



**UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA**

PEDRO HENRIQUE BRAGA PIEROZZI

**CONTROLE GENÉTICO DA RESISTÊNCIA DA SOJA À
FERRUGEM ASIÁTICA:
AVALIAÇÕES DE SEVERIDADE EM CAMPO EXPERIMENTAL**

Londrina
2007

PEDRO HENRIQUE BRAGA PIEROZZI

**CONTROLE GENÉTICO DA RESISTÊNCIA DA SOJA À
FERRUGEM ASIÁTICA:
AVALIAÇÕES DE SEVERIDADE EM CAMPO EXPERIMENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação, em Genética e Biologia Molecular da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Genética e Biologia Molecular.

Orientador: Prof. PhD José Francisco Ferraz de Toledo

Londrina
2007

PEDRO HENRIQUE BRAGA PIEROZZI

**CONTROLE GENÉTICO DA RESISTÊNCIA DA SOJA À
FERRUGEM ASIÁTICA:
AVALIAÇÕES DE SEVERIDADE EM CAMPO EXPERIMENTAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação, em Genética e Biologia Molecular da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Genética e Biologia Molecular.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. José Baldin Pinheiro
(Universidade de São Paulo – Esalq)

Profa. Dra. Rosângela Maria Pinto Moreira
(Universidade Estadual de Londrina)

Prof. PhD José Francisco Ferraz de Todelo
(Embrapa Soja / Orientador)

Londrina, 29 de janeiro de 2007.

Dedicação, coragem e autoconfiança são fatores decisivos para o sucesso. Não importam quais sejam os obstáculos e as dificuldades, se estamos possuídos de inabalável determinação, conseguiremos superá-los.

(Dalai-Lama)

Vive

Vive, dizes, no presente,
Vive só no presente.

Mas eu não quero o presente, quero a realidade;
Quero as cousas que existem, não o tempo que as mede.

O que é o presente?
É uma cousa relativa ao passado e ao futuro.
É uma cousa que existe em virtude de outras cousas existirem.
Eu quero só a realidade, as cousas sem presente.

Não quero incluir o tempo no meu esquema.
Não quero pensar nas cousas como presentes; quero pensar nelas como cousas.
Não quero separá-las de si-próprias, tratando-as por presentes.

Eu nem por reais as devia tratar. Eu não as devia tratar por nada. Eu devia vê-las,
apenas vê-las;
Vê-las até não poder pensar nelas, Vê-las sem tempo, nem espaço,
Ver podendo dispensar tudo menos o que se vê.
É esta a ciência de ver, que não é nenhuma.

(Fernando Pessoa)

DEDICO

À minha mãe Ana

OFEREÇO

À minha namorada Larissa

AGRADECIMENTOS

À minha mãe Ana Luisa Braga, pessoa com a qual eu sei que sempre poderei contar.

Ao meu irmão Paulo Eduardo Braga Pierozzi, pelo exemplo de amizade. Ao meu pai Paulo Afonso Pierozzi, pelo apoio.

À minha avó Luiza Breda Braga, que sempre demonstrou interesse pelo meu trabalho.

À minha namorada Larissa DI Cássia Laperuta, garota que foi meu alicerce nesses dois anos em Londrina, sendo a única pessoa que sempre esteve ao meu lado, nos momentos bons e ruins.

Ao pesquisador José Francisco Ferraz de Toledo, por ter aceitado me orientar sem ao menos me conhecer, pelo exemplo de profissionalismo, pelos ensinamentos, pela dedicação e pelo auxílio na execução deste trabalho.

Aos verdadeiros amigos, que mesmo longe se mostraram presentes.

Aos pesquisadores da Embrapa Soja Carlos Alberto Arrabal Arias, José Ubirajara Vieira Moreira e Ivani de Oliveira Negrão Lopes, e também à colega Aliny Simony Ribeiro, pelas contribuições.

Às secretárias Maria Sueli Miranda e Mabel Nakai, pela paciência e por sempre estarem dispostas a ajudar.

Ao pessoal de campo da equipe de Melhoramento da Embrapa Soja: Manoel Alves, Manoel Pinto da Silva, Luciano Siqueira, Paulo Henrique de Souza Silva, Joel Antonio da Silva, Elias Pereira Nunes e, em especial, Paulo Roberto Choucino Andregretti e Rogério Matsuo Omura. Obrigado pelo auxílio na coleta dos dados, pelo aprendizado e pela paciência.

Aos professores com os quais tive o prazer de ter aula, em especial ao Prof. Dr. Josué Maldonado Ferreira, pelos valiosos ensinamentos.

À Coordenação do Curso de Mestrado em Genética e Biologia Molecular da Universidade Estadual de Londrina.

À Embrapa Soja, pela bolsa e excelente infra-estrutura disponibilizada para a realização deste trabalho.

PIEROZZI, Pedro Henrique Braga. **Controle genético da resistência da soja à ferrugem asiática: avaliações de severidade em campo experimental.** 2007. 141f. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2007.

RESUMO

Atualmente o Brasil têm grande destaque na sojicultura mundial, ocupando a posição de segundo maior produtor. Entretanto, em maio de 2001 a ferrugem asiática foi detectada no território nacional, trazendo grandes preocupações para os produtores e pesquisadores. Trata-se de uma doença extremamente agressiva, cujo principal dano é a desfolha precoce, impedindo a completa formação dos grãos, com conseqüente redução da produtividade. Para a safra 2005/2006 brasileira, considerando a perda na colheita e o custo com a aplicação de fungicida, estima-se que o impacto econômico com a doença foi de US\$ 1,75 bilhão. Dentre as estratégias de controle de doenças de plantas, a semeadura de cultivares resistentes constitui o método mais apropriado, sendo que para a ferrugem asiática já foram descritos quatro genes qualitativos dominantes - Rpp1, Rpp2, Rpp3 e Rpp4. Tais fontes não têm se mostrado muito duradouradas, pois o fungo causador da ferrugem (*Phakopsora pachyrhizi*) possui uma alta variabilidade genética, levando ao aparecimento de novos isolados que acabam por quebrar a resistência. Como exemplo disso temos o isolado proveniente do Estado de Mato Grosso que, em 2003, quebrou a resistência conferida pelos genes Rpp1 e Rpp3. Dessa maneira, a busca de novas fontes de resistência, incluindo aquela conferida por genes quantitativos, bem como o estudo dos efeitos genéticos que controlam essa resistência são de grande interesse. O presente trabalho teve como objetivo estudar em campo o controle genético da resistência à ferrugem asiática de diferentes genótipos de soja, buscando investigar a ação de genes qualitativos e/ou quantitativos para resistência/tolerância à doença. Dois experimentos foram instalados em campo no ano agrícola de 2005/2006; um deles serviu de controle, enquanto que no outro foi feita a inoculação do patógeno. O material genético utilizado incluiu os genótipos BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339, Embrapa 48, PI 200487, PI 230970, PI 459025-A, PI 200526, além da geração segregante F2 derivada dos possíveis cruzamentos entre os genótipos, desconsiderando os recíprocos. No experimento inoculado foram realizadas avaliações de severidade da ferrugem asiática (medida pelo percentual de área foliar infectada), bem como avaliações dos tipos de lesão das plantas (RB ou TAN). Coletados os dados, procederam-se as análises quantitativas para a característica severidade da ferrugem asiática e as análises qualitativas para os tipos de lesão. O caráter severidade apresentou distribuição contínua, tendo sido detectada normalidade para os dados de onze cruzamentos da 3ª avaliação. O teste de Scott-Knott comparando as médias dos genitores dentro de cada avaliação revelou um ótimo desempenho da linhagem BR01-18437 e da cultivar BRS 231. A análise qualitativa testando as proporções de segregação das populações F2 dos cruzamentos mostrou que a PI 200487 e a PI 200526 possuem alelos diferentes do mesmo gene de resistência, sendo que esse gene é diferente de Rpp2 e Rpp4. A linhagem BR01-18437 possui resistência genética à ferrugem asiática controlada por

