij} - s_{ik}$)		0,48	0,46	DP ($g_i - g_j$)	0,68	0,33	
DP ($s_{ij} - s_{kl}$)		0,34	0,33				

TABELA 5 Estimativa da capacidade geral e específica de combinação da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos nas avaliações das populações F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/07 e 2007/08, Londrina, PR. (Dados transformados: $(\arcsen\sqrt{x/100})$).

Genitores	F ₂				F ₃			
	2006/07		2007/08		2006/07		2007/08	
	30 DAD	37 DAD	30 DAD	37 DAD	30 DAD	37 DAD	30 DAD	37 DAD
BR01-18437	-3,37 A	-3,51 A	-2,76 A	-5,67 A	-2,34 A	-2,41 A	-2,29 A	-4,07 A
BRS 184	1,02 D	0,68 C	1,23 D	4,08 D	1,87 E	2,26 D	1,11 D	2,35 D
BRS 231	-0,19 B	0,93 C	0,07 B	1,18 C	-0,66 B	0,65 C	-0,26 B	1,13 C
BRS 232	0,52 C	-0,38 B	0,59 BC	-0,19 B	0,30 C	-0,30 B	0,84 CD	1,47 C
Embrapa 48	2,03 E	2,27 D	0,87 CD	0,60 BC	0,83 D	-0,21 B	0,59 C	-0,89 B
DP (G_i)	0,34	0,53	0,34	0,64	0,30	0,48	0,22	0,48
DP (G_i - G_j)	0,53	0,84	0,54	1,01	0,48	0,75	0,34	0,76
BR01-18437 x BRS 184	-0,13	0,35	0,99	-0,46	0,41	-0,07	0,92	-0,46
BR01-18437 x BRS 231	-0,87	-1,24	-0,45	-0,73	-0,88	-1,28	-1,05	0,25
BR01-18437 x BRS 232	0,91	0,31	-0,36	0,48	0,36	0,93	-0,06	-0,93
BR01-18437 x Emb 48	0,08	0,58	-0,18	0,71	0,11	0,43	0,19	1,15
BRS 184 x BRS 231	0,73	1,27	0,09	1,45	1,06	1,78	0,55	0,51
BRS 184 x BRS 232	-0,36	-1,50	-0,58	-0,76	-1,14	-1,20	-0,68	1,18
BRS 184 x Emb 48	-0,24	-0,12	-0,49	-0,23	-0,33	-0,50	-0,79	-1,23
BRS 231 x BRS 232	-0,28	0,81	0,31	0,02	0,19	-0,15	0,33	-0,54
BRS 231 x Emb 48	0,42	-0,84	0,05	-0,74	-0,37	-0,35	0,17	-0,21
BRS 232 x Emb 48	-0,27	0,37	0,63	0,26	0,59	0,43	0,42	0,29
DP (S_{ij})	0,46	0,73	0,47	0,87	0,41	0,65	0,29	0,66
DP (S_{ij} - S_{ik})	0,75	1,19	0,76	1,43	0,67	1,07	0,48	1,08
DP (S_{ij} - S_{kl})	0,53	0,84	0,54	1,01	0,48	0,75	0,34	0,76

4 CONCLUSÕES

1. A interação das populações segregantes F_2 ou F_3 com os anos, embora significativas, não altera as estimativas relativas (rank) dos parâmetros genéticos, indicando que, para trabalhos desta natureza, as estimativas obtidas em um ano podem ser extrapoladas para outros anos.
2. De modo análogo, as interações época de avaliação dentro de ano x populações segregantes F_2 ou F_3 não alteram as estimativas dos parâmetros genéticos. Dessa forma, pode-se proceder a apenas uma avaliação. A mais precoce, já foi verificado, discrimina melhor as populações.
3. A linhagem BR01-18437 confirmou a sua resistência em todos os ambientes e épocas de avaliação. A alta estimativa da capacidade geral de combinação possibilita inferir que essa linhagem deve ser utilizada se o objetivo for a resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIAS, C. A. A.; TOLEDO, J. F. F.; PIPOLO, A.E.; CARNEIRO, G.E. S.; ABDELNOOR, R.V.; RACHID, B. F.; RIBEIRO, A. S. Ferrugem asiática da soja no Brasil: resistência varietal. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA, 1, 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. p. 121-123.
- BERGAMIN FILHO, A. Epidemiologia comparativa: ferrugem da soja e outras doenças. In: ZAMBOLIM, L. **Ferrugem asiática da soja**. Viçosa, MG: UFV, 2006. Cap. 2, p.15-32.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Stemma, Woodbury: Stemma, 2002. 369 p.
- CALVO, E. S.; SIQUERI, F.; KIIHL, R. A. S.; HARADA, A.; GARCIA, A.; KOGA, L.; HIROMOTO, D. M.; TAKEDA, C.; SUZUKI, S.; NOUCHI, A. K.; OTUBO, S. T.; YUYAMA, M. M. Genética e melhoramento para resistência a ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi*) da soja (*Glycine max* L.). In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA, 1, 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. p.125-131.
- CANTERI, M. G.; GODOY, C. V. Escala diagramática para avaliação da ferrugem da soja. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 32, p. 89, 2003.
- CHO, Y.; SCOTT, R. A. Combining ability of seed vigor and seed yield in soybean. **Euphytica**, Berlin, v.112, n. 2, p. 145-150, 2000.
- CRUZ, C. D. **Programa GENES**: versão Windows, aplicativo computacional em genética e estatística. Viçosa, MG: UFV, 2001. 648 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 480 p.
- DEL PONTE, E. M.; GODOY, C. V.; LI, X.; YANG, X. B. Predicting severity of Asian soybean rust epidemics with empirical rainfall models. **Phytopathology**, St. Paul, v. 96, p. 797-803, 2006.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Tecnologias de produção de soja: Paraná 2007**. Londrina: EMBRAPA Soja, 2006. 217 p.

FURTADO, G. Q. **Ferrugem asiática da soja: métodos de preservação dos urediniósporos e fatores relacionados à infecção do hospedeiro.** 2007. 80p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Escola Superior de Agricultura “Luis de Queiroz”, Piracicaba.

GRAVINA, G. A.; SEDIYAMA, C. S.; MARTINS FILHO, S.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Diallel analysis for frogeye leaf spot resistance in soybean. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 6, p. 673-680, 2003.

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

KOGA, L. J.; CANTERI, M. G.; GODOY, C. V. Relação entre medidas de refletância e área foliar sadia, severidade da ferrugem asiática e produtividade da cultura da soja. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 28, n. 4, p. 571-580, 2007.

LOPES, A. C. A.; VELLO, N. A.; PANDINI, F. Seed yield combining ability among soybean genotypes in two locations. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 1, n. 3, p. 221-228, 2001.

NAVARINI, L.; DALLAGNOL, L. J.; BALARDIN, R. S.; MOREIRA, M. T.; MENEGHETTI, R. C.; MADOLLOSO, M. G. Controle químico da ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi* Sydow) na cultura da soja. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 33, n. 2, p. 182-186, 2007.

OLIVEIRA, L. B.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. B. F.; FERREIRA, D. F. Alternative procedures for parent choice in a breeding program for the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 19, n. 4, p. 611-615, 1996.

PIEROZZI, P. H. B.; RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; LAPERUTA, L. C.; RACHID, B. F.; LIMA, W. F.; ARIAS, C. A. A.; OLIVEIRA, M. F.; TOLEDO, J. F. F. New soybean (*Glycine max* Fabales, Fabaceae) sources of qualitative genetic resistance to Asian soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* (Uredinales, Phakopsoraceae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 2, p. 505-511, 2008.

RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; RACHID, B. F.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; SOARES, R. M.; GODOY, C. V. Genetic control of Asian rust in soybean. **Euphytica**, Berlin, v.157, p.15-25, Mar. 2007.

RIBEIRO, A. S.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; GODOY, C. V.; SOARES, R. M.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; GONÇALVES-VIDIGAL, M. C.; OLIVEIRA, M. F. Genetic control of soybean (*Glycine max*) yield in the absence and presence of the Asian rust fungus (*Phakopsora pachyrhizi*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 1, p. 98-105, Aug. 2008.

ROSSMANN, H. **Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos de uma população de soja avaliada em quatro anos**. 2001. 91 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba.

SAS Institute. **SAS/STAT User’s guide 8.0**. Cary, 1999.