gene recessivo. Quanto à análise quantitativa, os modelos genéticos de médias e variâncias revelaram que a resistência genética é controlada por genes de ação predominantemente aditiva e que estão dispersos nos genitores. Efeitos de dominância [h] foram detectados para alguns cruzamentos das avaliações, a grande maioria no sentido de diminuir a severidade da doença. Os modelos genéticos de variâncias indicaram a presença de variabilidade genética para alguns cruzamentos, sendo que o maior número de estimativas de D foi conseguido com os dados da 4ª avaliação. Presença de interação genótipo x microambiente foi detectada para muitos cruzamentos da 2ª avaliação. Verificou-se que a cultivar BRS 184 é tolerante à ferrugem asiática e também foi confirmado que a cultivar BRS 231 possui genes quantitativos de resistência à doença. Os valores de herdabilidade no sentido amplo para o caráter severidade da ferrugem asiática variaram de 37% a 59%, mostrando que desde que tomados os devidos cuidados a seleção baseada em plantas individuais da geração F2 pode ser viável. A previsão do potencial genético dos cruzamentos revelou boas probabilidades de se obter híbridos F1 de segundo ciclo com média de severidade inferior à da cultivar BRS 231, destacando-se os cruzamentos da 4ª avaliação que possuem a PI 200526 como um dos genitores.

Palavras-chaves: Herança genética. Genes quantitativos. Genes qualitativos. Resistência à doença. Herdabilidade. Potencial genético. *Phakopsora pachyrhizi*.

PIEROZZI, Pedro Henrique Braga. **Controle genético da resistência da soja à ferrugem asiática: avaliações de severidade em campo experimental.** 2007. 141f. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2007.

ABSTRACT

Currently Brazil is very important in world soybean cultivation and is the second largest producer. However, in May 2001 Asian rust was detected in Brazil, causing great concern to producers and researchers. It is an extremely aggressive disease, whose main damage is early leaf fall that prevents complete grain formation, with a consequent reduction in yield. For the Brazilian 2005/2006 harvest, considering loss at harvest and costs of fungicide application, it was estimated that the economic impact of the disease was US\$1.75 billion. Plant disease control strategies include planting resistant cultivars, which is the most appropriate method, and four dominant major genes - Rpp1, Rpp2, Rpp3 and Rpp4, have already been reported for Asian rust. These sources have been shown to be not very long-lasting, because the fungus that causes Asian rust (*Phakopsora pachyrhizi*) has high genetic variability, leading to the appearance of new isolates that break the resistance. An example of this was the isolate from Mato Grosso Estate that broke the resistance conferred by the Rpp1 and Rpp3 genes in 2003. Thus the search for new sources of resistance, including that conferred by minor genes, and the study of the genetic effects that control this resistance are of great interest. The objective of the present study was to study in the field the genetic control of resistance to Asian rust in different soybean genotypes, aiming to investigate the action of major and/or minor genes for resistance/tolerance to the disease. Two experiments were set up in the field in the 2005/2006 growing season; one served as control, while the other was inoculated with the pathogen. The genetic material used included the following genotypes BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339, Embrapa 48, PI 200487, PI 230970, PI 459025-A, PI 200526, in addition to the segregant F2 generation derived from the possible crosses among the genotypes, discarding the reciprocals. In the inoculated experiment, the severity of the Asian rust was assessed (measured by the percentage of infected leaf area) along with the types of lesions on the plants (RB or TAN). After collecting the data, quantitative analyses were carried for the severity characteristic of Asian rust and the qualitative analyses for the types of lesion. The severity trait presented continuous distribution and normality was detected for the data in 11 crosses at the third assessment. The Scott-Knott test comparing the parental means within each assessment showed good performance of the BR01-18437 line and the BRS 231 cultivar. Qualitative analysis testing the proportions of segregation in the F2 populations in the crosses showed that PI 200487 and PI 200526 had different alleles of the same resistance gene, and this gene was different from Rpp2 and Rpp4. Genetic resistance to Asian rust is controlled in the BR01-18437 line by a recessive gene. Regarding the quantitative analysis, the genetic models of means and variances showed that the genetic resistance was controlled by genes with predominantly additive action and that they were dispersed in the parents. Effects of dominance [h] were detected for some crosses in the assessments, most in the sense of decreasing the disease severity. The genetic models of variance indicated the presence of genetic variability for some

crosses, and the greatest number of D estimates was obtained with the data at the fourth assessment. The presence of the genotype x microenvironment interaction was detected for many crosses at the second assessment. It was verified that the BRS 184 cultivar was tolerant to Asian rust and it was also confirmed that the BRS 231 cultivar had minor genes resistant to the disease. The heritability values in the wide sense for the Asian rust severity trait varied from 37% to 59%, showing that as long as the proper care is taken, selection based on individual plants in the F2 generation may be viable. The prediction of the genetic potential of the crosses showed good probabilities for obtaining second cycle F1 hybrids with a severity mean lower than that of the BRS 231 cultivar, especially in the crosses at the fourth assessment that contain PI 200526 as one of the parents.

Keywords: Genetic inheritance. Minor genes. Major genes. Disease resistance. Heritability. Genetic potential. *Phakopsora pachyrhizi*.

LISTA DE GRÁFICOS

- Gráfico 1** – Evolução da severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) nos genótipos genitores80
- Gráfico 2** – Desempenho das PIs e linhagem ao longo das avaliações de severidade81
- Gráfico 3** – Desempenho das cultivares ao longo das avaliações de severidade81

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Croqui experimental	47
Figura 2 – Escala diagramática para ferrugem da soja (CANTERI; GODOY, 2003)	50

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Graus de liberdade (gl), médias (\bar{x}) e variâncias (σ^2) das gerações genitoras e F2 nas 3 avaliações de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)75
- Tabela 2** – Médias harmônicas dos genitores e teste de Scott-Knott para as 3 avaliações de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)76
- Tabela 3** – Avaliações dos tipos de lesão e lesão predominante (conclusão) dos genótipos genitores76
- Tabela 4** – Segregação da população F2 do cruzamento PI 230970 x PI 459025-A para as avaliações dos tipos de lesão.....77
- Tabela 5** – Proporções aceitas pelo teste de Qui-Quadrado (χ^2) para a segregação das populações F2 dos cruzamentos nas 3 avaliações dos tipos de lesão78
- Tabela 6** – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 2ª avaliação102
- Tabela 7** – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 3ª avaliação105
- Tabela 8** – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 4ª avaliação108
- Tabela 9** – Herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) para o caráter severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)111
- Tabela 10** –Valores de Z calculados segundo Toledo *et al.* (1984) e probabilidades (P) da população F2 dos cruzamentos produzir híbridos F1 de segundo ciclo com média inferior à da cultivar BRS 231, considerando o caráter severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)112

LISTA DE QUADROS

Quadro 1 – Estádios de desenvolvimento da soja de acordo com Fehr <i>et al.</i> (1971).....	49
Quadro 2 – Informações necessárias para o teste conjunto de escala (CAVALLI, 1952) envolvendo dois genitores e sua geração segregante F2.....	53
Quadro 3 – Componentes do modelo genético simples, presentes nas variâncias dos genitores e da geração F2	56
Quadro 4 – Componentes de variância genética aditiva (D), de dominância (H) e de interação genótipo x microambiente (E1 e E2) dos genitores e da geração F2.....	56
Quadro 5 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	82
Quadro 6 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	83
Quadro 7 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	84
Quadro 8 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	85
Quadro 9 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	86
Quadro 10 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	87
Quadro 11 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	88

Quadro 12 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	89
Quadro 13 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	90
Quadro 14 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	91
Quadro 15 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	92
Quadro 16 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	93
Quadro 17 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações	94
Quadro 18 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 3 cruzamentos nas 3 avaliações	95
Quadro 19 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos	96
Quadro 20 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos	97
Quadro 21 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos	98
Quadro 22 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos	99

Quadro 23 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos	100
Quadro 24 – Testes de Normalidade para os dados da 3a avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 5 cruzamentos	101

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	19
2 REVISÃO DE LITERATURA	21
2.1 SOJA (<i>Glycine max</i>).....	21
2.2 FERRUGEM ASIÁTICA (<i>Phakopsora pachyrhizi</i>).....	25
2.2.1 Patógeno	25
2.2.2 Sintomatologia e desenvolvimento da doença	27
2.2.3 Histórico	29
2.2.4 Danos e perdas causados pelo patógeno	30
2.2.5 Estratégias de controle.....	33
2.2.6 Resistência genética	36
3 OBJETIVOS	42
4 MATERIAIS E MÉTODOS	43
4.1 GENÓTIPOS GENITORES.....	43
4.2 OBTENÇÃO DAS GERAÇÕES SEGREGANTES	44
4.3 DELINEAMENTO E PROCEDIMENTOS EXPERIMENTAIS	45
4.4 PREPARAÇÃO DO INÓCULO E INOCULAÇÃO	48
4.5 AVALIAÇÕES	49
4.6 ANÁLISE GENÉTICA QUANTITATIVA	51
4.7 ANÁLISE GENÉTICA QUALITATIVA.....	51
4.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS GERAIS.....	52
4.9 COMPONENTES GENÉTICOS DE MÉDIAS	52
4.10 COMPONENTES GENÉTICOS E AMBIENTAIS DE VARIÂNCIAS	55
4.11 CÁLCULO DA HERDABILIDADE E METODOLOGIA DE PREVISÃO DO POTENCIAL GENÉTICO DOS CRUZAMENTOS	57
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO	59
5.1 ANÁLISES GERAIS.....	59
5.2 ANÁLISE QUALITATIVA.....	62
5.3 COMPONENTES GENÉTICOS DE MÉDIAS	66

5.4 COMPONENTES GENÉTICOS DE VARIÂNCIAS.....	70
5.5 HERDABILIDADE E PREVISÃO DO POTENCIAL GENÉTICO DOS CRUZAMENTOS	72
6 ARTIGO	113
7 CONCLUSÕES	129
REFERÊNCIAS.....	130

1 INTRODUÇÃO

Quando confrontada às demais grandes culturas brasileiras ao longo das três últimas décadas, constata-se que a soja foi não apenas a cultura que mais cresceu em volume de produção, mas foi também, o cultivo que mais cresceu em área plantada (TECNOLOGIAS..., 2004). No Brasil, na safra 2005/2006, a soja ocupou 22,2 milhões de hectares, seguida do milho (12,8 milhões de hectares) e da cana-de-açúcar (5,8 milhões de hectares) (CONAB, 2006). O crescimento dessa cultura ocorreu não só na esfera nacional, mas também em escala mundial, observando-se de 1970 a 2003 um crescimento da produção global da ordem de 333% (TECNOLOGIAS..., 2004). Os esforços e recursos investidos na pesquisa e assistência técnica fizeram a produtividade brasileira da soja atingir 2.816 kg/ha (CONAB, 2006) na safra 2002/2003 (1º lugar mundial em produtividade).

Essa crescente expansão da soja levou ao cultivo dessa cultura em novas fronteiras edafo-climáticas, aumentando as demandas por tecnologias que dão sustentação ao sistema de produção, tal como resistência genética à doenças. Cerca de 50 doenças causadas por fungos, bactérias, nematóides e vírus já foram identificadas na cultura da soja no Brasil, sendo que muitas delas trazem grande ameaça à produtividade e competitividade da soja nacional.

Entre as diversas doenças que afetam a soja, a ferrugem asiática é uma das que causam maiores prejuízos para a cultura. Ausente no Continente Americano desde a introdução dessa leguminosa, a doença finalmente chegou às lavouras do sul do continente, alastrando-se rapidamente pelo Paraguai (2001), Brasil (2001) e Argentina (2002). Em menos de três safras (2001/2002, 2002/2003, 2003/2004) já se espalhou por quase toda a área de soja do Paraguai e 80% das regiões de cultivo do Brasil (YORINORI *et al.*, 2003).

O fornecimento de recomendações de controle da ferrugem asiática que satisfaçam a todas as regiões brasileiras é complicado, pois trata-se de uma doença de ocorrência recente em nosso território. Por esse motivo, há uma limitação de informações sobre as influências que as condições climáticas das distintas regiões de cultivo da soja poderão exercer sobre a severidade da doença. Além disso, a indisponibilidade de fontes de resistência efetiva e duradoura, associada à alta variabilidade genética do fungo e à possível presença contínua do inóculo em

sojas “safrinha” ou guaxas na entressafra, dificulta soluções imediatas baseadas em melhoramento genético. Por esses motivos, no momento, o uso do controle químico tem sido a forma mais aplicada e com resultados mais eficientes no combate à doença.

Estudos da diversidade do patógeno e do controle genético da resistência irão ajudar muito na incorporação de resistência mais duradoura e trarão como primeiro benefício a diminuição do número de aplicações de fungicida. Isso é de grande interesse, pois apesar do controle químico feito de maneira correta ser uma forma eficiente de combate, ele leva ao aumento do custo de produção e também pode causar danos ambientais. Além disso, a semeadura de cultivares resistentes constitui o método mais apropriado para o controle de doenças de plantas e sua adoção pelos agricultores é simples, barata e permite que estes continuem explorando a cultura de seu interesse apenas substituindo a cultivar suscetível por outra resistente.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 SOJA (*Glycine max*)

A soja pertence à divisão *Magnoliophyta*, classe *Magnoliopsida*, subclasse *Rosidae*, ordem *Fabales*, família *Fabaceae*, subfamília *Faboideae*, gênero *Glycine* L., subgênero *Glycine* subg. soja (Moench) e espécie *Glycine max* (L.) Merrill.