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

VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Ed.). **Melhoramento e produção do milho no Brasil**. Campinas: Fundação Cargil, 1987. v.1, p.137-214.

YORINORI, J. T.; PAIVA, W. M.; FREDERICK, R. D.; FERNANDEZ, P. F. T. Ferrugem da soja (*Phakopsora pachyrhizi*) no Brasil e no Paraguai, nas safras 2000/01 e 2001/02. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3, 2002, Foz do Iguaçu. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2002. p. 94.

CAPÍTULO 3

COMPONENTES DA VARIÂNCIA FENOTÍPICA NO CONTROLE GENÉTICO DA RESISTÊNCIA À FERRUGEM-ASIÁTICA DA SOJA

RESUMO

O presente trabalho foi realizado com o objetivo de estimar os componentes genéticos da variância da resistência à ferrugem da soja, utilizando-se dados da geração F₂ e F₃ de dez populações e identificar entre elas quais são as mais promissoras para a obtenção de linhagens com bom nível de resistência a *Phakopsora pachyrhizi*. Para isso foram realizadas duas avaliações quanto às porcentagens da área foliar infectada pelo patógeno em plantas individuais em cinco linhagens de soja e suas populações segregantes F₂ e F₃, nos anos agrícolas 2006/07 e 2007/08, no campo experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR. Concluiu-se que há predominância da variância aditiva no controle genético da resistência à ferrugem-asiática da soja e os anos e épocas de avaliação não influenciaram as estimativas dos parâmetros genéticos obtidos. A estimativa da h_r^2 variou de 23,12% a 55,83%, mostrando a possibilidade de sucesso na seleção de indivíduos resistentes já nas gerações iniciais. Todos os procedimentos utilizados para a escolha das populações apresentaram resultados semelhantes e identificaram a população BR01-18437 x BRS 232 como a mais promissora para a seleção de linhagens com resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

Palavras-chave: Variância aditiva, herdabilidade, ganho com a seleção.

ABSTRACT

The objective of this study was to estimate the genetic components of the variance of resistance to Asian soybean rust using data from the F₂ e F₃ generation of 10 populations and identify which was the most promising among them to obtain lines with good level of resistance to *Phakopsora pachyrhizi*. For this two assessments were carried out on the percentage terms leaf area infected by the pathogen in individual plant of five soybean lines and their segregant F₂ and F₃ populations, in the 2006/07 and 2007/08 growing seasons in the experimental field at Embrapa Soybean. It was concluded that additive variance was predominated in the genetic control of resistance to Asian soybean rust and the year and time of assessment did not influence the estimates of the genetic parameters. The h_r^2 ranged from 23.12% to 55.83%, showing the possibility of successful selection of resistant individuals in the first generations. All the procedures used to choose the populations presented similar results and identified the BR01-18437 x BRS 232 population as the most promising for section of lines with resistance to *Phakopsora pachyrhizi*.

Index terms: additive variance, heritability, gain from selection

1 INTRODUÇÃO

A ferrugem-asiática da soja, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* Sydow e P. Syd., tem alto potencial de dano à cultura, pois pode causar rápido amarelecimento e queda prematura das folhas, prejudicando a plena formação dos grãos. Desde o ano de 2001, epidemias da doença têm sido constatadas em praticamente todas as regiões produtoras do Brasil. As regiões onde a doença tem sido mais agressiva têm variado de safra para safra, em função das condições climáticas, já que o patógeno se desenvolve melhor em temperaturas que variam de 15°C a 30°C e períodos de molhamento foliar por mais de 10 horas (Yorinori & Lazzarotto, 2004).

A principal alternativa de controle tem sido o emprego de produtos químicos, que oneram os custos de produção. Por isso, os esforços da pesquisa têm sido direcionados para a obtenção de cultivares resistentes (Arias et al., 2007). Na condução de um programa de melhoramento de modo eficiente, informações do controle genético do caráter são indispensáveis. Nesse contexto, algumas informações já estão disponíveis na literatura (Ribeiro et al., 2007; Pierozzi, 2007).

Essas informações concentram seus resultados tanto em componentes de médias como em componentes de variância. Entretanto, ainda não há, na literatura, informações sobre se as estimativas dos componentes genéticos sofrem alguma influência do ambiente, como é o caso das épocas de avaliação da severidade da doença e dos anos.

Uma das mais importantes decisões dos melhoristas é identificar, entre as inúmeras populações segregantes que eles obtêm anualmente, quais terão maior chance de obter linhagens superiores, para nelas concentrarem sua atenção. Essa decisão deve ser tomada em gerações o mais precoce possível. Nesse contexto há algumas alternativas (Baenziger & Peterson, 1991). Essas

alternativas ainda não foram avaliadas na escolha de populações visando à resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

Diante do exposto, o presente trabalho foi realizado com o objetivo estimar os componentes genéticos da variância da resistência à ferrugem da soja utilizando dados da geração F₂ e F₃ de dez populações e identificar, entre elas, qual a mais promissora para a obtenção de linhagens com bom nível de resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na fazenda experimental da Embrapa Soja, em Londrina, Paraná, localizada na latitude 23°23'S, em Latossolo Roxo eutrófico, clima temperado subquente e subúmido, com temperaturas anuais variando de 11° a 29°C.

As linhagens/cultivares de soja BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 e Embrapa 48 foram obtidas no banco ativo de germoplasma da Embrapa Soja. As linhagens foram escolhidas de acordo com estudos prévios, que demonstraram respostas diferenciadas à ferrugem da soja. Estas foram derivadas das cultivares comerciais por descendência de uma única planta. Cada linha pura foi previamente multiplicada para gerar o material utilizado em cruzamento e nos experimentos. Em dezembro de 2004, os genitores foram cruzados, obedecendo ao esquema de cruzamentos dialélicos completos, sem recíprocos, em condições de casa de vegetação, sendo obtidas as sementes F₁ das 10 populações. O avanço da geração F₁ e F₂ e a multiplicação dos genitores foi efetuado também em casa de vegetação, no período de outono-inverno de 2005 e 2006.

Nos anos agrícolas 2006/2007 e 2007/2008, foram avaliados os genitores e as gerações F₂ e F₃ das 10 populações sob condições de campo. O delineamento foi o inteiramente casualizado. As parcelas foram constituídas de uma cova com uma planta. Os tratamentos foram compostos, então, dos 5 parentais, 10 populações da geração F₂ e 10 populações da geração F₃, totalizando 25 tratamentos. O número de repetições foi de 50 por genitor, 160 por população F₂ e 200 por população F₃.

Em todos os anos, foi semeada, nas linhas laterais de cada linha útil, uma mistura de sementes das populações segregantes para funcionar como bordadura. O espaçamento entre as linhas foi de 0,50m e entre covas, de 0,20m.

As condições do experimento foram aquelas comuns à cultura da soja (Embrapa, 2006). Também foram realizadas capinas frequentes e aplicação de inseticidas na presença de pragas que pudessem afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Além disso, irrigações suplementares semanais foram realizadas para assegurar a reprodução do patógeno (Del Ponte et al., 2006).

Foi realizada a inoculação do patógeno nas linhas de bordadura, utilizando-se o isolado mais agressivo proveniente do Mato Grosso (Ribeiro et al., 2007), o qual foi e é mantido em casa de vegetação inoculado em plantas de soja da cultivar BRS Bacuri. O procedimento para o preparo do inóculo do patógeno *P. pachyrhizi* foi o mesmo realizado por Pierozzi et al. (2008).

O caráter avaliado foi a severidade da doença, obtida por meio da porcentagem da área foliar infectada pelo patógeno. As avaliações foram realizadas aos 30 dias após o primeiro foco observado (30 dias após a detecção - DAD) nas parcelas úteis. De modo geral, no momento da primeira avaliação, as plantas já tinham iniciado o florescimento. Sete dias depois, o processo foi repetido (37 DAD). Adotou-se a escala diagramática proposta por Canteri & Godoy (2003), que considera a porcentagem do tecido foliar do hospedeiro afetado. As duas avaliações foram realizadas no décimo primeiro trifólio de cada planta. Desse modo foi possível acompanhar o avanço da doença no mesmo trifólio.

As análises genéticas foram obtidas por meio do programa MapGen (Ferreira, 1993)¹, no qual foram elaborados três modelos diferentes para a realização das análises. O primeiro modelo foi o completo, sendo composto pelas variâncias aditivas (σ_A^2), de dominância (σ_D^2) e ambientais (σ_E^2) de cada época de avaliação e de cada ano de experimentação, totalizando 12 parâmetros.