Trata-se de uma espécie autógama, na qual a cleistogamia (ocorrência da polinização do estigma antes da abertura da flor) é responsável pela baixa taxa de alogamia (SEDIYAMA *et al.*, 2005). Todavia, podem ocorrer alguns cruzamentos naturais, sendo as abelhas e os tripses os principais agentes (SEDIYAMA *et al.*, 1982). Miyasaka (1958), realizando um trabalho com a cultivar Abura em Campinas-SP, verificou uma percentagem de cruzamento natural de aproximadamente 1,0%. Nos Estados Unidos, Ahrent e Caviness (1994) investigaram a taxa de alogamia em diversos genótipos de soja e concluíram que a taxa de fecundação cruzada pode atingir até 2,5% entre variedades, em campo.

Glycine soja é considerada a mais provável ancestral da qual *Glycine max* teria evoluído. Uma vez que *Glycine soja* e *Glycine max* são tetraplóides, acredita-se que a forma atualmente cultivada tenha derivado de *Glycine soja*, em razão do acúmulo de características qualitativas e quantitativas resultantes de mutações genéticas, sem que houvesse alteração no número de cromossomos (BONETTI, 1981).

As espécies *Glycine max* e *Glycine soja* possuem o número de cromossomos diplóide 40 e pode-se efetuar o cruzamento entre estas duas espécies com relativa facilidade, uma vez que os híbridos F1 são férteis (SEDIYAMA *et al.*, 2005). Há poucos trabalhos relacionados com cruzamentos intersubgenéricos de *Glycine max* com as espécies perenes do subgênero *Glycine*, mas de modo geral esses cruzamentos são inviáveis ou os híbridos obtidos são altamente estéreis (BORÉM *et al.*, 1999).

O germoplasma de *Glycine max* contém grande número de tipos de plantas, bem como ampla forma de resistência à pragas e caracteres morfológicos e

fisiológicos distintos. As linhagens dentro de *Glycine max* são facilmente hibridizáveis. Todavia, para um rápido avanço na adaptação e produtividade da soja, os melhoristas de plantas, considerando as novas e emergentes áreas de produção no Brasil, restringem a utilização de germoplasma com os tipos adequados dentro da espécie cultivada *Glycine max* (SEDIYAMA *et al.*, 2005).

Por ser uma planta milenar, fica difícil estabelecer com clareza a origem e a história da soja. Curiosamente, a mais antiga referência escrita sobre a soja apareceu em um herbário com fins medicinais – o *Peu Ts'ao Kang Mu*, escrito pelo imperador Shen Nung, que reinava na China no ano 2838 a.C. No entanto, para trabalhar com uma boa margem de segurança, podemos aceitar o século XI a.C. como o período em que a soja surgiu como cultura no nordeste da China (CARUSO, 1997).

Glycine max nunca foi encontrada na forma silvestre e o mais provável centro de origem da soja está localizado nas partes central e ocidental da China, sendo a Manchúria um importante centro de diversificação (origem secundária). Segundo alguns autores, que registram a palavra “shu” significando soja, o período mais provável de domesticação da planta estaria entre 1500 e 1027 a.C. (CARUSO, 1997).

Da China, com o crescimento do comércio, a soja foi levada para a Coreia, Japão e sudeste da Ásia. Em 1712 chegou pela primeira vez na Europa, vinda do Japão. Na França, a mais antiga referência data de 1739, quando foi plantada no Jardim Botânico daquele país. Na Inglaterra foi cultivada em 1790 e na Itália o cultivo foi iniciado em 1840 (BONETTI, 1981).

Sua chegada nas Américas deu-se no início do século XIX como lastro no fundo dos navios (REIS, 2004) e no final desse século o Departamento de Agricultura dos Estados Unidos se interessou pelo vegetal e introduziu algumas variedades de soja vindas da Ásia (CARUSO, 1997). Entretanto, a maior parte da área plantada com soja foi utilizada principalmente para feno ou, em alguns casos, como forragem verde (COSTA, 1996). Só por volta de 1930, um amplo trabalho conjunto de pesquisadores dos Estados Unidos e do Canadá possibilitou o desenvolvimento de variedades melhoradas de soja, que resultou na introdução de variedades substancialmente diferentes das plantas originais, cujo rendimento e teor de óleo eram mais elevados (CARUSO, 1997). Nessa época os Estados Unidos ganharam importância como produtores e a partir de 1941 a área cultivada para

grãos superou a cultivada para forragem. O cultivo como forrageira declinou rapidamente, até desaparecer em meados dos anos 90 (TECNOLOGIAS..., 2004).

No Brasil, a soja foi introduzida por Gustavo Dutra, em 1882, na Bahia (VERNETTI, 1983). Em 1891 foi semeada na Estação Agronômica de Campinas, pertencente ao Instituto Agronômico de Campinas (IAC). Em 1901 foram distribuídas sementes para cultivo no Estado de São Paulo e no mesmo ano há informações de plantio com bons resultados numa fazenda em Dom Pedrito-RS (CARUSO, 1997).

A partir daí, devido a dois fatores decisivos, a cultura começou a se consolidar no Rio Grande do Sul. O primeiro foi a existência de uma forte atividade de criação de suínos, razão pela qual se costuma dizer que a soja encontrou no porco seu grande aliado. Efetivamente, os criadores de porcos que antes utilizavam o milho, a abóbora e outros vegetais, identificaram na soja a fonte das proteínas que faltavam nos outros alimentos. O outro fator ocorreu na década de 50, quando a expansão da triticultura na região sul foi incentivada pelo Governo Federal, sendo que diante da preocupação em evitar a monocultura a soja foi considerada ideal para a rotação com o trigo (CARUSO, 1997).

Do Rio Grande do Sul a soja se irradiou para outros estados brasileiros. Inicialmente, agricultores gaúchos trouxeram-na para Santa Catarina, tendo sido plantada no oeste do Estado e no Vale do Rio do Peixe. No Paraná a soja era conhecida desde 1939, também trazida por agricultores gaúchos, mas sua expansão teve início quando passou a ocupar primeiramente as áreas de cultivo de arroz de sequeiro, nos Campos Gerais, e depois a substituir, no norte e nordeste, os cafezais devastados pelas geadas no princípio dos anos 50. Em São Paulo a publicação da primeira estatística oficial de produção de soja refere-se ao ano agrícola de 1944/1945. A partir daí a soja cresceu na direção de Minas Gerais e depois alcançou o Centro-Oeste brasileiro, ocupando atualmente uma grande área do Cerrado (CARUSO, 1997). Hoje as regiões produtoras de soja incluem ainda os Estados do Maranhão, Piauí, Bahia, Tocantins, Pará, Amazonas, Rondônia e Roraima.

Partindo da década de 60 e 70, de todas as iniciativas implementadas para incrementar e fortalecer a pesquisa com soja no país merece destaque a criação do Centro Nacional de Pesquisa de Soja, em 1975. A partir de 1976 esse centro passou a patrocinar o Programa Nacional de Pesquisa de Soja,

cujo propósito foi integrar e potencializar os isolados esforços de pesquisa com a cultura, espalhados pelo sul e sudeste (TECNOLOGIAS..., 2004).