¹ FURTADO, D. **MAPGEN**. Lavras: Universidade Federal de Lavras. Departamento de Ciências Exatas, 1993. Programa não publicado.

O segundo modelo envolvia três parâmetros, tendo sido desconsiderado o efeito de época e de ano. O último modelo considerou apenas σ_A^2 e σ_E^2 .

A herdabilidade foi obtida em indivíduos da população F_3 , por meio das estimativas de variâncias, utilizando-se a expressão $h_{rF_3}^2 = \frac{1,5\sigma_A^2}{\sigma_F^2}$. O erro da herdabilidade foi obtido por expressão semelhante à apresentada por Vello & Vencovsky (1974).

Três procedimentos foram realizados para a obtenção das estimativas das linhagens mais promissoras. O primeiro procedimento consistiu da média das linhagens na geração F_∞ , que foi estimada por meio do estimador: $F_\infty = m + a' = 2\bar{F}_3 - \bar{F}_2$, em que $m + a'$ é a contribuição dos locos em homozigose, ou seja, ela estima a contribuição dos locos que estão fixados nas duas linhagens parentais. Considerando um loco o m é o ponto médio entre os dois homozigotos contrastantes e a' é o desvio dos homozigotos em relação ao ponto médio; \bar{F}_2 é a média da geração F_2 e \bar{F}_3 é a média da geração F_3 . O segundo procedimento estimou a predição do potencial genético de cada população (Jinks & Pooni, 1976), obtido pela expressão: $Z = \frac{T_1 - T_2}{\sqrt{2\sigma_A^2 - \sigma_E^2}}$, em

que T_1 é a média menos um desvio padrão do parental com menor incidência da doença; T_2 é a $m + a'$, que já foi discutido anteriormente e σ_A^2 e σ_E^2 também já foram anteriormente apresentados. O terceiro procedimento utilizado para a seleção de linhagens foi a estimativa da média fenotípica esperada das linhagens selecionadas na geração F_∞ , proposta por Bernardo (2002), por meio expressão:

$$\mu_F = (m + a') + k_p \frac{2\sigma_A^2}{\sqrt{2\sigma_A^2 + \sigma_E^2}}, \text{ em que } k_p \text{ é o diferencial de seleção}$$

padronizado e p é a proporção dos indivíduos selecionados que, neste caso, foi 10%. Os demais parâmetros já foram discutidos anteriormente.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

As estimativas de médias e de variâncias e os graus de liberdade envolvendo parentais e gerações segregantes F_2 e F_3 , utilizados para a obtenção dos parâmetros genéticos da variância para a severidade da ferrugem nas avaliações aos 30 e 37 dias após a detecção da doença, durante as safras 2006/2007 e 2007/2008, encontram-se na Tabela 1.

Tem sido constatado que a capacidade de linhagens de soja expressarem a resistência ao patógeno pode variar ao longo do tempo. Em princípio, isso indica que, em algumas linhagens, os mecanismos de resistência genética dependem de fatores ambientais e/ou fisiológicos para começar a se manifestar. Já foi, inclusive, observado que as condições ambientais são os principais agravantes para a agressividade do patógeno (Embrapa, 2006) e a doença ocorre com maior severidade sob condições de prolongado período de molhamento foliar e temperaturas médias abaixo de 28°C (Yorinori et al., 2004). Tal fato foi confirmado na avaliação da severidade, pois, entre os genitores, constataram-se altas magnitudes de variância, evidenciando maior instabilidade no efeito ambiental na manifestação da doença. Essa instabilidade da severidade da ferrugem por algumas linhagens de soja tem sido constatada em outras ocasiões (Pierozzi, 2007; Rachid, 2008). A linhagem BR01-18437 apresentou as menores severidades da doença. Esta linhagem possui um alelo recessivo que confere reação de hipersensibilidade, gerando resistência ao patógeno, por meio de lesões do tipo RB, favorecendo a menor incidência da doença, já que linhagens com lesões tipo RB tendem a produzir um número menor de urédias com menor produção de esporos (Calvo et al., 2007).

As porcentagens médias da área foliar infectada pelo patógeno nas populações F_2 e F_3 , considerando cada combinação, foram bastante semelhantes (Tabela 1), evidenciando, preliminarmente, que o controle genético do caráter

possui pouca influência de locos com alelos dominantes. As populações segregantes das gerações F₂ e F₃, que tinham como parental em comum a linhagem BR01-18437, tiveram as menores severidades da doença. Já as combinações com as maiores porcentagens da aérea foliar infectada pelo patógeno tinham em comum a cultivar BRS 184 como um dos parentais, concordando com o comportamento do genitor per se. Esse fato também é evidência da predominância do efeito aditivo dos locos envolvidos no controle da resistência ao patógeno.

Observou-se que as variâncias fenotípicas das gerações F₂ e F₃ foram, como já era esperado, superiores ao dos genitores e a variância da geração F₃ superior à da geração F₂. A variância da geração F₃ contém $\frac{3}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2 + \sigma_E^2$, enquanto a composição da geração F₂ é $\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_E^2$ (Souza Junior, 1989). Assim, se não ocorrer dominância, ou se essa for pouco pronunciada, a variância da geração F₃ supera a variância da geração F₂, por ter, em sua composição, 1,5 vez mais variância genética aditiva (Ramalho et al., 1993).

As estimativas dos componentes da variância genética e ambiental estão apresentadas na Tabela 2. Vale salientar que foram testados alguns modelos. O mais completo considerava a estimativa de σ_A^2 , σ_D^2 e σ_E^2 por ano e por época de avaliação. Ou seja, o modelo envolvia 12 parâmetros. Depois, foram testados modelos desconsiderando o efeito de época de avaliação e de ano. Como esses dois últimos modelos explicavam a maior parte da variação (estimativas de R² semelhantes), optou-se por apresentar os modelos mais simples. Com as evidências disponíveis de que o efeito de dominância não é importante na expressão da resistência (médias das gerações F₂ e F₃ semelhantes entre si e com as médias dos pais), foi considerado o modelo sem a variância de dominância (tabela 2). As estimativas de R², no modelo com ou sem dominância, foram muito semelhantes, comprovando o que já foi comentado.

A variância de dominância corresponde aos desvios da equação de regressão linear, utilizada na obtenção da σ_A^2 . Como o procedimento dos quadrados mínimos tende a minimizar ao máximo os desvios em relação à reta de regressão, σ_D^2 , por definição, é considerado como menor variação possível entre os valores genotípicos. Assim, a priori, a σ_A^2 será sempre maior que a σ_D^2 , a menos que as frequências alélicas forem extremas ou se houver sobredominância (Bernardo, 2002).

Embora a σ_D^2 , por definição, seja de pequena magnitude, há outras evidências que apontam para a ausência de locos com interação alélica de dominância na expressão da resistência. Esses resultados são coerentes com a maior contribuição relativa da capacidade geral de combinação em relação à capacidade específica de combinação, para a severidade da doença, estimada com essas mesmas populações². Há também, na literatura, outros relatos da predominância dos efeitos aditivos no controle genético da resistência à ferrugem da soja (Ribeiro et al., 2007; Pierozzi, 2007).

As estimativas das herdabilidades no sentido restrito (h_r^2) (Tabela 3), obtidas em indivíduos da população F₃, variaram de 23,12% a 55,83%, sendo próximas àquelas encontradas por Pierozzi (2007), utilizando populações na geração F₂. Estas estimativas evidenciam a possibilidade de sucesso na seleção de indivíduos, já nas gerações iniciais. Como os valores de h_r^2 não são muito elevados, o melhorista deve utilizar nas gerações iniciais uma intensidade de seleção baixa, para que, em gerações mais avançadas, os indivíduos e/ou progênes realmente superiores possam ser identificados.

Os melhoristas, normalmente, realizam inúmeras hibridações e, evidentemente, eles desejariam escolher um número bem restrito de populações

² Mais detalhes nas páginas 62 a 72.

segregantes, para dar maior ênfase ao processo seletivo. É uma situação semelhante à que ocorreu neste trabalho. Estão disponíveis dez populações e o objetivo é identificar uma ou duas para serem conduzidas até a obtenção de linhagens. Se isso for possível, o melhorista terá condições de avaliar um maior número de progênies das populações promissoras, aumentando sua chance de sucesso.