Entre as conquistas da pesquisa brasileira está o desenvolvimento de cultivares adaptadas às baixas latitudes dos climas tropicais, pois até a década de 70 os cultivos comerciais de soja no mundo restringiam-se a regiões de climas temperados e subtropicais, cujas latitudes estavam próximas ou superiores a 30°.

Os pesquisadores brasileiros conseguiram romper essa barreira, desenvolvendo germoplasma adaptado às condições tropicais e viabilizando o seu cultivo em qualquer ponto do território nacional. Somente no Ecossistema dos Cerrados, mais de 200 milhões de hectares de solos desvalorizados e considerados improdutivos foram transformados em área potencial para o cultivo da soja e de outros grãos (TECNOLOGIAS..., 2004).

A expansão da soja da região sul para a região central brasileira foi tão expressiva que, comparando a média de produção da década de 1970 com a de 2004, verifica-se que enquanto o crescimento da região sul foi de apenas 12 vezes, na região central o crescimento foi de 1.536 vezes (TECNOLOGIAS..., 2004). Essa expansão regional para áreas de Cerrado, com latitude inferior a 20°, contribuiu em muito para o aumento da produção desse grão no Brasil, e em 2000 o Estado de Mato Grosso assumiu a posição de maior produtor nacional.

Os investimentos em pesquisa e assistência técnica fizeram a produtividade brasileira da soja atingir 2.816 kg/ha (CONAB, 2006) na safra 2002/2003 (1º lugar mundial em produtividade) e hoje o Brasil figura como o segundo produtor mundial dessa oleaginosa, sendo responsável, juntamente com os EUA (1º produtor mundial) e Argentina (3º produtor mundial), por cerca de 80% da produção mundial de grãos.

A importância da soja para a economia brasileira pode ser vista por sua representatividade nas exportações nacionais, onde o complexo soja lidera as exportações do agronegócio. Para 2006 projeta-se a exportação total de US\$ 9,2 bilhões em todo o complexo, havendo um aumento da participação da soja em grão (SOBE..., 2006).

2.2 FERRUGEM ASIÁTICA (*Phakopsora pachyrhizi*)

2.2.1 Patógeno

Juntamente com a expansão da soja para novos limites, constata-se o aumento na intensidade de doenças conhecidas há muito tempo, além do surgimento de novos problemas fitopatológicos. Alguns investigadores têm apontado como causa da maior intensidade das doenças a conjugação dos seguintes fatores: monocultura em plantio direto, população elevada de plantas (superior ao recomendado pela pesquisa), desequilíbrios nutricionais solo/planta, o clima favorável e a indisponibilidade de cultivares com nível satisfatório de resistência ao complexo de doenças desta leguminosa (REIS, 2004).

Nesse contexto de doenças que atacam a cultura de soja, a ferrugem asiática é uma das mais temidas, tendo grande poder de destruição e causando danos notáveis. O termo ferrugem da soja pode se referir não somente à ferrugem asiática, mas também à ferrugem americana.

A ferrugem americana é causada pelo fungo *Phakopsora meibomiae*, patógeno que ocorre naturalmente no Continente Americano. O fungo possui uma ampla gama de hospedeiros, podendo infestar naturalmente 42 espécies de 19 gêneros de leguminosas (HENNEN, 1996). Ocorre desde Porto Rico (VAKILI; BROMFIELD, 1976) até o sul do Estado do Paraná (DESLANDES, 1979; YORINORI; DESLANDES, 1984; YORINORI, 1989) e raramente causa perdas. Aparece em condições de temperaturas amenas (média abaixo de 25°C) e umidade relativa elevada, estando localizada nas regiões dos Cerrados com altitudes superiores a 800m e na Região Sul (YORINORI *et al.*, 2004). O único surto com perdas econômicas foi registrado na safra 1987/1988, em São Gotardo- MG (YORINORI, 1989).

Já a ferrugem asiática, causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi*, é extremamente agressiva e seu patógeno está adaptado a temperaturas que variam de 15°C a mais de 30°C, podendo causar perdas em todas as regiões onde ocorra molhamento foliar acima de seis horas (MARCHETTI *et al.*, 1976; MELCHING *et al.*, 1979; BROMFIELD, 1984; BONDE *et al.*, 1997). A doença ocorre com maior

severidade sob condições de temperaturas entre 18-26,5°C e períodos de molhamento foliar, por chuva ou orvalho, acima de 10 horas (YORINORI *et al.*, 2004). Temperaturas inferiores a 15°C ou superiores a 30°C, associadas com condições secas, retardam seu desenvolvimento. Trata-se de uma doença considerada políciclica, pois o fungo causador é capaz de ter várias gerações num único ciclo do hospedeiro.

A diferenciação das duas espécies de fungo é possível através da análise do DNA (FREDERICK *et al.*, 2002) e também da morfologia dos teliósporos e das télias (ONO *et al.*, 1992). Com base nos sintomas observados no campo é impossível saber qual o tipo de ferrugem está presente. *Phakopsora meibomiae* apresenta a télia com uma a quatro, raramente cinco camadas de teliósporos; a parede dos esporos é de coloração castanho-canela a castanho-clara com 1,5 a 2 micra de espessura e com a parede apical dos esporos da camada externa atingindo até 6 micra. *Phakopsora pachyrhizi* apresenta de duas a sete camadas de teliósporos, com parede dos esporos de coloração castanho-amarelada pálida e espessura mais ou menos uniforme, medindo 1 micra; as células apicais possuem espessura de até 3 micra (ONO *et al.*, 1992; BONDE; PETERSON, 1995). A diagnose através de regiões específicas do DNA é rápida e eficiente, baseando-se no fato de que a seqüência de nucleotídeos das regiões ITS (internal transcribed spacer) 1 e 2 do DNA ribossomal nuclear possui cerca de 99% de similitude entre os isolados da mesma espécie de fungo, mas apresenta apenas 80% de similaridade quando comparadas as seqüências das duas espécies (FREDERICK *et al.*, 2002). A partir dessa informação, Frederick *et al.* (2002) desenvolveram ensaios que utilizam a técnica clássica de PCR (reação em cadeia da polimerase), bem como real-time PCR. A identificação de *Phakopsora pachyrhizi* a partir de folhas infectadas e usando o ensaio real-time PCR permite uma diagnose mais rápida.

O número de plantas citadas como hospedeiras do patógeno da ferrugem asiática varia de acordo com os autores: Yeh (1985) cita 80 espécies; Hennen (1996) menciona que a doença foi constatada infectando naturalmente 31 espécies de 17 gêneros de leguminosas, além de 60 espécies de 26 gêneros de leguminosas infectadas por inoculações artificiais; Sinclair e Hartman (1999) mencionam que o fungo *Phakopsora pachyrhizi* infecta naturalmente 34 espécies de leguminosas e mais de 61 hospedeiros quando inoculadas artificialmente. Além de *Glycine max*, as principais espécies identificadas como hospedeiras são: *Glycine*

soja, *Pachyrhizus erosus*, *Pueraria lobata* e *Vigna unguiculata*. No Brasil, os principais hospedeiros alternativos são: *Pueraria lobata*, *Desmodium purpureum* e *Phaseolus vulgaris* (YORINORI *et al.*, 2004).