Na escolha das populações segregantes, há várias opções. Uma delas é a estimativa de $m + a'$, ou seja, a estimativa da média das linhagens na geração F_{∞} . Os valores obtidos para as dez populações estão apresentadas na Tabela 3. Na presente situação, o ideal é que a população possua menor estimativa de $m + a'$, isto é, as n linhagens na geração F_{∞} , em média, terão menor severidade da doença. O destaque foi para a população BR01-18437 x BRS 232, com menor estimativa de $m + a'$. Já a população que irá gerar linhagens mais suscetíveis ao patógeno (maior estimativa de $m + a'$) foi BRS 184 x BRS 232.

Os melhoristas desejam identificar as populações que apresentem não só melhor média para o caráter, mas também a maior variação possível. Assim, a associação de $m + a'$ com a estimativa de h_r^2 possibilita identificar as populações que tenham maior chance de originar linhagens que atendam aos objetivos do melhorista. Entre as dez populações avaliadas, novamente a BR01-18437 x BRS 232 foi a melhor, pois associa melhor média na geração F_{∞} e maior estimativa de h_r^2 (Tabela 3).

Na situação discutida anteriormente, a decisão foi dependente da estimativa de dois parâmetros ($m + a'$ e h_r^2). Contudo, pode ocorrer que nem sempre se possa identificar uma população com as duas estimativas favoráveis. Quando isso ocorre, pode-se tomar a decisão por meio da metodologia de Jinks & Pooni (1976), que estima a probabilidade de obter linhagens na geração F_{∞} que supere um determinado padrão. Para confirmar os resultados obtidos já

comentados, essa probabilidade foi estimada (Tabela 3) tendo como referência a obtenção de linhagens que apresentem percentagem de doença um desvio padrão abaixo da média do genitor BR01-18437, o mais resistente entre os genitores avaliados. As estimativas obtidas confirmaram que a população BR01-18437 x BRS 232 tem maior probabilidade de obter linhagens que superem o padrão. Já se fosse utilizada a população BRS 184 x BRS 231, a probabilidade de superar o padrão seria 4,7 vezes inferior à melhor população já mencionada.

Outra opção de escolha de populações foi apresentada por Bernardo (2002) e que foi por ele denominada critério de utilidade (“usefulness criterion”). Ou seja, é estimada a média das linhagens selecionadas na geração F_{∞} a partir de informações dos componentes genéticos e fenotípicos obtidos em gerações precoces. Essa estimativa também foi obtida para auxiliar na escolha das populações (Tabela 3). Lembrando, novamente, que, nesse caso de patógeno, quanto menor a estimativa melhor, ou seja, maior a resistência. O par BR01-18437 x BRS 232 confirmou novamente que seria a população em condições de obter linhagens mais resistentes entre as dez obtidas.

TABELA 1 Graus de liberdade (GL), variâncias (Var) e médias obtidas nas avaliações da porcentagem da área foliar infectada pelo patógeno. Dados obtidos nas avaliações dos parentais e das populações F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), nas safras 2006/07 e 2007/2008.

POPULAÇÃO	2006/2007						2007/2008						MÉDIA			
	30 DAD			37 DAD			30 DAD			37 DAD			GL	Var	Média	
	GL	Var	Média	GL	Var	Média	GL	Var	Média	GL	Var	Média				
BR01-18437	32	60,89	35,63	32	108,64	64,53	38	36,19	18,16	38	89,81	34,63	140	72,95	38,24	
BRS 184	32	83,59	51,66	32	59,22	76,94	36	87,74	29,58	34	144,14	52,5	134	94,25	52,67	
BRS 231	30	88,74	33,43	30	98,24	64,63	35	75,11	25,94	35	141,15	51,83	130	101,37	43,96	
BRS 232	34	86,65	52,88	34	89,12	74,97	40	51,73	27,9	35	132,47	51,06	143	88,68	51,70	
EMBRAPA 48	39	93,20	44,9	39	99,42	70,72	40	76,13	22,98	40	166,92	46,5	158	109,08	46,28	
BR01-18437 x BRS 184	F ₂	114	82,32	40,55	114	110,9	69,34	120	93,26	25,12	120	176,17	46,63	468	116,15	45,41
	F ₃	153	103,79	42,66	153	119,69	68,68	168	96,87	25,5	168	197,71	46,15	642	130,35	45,75
BR01-18437 X BRS 231	F ₂	123	102,55	38,79	123	149,63	67,76	126	78,7	22,82	126	165,25	44,43	498	124,01	43,45
	F ₃	156	103,52	37,65	156	162,5	64,47	153	84,71	22,6	153	222,53	44,41	618	143,21	42,28
BR01-18437 X BRS 232	F ₂	112	116,68	42,88	112	140,76	69,48	114	64,37	23,34	114	193,58	45,18	452	128,85	45,22
	F ₃	130	119,48	38,41	130	173,42	62,05	170	78,98	23,98	170	237	44,6	600	152,99	42,26
BR01-18437 X Emb 48	F ₂	108	98,84	40,84	108	143,75	69,49	128	86,11	24,34	128	179,95	45,55	472	127,66	45,06
	F ₃	159	121,03	40,22	159	159,21	66,09	178	91,45	24,09	178	200,42	44,02	674	143,19	43,61
BRS 184 X BRS 231	F ₂	114	97,97	44,31	114	99,57	72,32	111	84,80	27,87	111	176	53,21	450	114,37	49,43
	F ₃	143	119,26	44,98	143	123,92	72,12	146	86,64	28,36	146	182,09	51,27	578	128,04	49,18
BRS 184 X BRS 232	F ₂	126	122,29	47,13	126	102,3	71,48	128	97,14	26,99	128	184,73	50,42	508	126,73	49,01
	F ₃	152	140,24	45,75	152	122,41	70,61	158	106,9	28,02	158	193,33	52,27	620	140,90	49,16
BRS 184 X Emb 48	F ₂	113	121,06	50,21	113	100,74	73,97	123	88,28	27,56	123	176,24	51,16	472	122,03	50,73
	F ₃	162	145,3	47,94	162	101,62	71,69	171	89,75	27,33	171	183,03	50,38	666	130,10	49,34
BRS 231 X BRS 232	F ₂	112	127,87	45,44	112	138,15	71,99	127	84,92	27,97	127	184,8	51,2	478	133,99	49,15
	F ₃	169	138,7	43,15	169	148,97	69,97	152	92,08	27,62	152	186,81	50,59	642	141,76	47,83
BRS 231 X Emb 48	F ₂	99	100,8	46,58	99	117,96	70,61	127	95,2	26,84	127	194,28	50,57	452	129,25	48,65
	F ₃	160	150,78	43,04	160	153,73	68,93	157	96,09	27,64	157	205,37	50,24	634	151,50	47,46
BRS 232 X Emb 48	F ₂	114	117,87	48,87	114	113,44	71,97	137	79,29	29,36	137	173,66	51,8	502	121,56	50,50
	F ₃	162	128,97	45,48	162	136,68	68,04	176	83,88	29,42	176	177,46	52,76	676	131,70	48,93

TABELA 2 Estimativas dos componentes da variância genética e ambiental nos modelos com e sem dominância, com os respectivos limites inferiores e superiores e coeficiente de determinação da porcentagem da área foliar infectada pelo patógeno. Dados obtidos nas avaliações das populações F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença, nas safras 2006/07 e 2007/2008.