2.2.2 Sintomatologia e desenvolvimento da doença

Phakopsora pachyrhizi é um parasita obrigatório ou biotrófico, dependendo de um hospedeiro para sobreviver. Seus esporos (uredosporos) são facilmente disseminados pelo vento, alcançando as lavouras próximas, ou mesmo longas distâncias. A doença não é transmitida caso os esporos estejam presentes na semente, em restos culturais ou em material processado, tal como a torta e o farelo de soja (YORINORI *et al.*, 2004).

A ferrugem asiática pode aparecer em qualquer estágio de desenvolvimento da planta, sendo mais comum após o florescimento. Os primeiros sintomas são caracterizados por minúsculos pontos (no máximo 1mm de diâmetro) mais escuros do que o tecido sadio da folha, de uma coloração esverdeada a cinza-esverdeada. Para melhor visualização deve-se tomar uma folha suspeita e observá-la, pela face adaxial, contra um fundo claro (o céu, por exemplo). Uma vez localizado o ponto suspeito, sua confirmação deve ser feita observando-se o ponto escuro pela face abaxial da folha, verificando se há a formação das urédias através de uma lupa de 10x a 30x de aumento, ou mesmo sob um microscópio estereoscópico. No local correspondente ao ponto escuro, inicialmente será constatada a presença de uma minúscula protuberância, semelhante a uma ferida por escaldadura, que corresponde ao início da formação da estrutura de frutificação do fungo (YORINORI *et al.*, 2004).

Para facilitar a visualização das urédias (sob lupa ou no microscópio) recomenda-se que a luz incida com a máxima inclinação sobre a superfície da face abaxial da folha, de modo a formar sombra de um dos lados das urédias. Esse procedimento permite a observação das urédias, a campo, mesmo sem o auxílio de uma lupa de bolso (a olho nu). Progressivamente, as urédias (também chamadas de pústulas) adquirem cor castanho-claro a castanho-escuro e abrem-se em um minúsculo poro, expelindo os uredosporos. Os uredosporos, inicialmente de

coloração hialina (cristalina), tornam-se bege e acumulam-se ao redor dos poros, ou são carregados pelo vento (YORINORI *et al.*, 2004). O número de urédias por ponto pode variar de uma a seis e à medida que prossegue a esporulação, o tecido da folha ao redor das primeiras urédias adquire coloração castanho-clara (lesão do tipo “TAN”) a castanho-avermelhada (lesão do tipo RB – “reddish brown”) (BROMFIELD, 1984). Tais lesões são facilmente visíveis em ambas as faces da folha.

Quanto ao tempo do ciclo de vida do fungo, após a disseminação dos esporos (uredosporos) e caso as condições ambientais (temperatura e molhamento foliar) estejam favoráveis, os mesmos irão germinar e o fungo penetrará na folha, colonizando o tecido foliar. Um fato interessante, que difere o patógeno da ferrugem asiática dos patógenos de outras ferrugens, é que o apressório do fungo consegue penetrar na folha pelas células epidérmicas, sendo raras as vezes cuja penetração se dá pelos estômatos. Em condições ótimas de temperatura, ao redor de cinco dias após a penetração já é possível visualizar os primeiros sintomas. De quatro a seis dias depois, as urédias já podem ser vistas e os uredosporos começam a ser liberados; uma única urédia pode esporular por até 21 dias. Cerca de 25 dias após a infecção, as folhas já estão amareladas e começam a secar, caindo prematuramente (SCONYERS *et al.*, 2006).

Um grande problema relativo à ferrugem asiática é que seus sintomas podem ser confundidos com outras doenças, o que é ainda mais comum a campo, onde numa mesma folha mais de uma doença pode estar ocorrendo. Entre essas doenças está a mancha parda (*Septoria glycines*), o crestamento bacteriano (*Pseudomonas savastanoi* pv. *glycinea*), a pústula bacteriana (*Xanthomonas axonopodis* pv. *glycines*) e a mancha alvo (*Corynespora cassiicola*). Para o caso da mancha parda a diferenciação se dá pelo fato de não poderem ser observadas as saliências (urédias) na face abaxial da folha e também porque suas lesões são circundadas por um halo amarelo. Quanto às outras doenças, a distinção deve ser feita analisando a face abaxial da folha, pois nos três casos não ocorre a formação das urédias nas lesões necróticas (YORINORI *et al.*, 2004).

2.2.3 Histórico

A ferrugem asiática foi detectada pela primeira vez no Japão, em 1902, quando Torama Yoshimaga coletou o fungo causador na cidade de Kochi, na ilha de Shikoku (KIRITANI; INOUE, 1960). Desde então, a doença se espalhou para outros países da Ásia, para Austrália, Índia, África e, mais recentemente, Américas.

Entre os países que a doença já foi detectada estão: Austrália, Camboja, China, Coréia, Filipinas, Gana, Índia, Indonésia, Malásia, Nepal, Nigéria, Nova Guiné, Quênia, Ruanda, extremo leste da Rússia, Serra Leoa, Tailândia, Taiwan, Uganda, Vietnã, Zâmbia, Zimbábue.

Os países cuja presença da ferrugem asiática é mais recente são: Moçambique (detectada em 2000); África do Sul (2001); Brasil (2001), Paraguai (2001), Argentina (2002), Bolívia (2003), Colômbia (2004), Uruguai (2004), Estados Unidos continental (2004), México (2005).

Nos Estados Unidos a presença da ferrugem asiática já havia sido detectada no Havaí, em 1994 (KILLGORE *et al.*, 1994), sendo que antes disso ela estava totalmente confinada no hemisfério leste. Em maio de 1994, a doença foi confirmada numa plantação na cidade de Mililani, localizada no centro da ilha Oahu. As plantas foram severamente infectadas e as pústulas estavam presentes em 100% das plantas. Depois disso, plantas infestadas foram encontradas nas cidades de Waimanalo (100% de infecção) e Kahaluu (80% de infecção), ambas também localizadas na ilha Oahu. Em julho de 1994, infecção moderada (de 10- 20% das plantas) foi localizada em lavouras próximas da cidade de Kakaha, na ilha Kauai; e também próximo da cidade de Hilo, na grande ilha do Havaí (80% de infecção) (KILLGORE *et al.*, 1994). Desde então, os Estados Unidos, primeiro produtor mundial de soja já nessa época, começaram a ficar em alerta sobre uma possível chegada do patógeno em seu território continental. Estudos de modelagem e previsão de danos começaram a ser realizados, indicando perdas potenciais de 10-50% e de 80% para os casos em que nenhuma ação de controle fosse tomada (KUCHLER *et al.*, 1984; YANG *et al.*, 1991a; MILES *et al.*, 2003).

Apesar dos americanos terem ficado receosos com a chegada da ferrugem no Havaí, só em 2004 a doença foi confirmada em seu território continental. No dia 6 de novembro de 2004 sintomas consistentes aos da ferrugem

asiática foram observados numa plantação no Estado da Louisiana e em 10 de novembro, após análise de DNA dos esporos, a doença foi confirmada. Depois disso, focos do patógeno foram detectados no Alabama, Arkansas, Georgia, Flórida, Mississippi, Missouri, Carolina do Sul e Tennessee (SCONYERS *et al.*, 2006).

Depois de constatada no Havaí, a ferrugem asiática só voltou a aparecer nas Américas em 2001, quando no dia 5 de março sua presença foi confirmada na localidade de Pirapó (Itapúa), no Paraguai (MOREL PAIVA, 2001). Nesse mesmo ano, no período de 26 a 28 de maio, a doença foi constatada no Brasil, no Estado do Paraná, estando presente em toda a região oeste (de Foz do Iguaçu a Guaíra) e em Londrina (YORINORI *et al.*, 2002). A confirmação da etiologia da doença nos dois países foi feita através da coleta de folhas infectadas e posterior análises de DNA.

A partir daí a doença foi se espalhando pelo continente, chegou à Argentina (3º produtor mundial) e depois avançou rumo ao norte da América do Sul, até alcançar o território continental dos Estados Unidos (único grande produtor onde a doença ainda não estava presente).

2.2.4 Danos e perdas causados pelo patógeno

De acordo com a severidade que uma doença ataca determinada cultura, os prejuízos podem ser acentuados ou não. Wrather *et al.* (1997), estimaram para o ano de 1994 as perdas causadas por doenças da soja baseando-se na produção dos 10 maiores produtores da oleaginosa. Na época, as maiores perdas eram disparadamente causadas pelo nematóide de cisto *Heterodera glycines*, também tendo sido detectada a importância do cancro da haste (*Diaporthe phaseolorum* f.sp. *meridionalis*), mancha parda (*Septoria glycines*) e podridão de carvão (*Macrophomina phaseolina*). As perdas totais de rendimento foram de 14,99 milhões de toneladas, que para a época equivaliam a US\$ 3,31 bilhões.

No cenário atual, a ferrugem asiática tem tido grande foco dentre as doenças da soja. Ela é considerada a mais devastadora das doenças foliares, causando importantes perdas econômicas em praticamente todas as localidades onde está presente. Seu dano é causado por provocar o rápido amarelecimento das

folhas, fazendo com que as mesmas sequem e caiam prematuramente, prejudicando a plena formação dos grãos. Quanto mais cedo ocorrer a desfolha, menor será o tamanho do grão e, conseqüentemente, maior a perda de rendimento e de qualidade (YANG *et al.*, 1991b). Segundo Bromfield (1984), os danos com a doença podem ser observados com a diminuição do número de vagens com enchimento completo por planta, do número normal de vagens por planta, do número de sementes por planta, do peso das sementes e do peso de 1000 sementes. Percebe-se que os danos não são só quantitativos, mas também qualitativos, pois plantas infectadas produzem grãos de menor qualidade (tamanho e peso), além ser constatada a presença de muitos grão verdes.

O nível de dano que a doença pode ocasionar depende do momento em que ela incide na cultura, das condições climáticas favoráveis à sua multiplicação após a constatação dos sintomas iniciais, e da resistência/tolerância e ciclo da cultivar utilizada. Del Ponte *et al.* (2006) estudaram epidemias de ferrugem asiática da soja no Brasil em 34 campos experimentais, em 21 locais, nas safras 2002/2003 e 2003/2004, buscando relacionar variáveis climáticas (chuva e temperatura) – medidas no período de um mês após a primeira detecção da doença – com a severidade final da doença. Seu trabalho mostra que variáveis relacionadas à temperatura são preditores pobres para a severidade final da doença, enquanto que as variáveis relacionadas à chuva indicaram serem capazes de explicar grande parte da variação da severidade final da doença entre campos experimentais. A alta correlação entre chuva e severidade final da ferrugem asiática pode ser explicada pela característica incomum de *Phakopsora*, não compartilhada com a maioria das outras ferrugens: os uredosporos do fungo tendem a permanecer firmemente juntos, não sendo facilmente liberados pela ação do vento (MELCHING *et al.*, 1979). Percebe-se, então, que no caso de *Phakopsora*, as gotas de chuva têm o papel de liberar os esporos, seja por efeito do *splash*, seja pelo impacto que causam nas folhas (BERGAMIN FILHO, 2006).

Considerando os dados de alguns países onde *Phakopsora pachyrhizi* está presente, temos que em experimentos montados no AVRDC (Asian Vegetable Research and Development Center), em Taiwan, a perda de produtividade devido à ferrugem asiática variou de 48-91% para o plantio na primavera e de 58-90% para o plantio no outono (HARTMAN *et al.*, 1991). Sinclair e Hartman (1999) citam que a doença causa danos de 10-40% na Tailândia, 10-90%

na Índia, 10-50% no sul da China, 23-90% em Taiwan e 40% no Japão. Na Austrália foram registradas perdas de 60-70% em campo e de 95% em casa de vegetação (OGLE *et al.*, 1979). Perdas de 40-80% foram constatadas no Zimbábue (LEVY, 2004).

Em 2001, quando foi detectada no Paraguai, a doença provocou quedas de rendimento de mais de 60% nas lavouras paraguaias com a cultivar BR 16. Além disso, a desfolha severa levou a uma redução de 25-30 dias do ciclo da cultivar. Para a safra 2001/2002 paraguaia, altas severidades foram observadas em lavouras com a cultivar MG/BR 46 (Conquista), sendo que em alguns casos as perdas foram acima de 50% (MOREL PAIVA *et al.*, 2004).

Na safra 2000/2001 brasileira, quando a presença da ferrugem asiática no Paraná foi confirmada, a doença não causou nenhum prejuízo ou dano, pois a infecção ocorreu já no final da safra, momento em que o enchimento das vagens já estava completo. Na safra 2001/2002 ocasionou perdas de grãos estimadas em 569.200 toneladas, equivalente a US\$ 125,51 milhões, observando-se danos que variaram de 30-75% (YORINORI *et al.*, 2004). Na safra seguinte (2002/2003), as perdas de grãos foram estimadas em 3,35 milhões de toneladas, ou o equivalente a US\$ 737,45 milhões. Os gastos com o controle químico foram cerca de US\$ 426, 61 milhões, o que totaliza um prejuízo de US\$ 1,16 bilhão (YORINORI *et al.*, 2004). Na safra 2003/2004, apesar do aumento de 14% na área plantada no Brasil, uma redução de 4% na produção de soja foi observada, de maneira que a redução da produtividade tem sido apontada não só devido à seca ocorrida no período, mas também à disseminação do patógeno pelo território brasileiro. Nesta safra a doença foi observada no RS, SP, PR, MT, GO e BA, estimando-se uma perda de 4,59 milhões de toneladas, o que corresponde ao valor de US\$ 1,22 bilhão. Os gastos com o controle químico atingiram US\$ 860,05 milhões, o que totaliza um prejuízo de US\$ 2,08 bilhões (YORINORI *et al.*, 2004). Na safra 2004/2005, a seca (nas regiões sul e sudeste do Brasil e também nas regiões compreendidas entre o sul de Mato Grosso e sudoeste de Goiás) acompanhada de altas temperaturas foi extremamente severa, não apresentando condições para o desenvolvimento da ferrugem, e causando perdas notáveis de produção. Em lavouras onde mesmo com a seca a ferrugem se desenvolveu, raramente a doença chegou a causar danos econômicos consideráveis. Ao norte das localidades mencionadas, as chuvas variaram de adequadas a excessivas, apresentando elevado potencial de danos por