	σ_A^2	σ_D^2	σ_E^2	R^2
BR01-18437 x BRS 184	29,846	2,910	83,387	0,9029
	27,573 32,413 ^{1/}	2,663 3,194 ^{1/}	71,013 99,322 ^{1/}	
	31,519		83,664	0,9030
	28,433 35,140 ^{1/}		71,944 98,517 ^{1/}	
BR01-18437 X BRS 231	38,057	-0,723	86,674	0,8967
	35,111 41,391 ^{1/}	-0,664 -0,789 ^{1/}	73,728 103,376 ^{1/}	
	37,630		86,608	0,8966
	33,974 41,912 ^{1/}		74,371 102,154 ^{1/}	
BR01-18437 X BRS 232	48,140	-0,249	80,956	0,8719
	44,304 52,499 ^{1/}	-0,227 -0,273 ^{1/}	69,113 96,144 ^{1/}	
	47,988		80,940	0,8719
	43,706 52,936 ^{1/}		69,553 95,388 ^{1/}	
BR01-18437 X Embrapa 48	32,578	3,007	92,068	0,9077
	30,137 35,328 ^{1/}	2,751 3,302 ^{1/}	78,905 108,843 ^{1/}	
	34,306		92,341	0,9077
	31,086 38,055 ^{1/}		79,843 108,038 ^{1/}	
BRS 184 X BRS 231	23,773	-7,122	97,726	0,9224
	21,901 25,896 ^{1/}	-6,519 -7,812 ^{1/}	82,984 116,801 ^{1/}	
	19,844		96,854	0,9224
	17,762 22,316 ^{1/}		83,287 114,049 ^{1/}	
BRS 184 X BRS 232	30,673	4,655	91,400	0,9317
	28,326 33,326 ^{1/}	4,279 5,084 ^{1/}	77,902 108,758 ^{1/}	
	33,382		91,867	0,9315
	30,107 37,226 ^{1/}		79,107 108,002 ^{1/}	
BRS 184 X Embrapa 48	17,364	2,440	102,220	0,9201
	16,075 18,815 ^{1/}	2,233 2,679 ^{1/}	87,473 121,061 ^{1/}	
	18,682		102,524	0,9201
	16,799 20,901 ^{1/}		88,811 119,697 ^{1/}	
BRS 231 X BRS 232	23,427	15,801	94,764	0,9364
	21,657 25,425 ^{1/}	14,450 17,352 ^{1/}	80,679 112,910 ^{1/}	
	32,425		96,389	0,9354
	29,197 36,223 ^{1/}		82,925 113,440 ^{1/}	
BRS 231 X Embrapa 48	37,604	-13,954	105,560	0,9243
	34,717 40,868 ^{1/}	-12,773 -15,308 ^{1/}	90,238 125,169 ^{1/}	
	29,741		104,136	0,9244
	26,829 33,158 ^{1/}		89,928 122,018 ^{1/}	
BRS 232 X Embrapa 48	20,923	1,237	99,392	0,9237
	19,388 22,648 ^{1/}	1,136 1,353 ^{1/}	85,245 117,399 ^{1/}	
	21,604		99,540	0,9237
	19,478 24,099 ^{1/}		86,362 116,001 ^{1/}	

^{1/} Limites inferiores e superiores do intervalo de confiança para as variâncias com 5% de probabilidade.

TABELA 3 Estimativa da herdabilidade no sentido restrito (h_r^2) em plantas da geração F₃, $m + a'$, potencial genético e média esperada de 10% dos indivíduos selecionados referente às avaliações da porcentagem da área foliar infectada pelo patógeno. Dados obtidos das avaliações das populações F₂ e F₃, aos 30 e 37 dias após a detecção da doença, nas safras 2006/2007 e 2007/2008.

POPULAÇÃO	h_r^2	$m + a'$	Potencial genético (%)	Média dos indivíduos selecionados
BR01-18437 x BRS 184	41,05 ± 0,09	46,09	9,01	36,93
BR01-18437 X BRS 231	45,43 ± 0,08	41,12	18,67	30,71
BR01-18437 X BRS 232	55,83 ± 0,04	39,30	23,89	26,60
BR01-18437 X Emb 48	40,63 ± 0,11	42,16	16,60	32,64
BRS 184 X BRS 231	25,51 ± 0,51	48,93	5,05	42,95
BRS 184 X BRS 232	39,98 ± 0,12	49,31	6,06	39,99
BRS 184 X Emb 48	23,12 ± 0,77	47,94	6,30	42,38
BRS 231 X BRS 232	37,76 ± 0,15	46,51	9,34	37,53
BRS 231 X Emb 48	33,32 ± 0,26	46,27	9,85	38,09
BRS 232 X Emb 48	26,75 ± 0,44	47,35	7,08	40,98

4 CONCLUSÃO

1. Há predominância da variância aditiva no controle genético da resistência à ferrugem-asiática da soja e os anos e épocas de avaliação não influenciaram as estimativas relativas dos parâmetros genéticos obtidos.
2. A estimativa da h_r^2 , que variou de 23,12% a 55,83%, mostrou que há possibilidade de sucesso na seleção de indivíduos resistentes já nas gerações iniciais.
3. Todos os procedimentos utilizados para a escolha das populações apresentaram resultados semelhantes e identificaram a população BR01-18437 x BRS 232 como a mais promissora para a seleção de linhagens com resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARIAS, C. A. A.; TOLEDO, J. F. F.; PIPOLO, A. E.; CARNEIRO, G. E. S.; ABDELNOOR, R. V.; RACHID, B. F.; RIBEIRO, A.S. Ferrugem asiática da soja no Brasil: resistência varietal. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA, 1, 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. p. 121-123.
- BAEZINGER, P. S.; PETERSON, C. J. Genetic variation: Its origin and use for breeding self-pollinate species. In: STALKER, H. T.; MURPHY, J. P. (Ed.). **Plant breeding in the 1900's**. North Carolina: North Caroline State University, 1991. p. 69-100.
- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stema, 2002. 369 p.
- CALVO, E. S.; SIQUERI, F.; KIIHL, R. A. S.; HARADA, A.; GARCIA, A.; KOGA, L.; HIROMOTO, D. M.; TAKEDA, C.; SUZUKI, S.; NOUCHI, A. K.; OTUBO, S. T.; YUYAMA, M. M. Genética e melhoramento para resistência a ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi*) da soja (*Glycine max* L.). In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA, 1, 2007, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2007. 125-131.
- CANTERI, M.G.; GODOY, C.V. Escala diagramática para avaliação da ferrugem da soja. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 32, p. 89, 2003.
- DEL PONTE, E. M.; GODOY, C. V.; LI, X.; YANG, X. B. Predicting severity of asian soybean rust epidemics with empirical rainfall models. **Phytopathology**, St. Paul, v. 96, p. 797-803, 2006.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Tecnologias de produção de soja**: Paraná 2007. Londrina: EMBRAPA Soja, 2006. 217 p.
- JINKS, J. L.; POONI, H. S. Predicting the properties of recombinant inbreed lines derived by single seed descent. **Heredity**, Hampshire, v. 36, p. 243-246, 1976.
- PIEROZZI, P. H. B. **Controle genético da resistência da soja à ferrugem asiática**: avaliações de severidade em campo experimental. 2007. 142 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

PIEROZZI, P. H. B.; RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; LAPERUTA, L. di C.; RACHID, B. F.; LIMA, W. F.; ARIAS, C. A. A.; OLIVEIRA, M. F. de; TOLEDO, J. F. F. de. New soybean (*Glycine max* Fabales, Fabaceae) sources of qualitative genetic resistance to Asian soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* (Uredinales, Phakopsoraceae). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 31, n. 2, p. 505-511, 2008.

RACHID, B. F. **Teste de alelismo em soja visando a obtenção de novos genes de resistência para ferrugem asiática**. 2008. 83p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.

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

RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; RACHID, B. F.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; SOARES, R. M.; GODOY, C. V. Genetic control of Asian rust in soybean. **Euphytica**, Berlin, v.157, p.15-25, Mar. 2007.

SOUZA JUNIOR, C. L. **Componentes da variância genética e suas implicações no melhoramento vegetal**. Piracicaba: FEALQ, 1989. 134 p.

VELLO, N. A.; VENCOVSKY, R. Erros associados às estimativas de variâncias e coeficientes de herdabilidades. In: ESCOLA SUPERIOR DE AGRICULTURA “LUIZ DE QUEIROZ”. **Relatório científico do Instituto de Genética**. Piracicaba, 1974. p. 238-348.

YORINORI, J. T.; LAZZAROTTO, J. J. **Situação da ferrugem asiática da soja no Brasil e na América do Sul**. Londrina: Embrapa Soja, 2004. 27p. (Documentos. Embrapa Soja, 236).

YORINORI, J. T.; NUNES JUNIOR, J.; GODOY, C. V.; LAZZAROTTO, J. J. Situação da ferrugem “asiática” no Brasil, safra 2003/04. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 26., 2004, Londrina. **Resumos...** Londrina: Embrapa Soja, 2004. p.134-135. (Documentos, 234).

CAPÍTULO 4

COMPARAÇÃO DE MÉTODOS DE SELEÇÃO VISANDO À RESISTÊNCIA À FERRUGEM-ASIÁTICA DA SOJA

RESUMO

A utilização de modelos mistos em espécies anuais, como a soja, para a seleção por meio dos preditores dos valores genéticos, também chamados de *BLUP*, tem sido pouco explorada pelos pesquisadores. Sendo assim, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de comparar a seleção genotípica (utilizando o *BLUP*) com a seleção fenotípica visando à resistência a *Phakopsora pachyrhizi*. Para isso, foram realizadas avaliações quanto à severidade da ferrugem da soja em plantas individuais (populações F₃ e F₄) em 2007/08, no campo experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR. Concluiu-se que a estimativa do progresso médio com a seleção, independente da geração, do método de seleção e da intensidade, foi de -6,2%, tendo o ganho em porcentagem média utilizando o *BLUP* ou o valor fenotípico sido bem semelhante, não havendo grande vantagem no emprego do *BLUP* em relação à seleção fenotípica. Grande parte dos indivíduos selecionados foi proveniente das populações em que tinham como genitor em comum a linhagem BR01-18437, sabidamente portadora de gene maior recessivo para resistência. Contudo, em todas as populações foram identificados indivíduos resistentes.

Palavras-chave: *Glycine max*, *Phakopsora pachyrhizi*, seleção fenotípica, seleção genotípica.

ABSTRACT

The use of mixed models in annual species, such as soybean, for selection by predicting the genetic values, also called BLUP, has been little exploited by researchers. Thus the objective of the present study was to compare genotype selection (using BLUP) with the phenotype selection for resistance to *Phakopsora pachyrhizi*. For this, assessments were made for the Asian soybean rust severity on individual plants (F₃ and F₄ populations) in 2007/08, in the experimental field at Embrapa Soybean, Londrina, PR. It was concluded, the estimates of the average progress with selection, regardless of the generation, selection method or intensity was -6.2%, while the gain in percentage measured by BLUP or the phenotypic value was very similar, and there was no great advantage in using BLUP compares to phenotypic selection. Many of the individuals selected were derived from populations that had the BR01-18437 line as common parent. However, resistant individuals were identified in all populations.

Index terms: *Glycine max*, *Phakopsora pachyrhizi*, phenotypic selection, genotypic selection.

1 INTRODUÇÃO

A doença que mais preocupa os sojicultores, atualmente, é a ferrugem-asiática, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* que, desde a sua primeira ocorrência, em 2001, foi responsável por severos danos econômicos, tendo causado perdas de rendimento de até 70% (Soares et al., 2004). O uso de fungicidas é o método empregado atualmente, porém, o uso de resistência genética é o mais indicado para o controle da doença, sob os pontos de vista ambiental e econômico.

Esforços estão sendo empregados para o desenvolvimento de cultivares com resistência satisfatória ao patógeno. Para tanto, sendo a severidade da ferrugem um caráter quantitativo, é necessário conduzir uma grande quantidade de progênies para praticar a seleção e obter linhagens promissoras. Inúmeros são os procedimentos que podem ser utilizados pelo melhorista para identificar linhagens superiores numa população, tanto pelo fenótipo como pelo genótipo do indivíduo.

Segundo Resende et al. (1996), os métodos de seleção fundamentados em médias ou nos métodos dos quadrados mínimos são inferiores àqueles obtidos via modelos mistos *BLUP*, que permite predizer os valores genotípicos pela melhor predição linear não viciada. Entretanto, a utilização dos preditores dos valores genéticos, ou seja, o *BLUP*, em espécies anuais, como a soja, tem sido pouco explorado pelos pesquisadores e ainda não se sabe se realmente há superioridade do *BLUP* sobre outros métodos de seleção. Sendo assim, o presente trabalho foi realizado com o objetivo de comparar a seleção genotípica (utilizando o *BLUP*) com a seleção fenotípica, visando à resistência a *Phakopsora pachyrhizi*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na fazenda experimental da Embrapa Soja, em Londrina, Paraná, localizada na latitude 23°23`S, em Latossolo Roxo eutrófico, clima temperado subquente e subúmido, com temperaturas anuais variando de 11° a 29°C.

As linhagens/cultivares de soja BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 e Embrapa 48 foram obtidas no banco ativo de germoplasma da Embrapa Soja. As linhagens foram escolhidas de acordo com estudos prévios, que demonstraram respostas diferenciadas à ferrugem da soja, derivadas das cultivares comerciais por descendência de uma única planta. Cada linha pura foi previamente multiplicada, para gerar as plantas usadas nos cruzamentos. Em dezembro de 2004, os genitores foram cruzados, obedecendo ao esquema de cruzamentos dialélicos completos, sem recíprocos, em condições de casa de vegetação, sendo obtidas as sementes F₁ das 10 populações. No período de outono-inverno de 2005, 2006 e 2007, foi realizado o avanço da geração F₁, F₂ e F₃, também em casa de vegetação.

No ano agrícola 2007/2008, foram avaliadas as gerações F₃ e F₄ das 10 populações sob condições de campo. O delineamento foi o inteiramente casualizado. As parcelas foram constituídas de uma cova com uma planta. O número de repetições foi de 200 por população F₃ e 150 por população F₄. O espaçamento foi de 0,20 e 0,50m, entre plantas e entre linhas, respectivamente. Entre as linhas úteis foram semeadas duas linhas de bordadura com sementes remanescentes do experimento, para garantir a presença de inóculo da doença e para manter a população de plantas, por área, semelhante à recomendada para o plantio da cultura. A densidade populacional foi de 250.000 plantas/ha, garantindo, assim, um nível de competição homogênea para as plantas das parcelas (covas) úteis.

As condições do experimento foram aquelas recomendadas para a cultura da soja (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa, 2006). Também foram realizadas capinas frequentes e aplicação de inseticidas para o controle de pragas que pudessem afetar o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Além disso, irrigações suplementares semanais foram realizadas para assegurar a reprodução do patógeno (Del Ponte et al., 2006).

Foi realizada a inoculação do patógeno nas linhas de bordadura, utilizando o isolado mais agressivo proveniente do Mato Grosso, o qual foi e é mantido em casa de vegetação, inoculado em plantas de soja da cultivar BRS Bacuri. O procedimento para o preparo do inóculo do patógeno *P. pachyrhizi* foi o mesmo realizado por Ribeiro et al. (2008).

O caráter avaliado foi a severidade da doença, obtida por meio da porcentagem da área foliar infectada pelo patógeno. As avaliações foram realizadas aos 30 dias após o primeiro foco observado (30 dias após a detecção - DAD) nas parcelas úteis, no décimo primeiro trifólio de cada planta. Adotou-se a escala diagramática proposta por Canteri & Godoy (2003), que considera a porcentagem do tecido foliar do hospedeiro afetado.

Os dados foram analisados via modelos mistos *BLUP*, obtidos por meio do programa *Selegen-REML/BLUP* (Resende, 2007), em que o *BLUP* (melhor predição linear não viesada) permitiu prever os valores genotípicos.

Foram calculados os ganhos com a seleção de acordo com os valores genotípicos e fenotípicos, por meio das expressões: $GS_g = \frac{Ms - Mo}{Mo} \times 100$ e

$GS_f = \frac{Ms - Mo}{Mo} \times h_a^2 \times 100$, em que GS_g é o ganho com a seleção genotípica,

Ms é a média dos selecionados, Mo é a média original, GS_f é o ganho com a seleção fenotípica e h_a^2 é a herdabilidade no sentido amplo.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A severidade da ferrugem-asiática da soja, avaliada por meio da área foliar infectada pelo patógeno, nas gerações segregantes F_3 e F_4 , aos 30 dias após a detecção do patógeno, pode ser visualizada na Figura 1 pela distribuição das frequências. A amplitude de variação observada foi de 40% para a geração F_3 e 84% para a geração F_4 . A distribuição de frequência, em ambas as gerações, evidencia, a princípio, que o caráter deve ter controle poligênico, pois, se fosse monogênico, na ausência do efeito ambiental, seriam esperadas duas ou três classes fenotípicas, o que não ocorreu. A ausência da distribuição de frequências fenotípicas bem definidas já foi constatada em outras oportunidades (Ribeiro et al., 2007; Pierozzi, 2007). Entretanto, se o caráter a ser considerado fosse o tipo de lesão da doença, era esperada a presença de duas classes fenotípicas distintas: lesões de resistência (lesão do tipo RB) e lesões de suscetibilidade (lesão do tipo TAN), que são condicionadas por genes de efeito maior. Vários estudos vêm sendo conduzidos levando em conta o tipo de lesão para a identificação de novas fontes de resistência (Rachid, 2008; Laperuta et al., 2008).

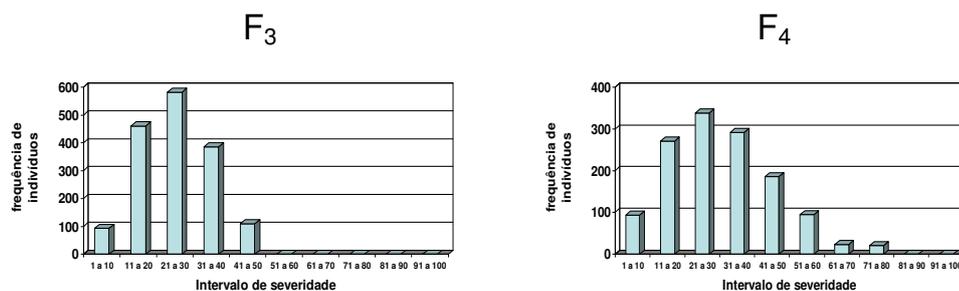


FIGURA 1 Frequência de indivíduos nos diferentes intervalos de severidade. Dados obtidos das avaliações realizadas nas populações F_3 e F_4 , aos 30 DAD, em 2007/08, Londrina, PR.

A existência de variabilidade fenotípica permite antever a possibilidade de sucesso com a seleção. Contudo, como o caráter é influenciado pelo

ambiente, a seleção de plantas individuais (seleção massal) é de sucesso questionável. Uma opção é estimar o valor genotípico por meio do emprego dos modelos mistos, mais especificamente pelo método *best linear unbiased prediction* (melhor predição linear não-viesada), ou *BLUP*. Esse procedimento tem sido amplamente utilizado no melhoramento animal e no de plantas perenes, em que se tomam informações por indivíduos e há desbalanceamento (Resende, 2007). No caso específico da cultura da soja, e em particular para seleção visando a resistência à ferrugem, não foi encontrado nenhum relato de utilização do método.

A partir das análises realizadas por meio do *BLUP*, constatou-se que a estimativa da h_a^2 foi de 10%, tanto quando se considerou a geração F₃ como a F₄. Essa estimativa é no sentido amplo, pois, entre progênies F₃, explora-se $\frac{3}{2}\sigma_A^2 + \frac{3}{4}\sigma_D^2$, enquanto, na geração F₄, a composição genética é de $\frac{7}{4}\sigma_A^2 + \frac{7}{16}\sigma_D^2$ (Bernardo, 2002). Contudo, em trabalhos anteriores a respeito do controle genético da resistência a esse patógeno, observou-se que a participação dos efeitos de dominância deve ser de menor importância³ (Ribeiro et al., 2007).

Desconsiderando a ocorrência de dominância no controle do caráter, a estimativa da herdabilidade pode ser considerada no sentido restrito. Na literatura, existem estimativas da herdabilidade para a severidade do patógeno considerando a média das progênies, sendo em torno de 40% (Ribeiro, 2009b). Como se constatou, os valores são superiores aos obtidos no presente trabalho. Contudo, eles não são comparáveis, pois, neste caso, a estimativa da herdabilidade foi em plantas (indivíduos). Também é importante salientar que, como a estimativa da herdabilidade foi baixa, a seleção massal, inicialmente, seria de baixa eficiência.

³ Mais detalhes nas páginas 62 a 72 e 86 a 92.

Por meio do *BLUP* é possível estimar o valor genotípico por planta (g). Nesse valor genotípico está incluída a contribuição dos locos em homozigose e os em heterozigose. Como já citado, a participação da dominância para esse caráter é pequena e, adicionalmente, entre progênies F_3 e, especialmente, F_4 , a frequência de locos em heterozigose é baixa. Assim, o g representa o valor aditivo que pode ser utilizado pela seleção.

A distribuição de frequência de $\mu + g$, ou seja, a contribuição da média geral mais o efeito do valor genotípico do indivíduo é apresentada na Figura 2. A distribuição genotípica apresentou uma tendência ainda mais pronunciada de ter distribuição normal do que a distribuição fenotípica apresentada anteriormente. A amplitude de variação foi de 5,1% para a geração F_3 e 9,8% para geração F_4 . Proporcionalmente, a média de cada geração variou 19% e 31%, para as gerações F_3 e F_4 , respectivamente. A maior variabilidade encontrada na geração F_4 em relação à geração F_3 era esperada, pois ela explora 7/4 da variância aditiva, ao passo que a geração F_3 explora apenas 3/2. Entretanto, deve ser enfatizado que parte desta diferença na variação entre as duas gerações deve-se a fatores ambientais, pois as duas gerações foram implantadas em épocas diferentes, tendo a geração F_4 sido semeada mais tardiamente.

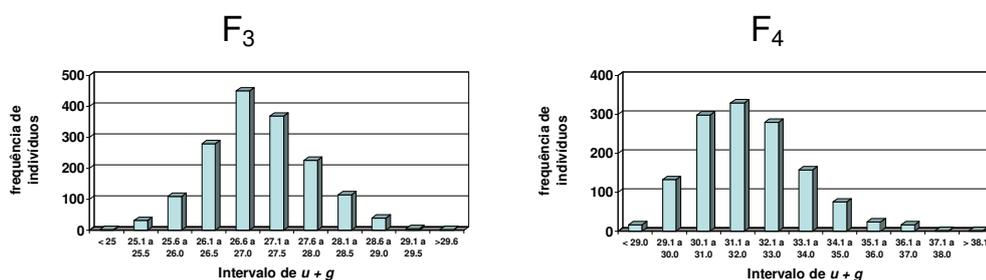


FIGURA 2 Média geral mais o efeito do valor genotípico do indivíduo do caráter severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos das avaliações realizadas nos indivíduos das populações F_3 e F_4 , aos 30 DAD, em 2007/08, Londrina, PR.

Simulou-se o progresso esperado com a seleção considerando a seleção de 100 ou 200 indivíduos com menor sintoma, por meio da estimativa dos valores genotípicos e fenotípicos (Tabela 1). A estimativa do progresso médio com a seleção, independente da geração, método de seleção e intensidade foi de -6,2%. Esse valor, mesmo considerando a grande influência do ambiente na manifestação da doença, pode ser considerado alto. Contudo, o ganho em porcentagem média utilizando o *BLUP* ou o valor fenotípico foi bem semelhante, especialmente com os dados da geração F₄. Era esperado que o ganho com o *BLUP* fosse mais pronunciado porque, na estimativa do valor genético, são incluídos todos os parâmetros do modelo (Resende, 2007). É provável que o pronunciado efeito de “shrinkage” seja o responsável pela menor estimativa, considerando o modo como foi efetuada a seleção. Isso porque, na seleção fenotípica, o diferencial de seleção (*ds*) foi muito superior ao obtido com o *BLUP*.

TABELA 1 Progresso genético esperado com a seleção. Dados obtidos das avaliações realizadas nos indivíduos das populações F₃ e F₄, aos 30 DAD, em 2007/08, Londrina, PR.

Pop	Intensidade de seleção	Média original (Mo)		Média dos selecionados (Ms)		Ganho com a seleção	
		BLUP	Valor fenotípico	BLUP	Valor fenotípico	BLUP	Valor fenotípico
F ₃	5% (100 plantas)	26,9	26,4	25,6	10,2	-4,8%	-6,1%
	10% (200 plantas)			25,8	11,8	-4,1%	-5,7%
F ₄	7% (100 plantas)	31,8	31,8	29,3	7,2	-7,9%	-7,9%
	13% (200 plantas)			29,7	10,4	-6,6%	-6,6%

Outra observação importante é verificar quantos indivíduos de cada população seriam selecionados pelos dois procedimentos. Esses valores estão apresentados na Tabela 2. Quando o número de indivíduos selecionados foi menor (100), especialmente na geração F₃, o número de indivíduos que coincidiu nos dois procedimentos foi muito baixo, apenas 26%. Já na geração F₄, esse número foi maior (71%). Quando foram considerados os 200 melhores indivíduos, a coincidência foi maior, sendo 51% para a geração F₃ e 80% para a geração F₄. Em princípio, esses resultados mostram que não houve grande vantagem no emprego do *BLUP* em relação à seleção fenotípica. Seria necessário, contudo, avaliar as progênies dos indivíduos selecionados nas duas condições e verificar em qual deles o progresso genético realizado foi realmente maior, ou seja, menor sintoma do patógeno.

Não existem muitos resultados a esse respeito em plantas anuais autógamas. Em um dos relatos encontrados, por meio de simulação, Nunes et al. (2008a) constataram que, no método genealógico, a inclusão da informação da genealogia usando o procedimento *BLUP* resultou em ganhos seletivos superiores ao alcançado quando essa genealogia foi ignorada. Contudo, o mesmo não ocorreu quando foram utilizados dados de campo, em que a seleção na média das progênies foi superior ao *BLUP* (Nunes et al., 2008b).

Uma última informação importante é verificar a origem dos indivíduos selecionados com relação à população segregante (Tabela 2). Observa-se que o maior número de indivíduos foi proveniente do cruzamento em que um dos pais era a linhagem BR01-18437, identificada como o genitor com melhor capacidade geral de combinação, visando à resistência a ferrugem-asiática da soja⁴. Entretanto, mesmo alguns cruzamentos em que os dois genitores foram de baixa capacidade geral de combinação ainda tiveram indivíduos em condições de serem selecionados. É necessário enfatizar que, se o esforço de seleção fosse

⁴ Mais detalhes nas páginas 62 a 72.

direcionado apenas às populações envolvendo os genitores com maior CGC, o progresso genético seria bem maior.

TABELA 2 Seleção dos melhores indivíduos por meio do valor genotípico (*g*) e fenotípico (*f*) da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos das avaliações realizadas nos indivíduos F₃ e F₄, aos 30 DAD, em 2007/08, Londrina, PR.

N ^o	População	100 indivíduos				200 indivíduos			
		F ₃		F ₄		F ₃		F ₄	
		<i>g</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>f</i>
1	BR01-18437 x BRS 184	12	17	14	12	25	31	20	24
2	BR01-18437 x BRS 231	17	20	19	18	31	49	37	34
3	BR01-18437 x BRS 232	16	15	13	4	31	32	22	19
4	BR01-18437 x Emb 48	17	9	16	14	29	21	32	23
5	BRS 184 x BRS 231	3	4	8	7	8	7	14	11
6	BRS 184 x BRS 232	7	8	3	3	15	16	9	5
7	BRS 184 x Emb 48	8	6	7	6	14	12	20	13
8	BRS 231 x BRS 232	6	7	8	7	15	11	16	12
9	BRS 231 x Emb 48	9	6	8	2	17	10	22	10
10	BRS 232 x Emb 48	5	8	4	1	15	11	8	5

4 CONCLUSÕES

1. A estimativa do progresso médio com a seleção, independente da geração, do método de seleção e da intensidade foi de -6,2%, tendo o ganho em porcentagem média utilizando o *BLUP* ou o valor fenotípico sido bem semelhante, não havendo vantagem no emprego do *BLUP* em relação à seleção fenotípica.
2. Grande parte dos indivíduos selecionados foi proveniente das populações que tinham como genitor comum a linhagem BR01-18437, portadora do gene maior para resistência. Contudo, em todas as populações foram identificados indivíduos resistentes.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stemma, 2002. 369 p.
- CANTERI, M. G.; GODOY, C. V. Escala diagramática para avaliação da ferrugem da soja. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 32, p. 89, 2003.
- DEL PONTE, E. M.; GODOY, C. V.; LI, X.; YANG, X. B. Predicting severity of asian soybean rust epidemics with empirical rainfall models. **Phytopathology**, St. Paul, v. 96, p. 797-803, 2006.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. **Tecnologias de produção de soja**: Paraná 2007. Londrina: EMBRAPA Soja, 2006. 217 p.
- LAPERUTA, L. C.; ARIAS, C. A. A.; RIBEIRO, A. S.; RACHID, B. F.; PIEROZZI, P. H.; TOLEDO, J. F. F.; PÍPOLO, A. E.; CARNEIRO, G. E. S. New genes conferring resistance to Asian soybean rust: allelic testing for the *Rpp2* and *Rpp4* loci. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1741-1747, Dec. 2008.
- NUNES, J. A. R.; MORETO, A. L.; RAMALHO, M. A. P. Using genealogy to improve selection efficiency of pedigree method. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 65, n. 1, p. 25-30, 2008a.
- NUNES, J. A. R.; RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F. Inclusion of genetic relationship informations in the pedigree selection method using mixed models. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.31, n.1, p.73-78, 2008b.
- PIEROZZI, P. H. B. **Controle genético da resistência da soja à ferrugem asiática**: avaliações de severidade em campo experimental. 2007. 142 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- RACHID, B. F. **Teste de alélismo em soja visando a obtenção de novos genes de resistência para ferrugem asiática**. 2008. 83 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- RESENDE, M. D. V. **Software Selegen – REML/ BLUP**: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos mistos. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359 p.

RESENDE, M. D. V.; PRATES, D. F.; YAMADA, C. K.; JESUS, A. Estimaco de componentes de varincia e predico de valores genticos pelo mtodo da mxima verossimilhana restrita (REML) e melhor predico linear no viciada (BLUP) em *Pinus*. **Boletim de Pesquisa Florestal**, Colombo, n. 32/33, p. 23-42, jan./dez. 1996.

RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; RACHID, B. F.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; SOARES, R. M.; GODOY, C. V. Genetic control of Asian rust in soybean. **Euphytica**, Berlin, v. 157, p. 15-25, Mar. 2007.

RIBEIRO, A. S.; TOLEDO, J. F. F.; ARIAS, C. A. A.; GODOY, C. V.; SOARES, R. M.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; GONALVES-VIDIGAL, M. C.; OLIVEIRA, M. F. Genetic control of soybean (*Glycine max*) yield in the absence and presence of the Asian rust fungus (*Phakopsora pachyrhizi*). **Genetics and Molecular Biology**, Ribeiro Preto, v. 31, n. 1, p. 98-105, Aug. 2008.

SOARES, R. M.; RUBIN, S. A. L.; WIELEWICKI, A. P.; OZELAME, J. G. Fungicidas no controle da ferrugem-asitica (*Phakopsora pachyrhizi*) e produtividade da soja. **Cincia Rural**, Santa Maria, v. 34, p.1 245-1247, 2004.

APÊNDICE

APÊNDICE 1A Análises de variância da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos das avaliações nos genitores e gerações F₂ e F₃, realizadas aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2006/2007, Londrina, PR (dados transformados: $(\arcsen\sqrt{x/100})$).

FV	GL	30 DAD		37 DAD	
		QM	P	QM	P
Tratamento	24	843,15	<,0001	1065,30	<,0001
Pais	4	1155,00	<,0001	1492,97	<,0001
Híbridos (F₂)	9	908,11	<,0001	1098,90	<,0001
CGC	4	1942,22	<,0001	2186,22	<,0001
CEC	5	81,68	0,3449	230,69	0,2054
Pais vs Híbridos (F₂)	1	7442,61	<,0001	9705,22	<,0001
Híbridos (F₃)	9	745,20	<,0001	902,78	<,0001
CGC	4	1471,28	<,0001	1655,82	<,0001
CEC	5	158,56	0,0527	302,36	0,0923
Pais vs Híbridos (F₃)	1	8908,80	<,0001	11470,30	<,0001
Erro	3683	72,67		160,22	
CV (%)		20,83		21,34	

APÊNDICE 2A Análises de variância da severidade da ferrugem da soja. Dados obtidos das avaliações nos genitores e gerações F₂ e F₃, realizadas aos 30 e 37 dias após a detecção da doença (DAD), em 2007/2008, Londrina, PR (dados transformados: $(\arcsen\sqrt{x/100})$).

FV	GL	30 DAD		37 DAD	
		QM	P	QM	P
Tratamento	24	504,94	<,0001	1928,12	<,0001
Pais	4	469,79	<,0001	1445,45	<,0001
Híbridos (F₂)	9	567,94	<,0001	2626,25	<,0001
CGC	4	1161,72	<,0001	5727,09	<,0001
CEC	5	72,87	0,2119	145,26	100
Pais vs Híbridos (F₂)	1	5127,94	<,0001	16856,83	<,0001
Híbridos (F₃)	9	555,22	<,0001	1772,72	<,0001
CGC	4	1080,62	<,0001	3745,57	<,0001
CEC	5	139,53	0,0251	229,63	0,3733
Pais vs Híbridos (F₃)	1	5242,42	<,0001	24538,6	<,0001
Erro	3620	51,26		214,03	
CV (%)		23,94		31,26	