ferrugem. Os níveis de controle com fungicida variaram de ótimo a deficientes, sendo que nas áreas tratadas no momento certo e sob condições climáticas ideais o controle foi excelente (YORINORI, 2005). Na safra 2005/2006 estima-se que se deixou de colher 1,5 milhão de toneladas devido à ocorrência da ferrugem asiática, o que representa um prejuízo de US\$ 330,00 milhões. Além disso, também devem ser considerados os gastos com a aplicação de fungicida para o combate e/ou controle da doença. Partindo-se dos dados de que, em média, são realizadas duas aplicações de fungicida por hectare e que cada aplicação custa, em média US\$ 40,00/ha, chega-se a um valor de US\$ 1,42 bilhão. Tal valor, unido ao da perda na colheita totaliza um impacto econômico de US\$ 1,75 bilhão (ROESSING, 2006).

2.2.5 Estratégias de controle

As características peculiares da ferrugem asiática e o fato de ser uma doença de ocorrência recente no Continente Americano fazem que muitos dos estudos sobre assunto ainda estejam em andamento. A falta de conhecimento adequado sobre a doença por parte de muitos produtores e profissionais da assistência técnica, e também a extensão da área de cultivo da soja no Brasil, cujas condições climáticas são distintas para cada região, faz prever que muitas perdas ainda ocorrerão nos próximos anos. Além disso, a não adoção de estratégias de manejo adequado faz com que o monocultivo da soja e o controle químico continuado por muitos anos possivelmente tragam conseqüências sérias ao ambiente, ao rendimento da soja por multiplicação de novas doenças e pragas e, eventualmente, pode resultar no desenvolvimento de tolerância de *Phakopsora pachyrhizi* aos fungicidas utilizados (YORINORI *et al.*, 2004).

O controle da doença pode ser feito partindo-se do manejo das plantas de soja na entressafra, pois caso haja possibilidade de plantas voluntárias, as mesmas devem ser dessecadas antes do início da nova safra. Também é recomendado evitar o cultivo de soja na safrinha, pois quando a lavoura de inverno for implantada ainda haverá soja da safra de verão no campo e a quantidade de inóculo poderá ser alta, aumentando as chances da doença ocorrer nos estádios iniciais da cultura. Cultivos irrigados também podem ser fontes de risco, pois cria-se

condições favoráveis para o desenvolvimento do fungo e gera a chamada “ponte verde”. Tal termo refere-se ao fato do fungo possuir um ambiente adequado para sua constante propagação, fazendo com que haja uma alta carga do inóculo para a próxima safra e ocorrendo a infecção das lavouras ainda nos estádios vegetativos. A veracidade desse efeito pôde ser constatada na safra 2004/2005, em Primavera do Leste-MT (considerada a “capital mundial da ferrugem”), onde devido ao uso dos pivôs de irrigação e aos plantios seguidos de soja, a ferrugem asiática foi detectada em lavouras com plantas no estágio V2 (SEIXAS; GODOY, [2005]).

Visando o controle da doença, no Estado de Goiás há uma determinação estadual para que a soja guaxa ou tigüera seja eliminada. Para o Estado de Mato Grosso, o Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) elaborou uma recomendação técnica, datada de 28/03/05, na qual orienta os produtores do estado para que haja uma interrupção por 90 dias entre a colheita de inverno e o plantio de soja no verão. Embora tal recomendação não tenha sido cumprida à risca, já para a safra 2005/2006 foi conseguido reduzir a pressão do inóculo, de maneira que enquanto na safra 2004/2005 o número de aplicações de fungicida variou de 4 a 5, na última safra as lavouras foram colhidas com média de 2 a 2,5 aplicações (SISTEMA... 2005a; SISTEMA..., 2005b; AGROLINK, 2006).

Outra medida de manejo que pode ser adotada é a utilização de cultivares mais precoces, bem como o adiantamento da semeadura. Para o último caso, como a maioria das regiões não realiza o plantio de inverno, nas primeiras semeaduras o fungo iniciaria sua multiplicação, havendo uma tendência do inóculo aumentar sua quantidade com o evoluir da safra. Desse modo, as semeaduras antecipadas acabam sendo um mecanismo de escape quanto à concentração de inóculo. Esse mecanismo também é válido para o caso das cultivares precoces, pois elas passam menos tempo no campo, sendo colhidas mais cedo. A eficiência do uso de plantas precoces foi comprovada por Costamilan (2002) num experimento realizado no município de Cruzaltinha (distrito de Ciríaco)-RS, cujo objetivo foi avaliar a perda de rendimento devido à ferrugem asiática em duas cultivares (BRS 153 e BRS 154). Enquanto a cultivar BRS 153 não tratada com fungicida apresentou perda de rendimento de 23% e peso de mil grãos 12% menor em relação à tratada, para a cultivar BRS 154 esses valores foram de 46% e 22%; BRS 153 é mais precoce que BRS 154.

A estratégia de controle que tem sido usada com maior frequência é

o monitoramento da doença e o controle químico com fungicidas. Uma das táticas para verificar a presença do fungo numa determinada região é a instalação de unidades de alerta, cuja estrutura consiste numa área de 100m² na qual a semeadura é feita mais ou menos 20 dias antes da época normal de plantio. Durante o monitoramento da lavoura, deve-se destinar um cuidado especial para os locais onde as condições para o estabelecimento da doença são mais favoráveis. Eles correspondem aos locais semeados mais cedo e também aqueles onde a umidade se acumula com maior frequência. O produtor ou técnico deve caminhar pela lavoura coletando folhas de plantas ao acaso, lembrando que o monitoramento deve ser feito desde os estádios vegetativos, pois a doença tem potencial para atacar a planta em qualquer estágio. As folhas devem ser coletadas no terço inferior e/ou médio da planta, pois a doença acontece “de baixo para cima”. Na fase do florescimento, as visitas às lavouras devem ser intensificadas devido ao maior risco de ocorrência do fungo nos estádios reprodutivos. As folhas coletadas devem ser observadas contra um fundo claro e usando preferencialmente uma lupa de bolso. Caso as urédias não tenham sido identificadas, sua formação pode ser estimulada incubando as folhas numa “câmara úmida”, montada com um saco plástico e um chumaço de algodão umedecido. Dentro do saco são colocadas as folhas e o algodão, sendo que os próximos passos são soprar dentro do saco e fechá-lo com um cordão. Feito isso, espera-se de 24 a 48 horas e uma nova observação é feita. Se a dúvida ainda persistir, o material coletado pode ser enviado para laboratórios especializados na diagnose da doença (SEIXAS; GODOY, [2005]).

Quanto à utilização de fungicida, a aplicação deve ser feita após detectados os sintomas iniciais da doença no terço inferior das plantas na lavoura, ou mesmo preventivamente. A decisão sobre o momento de aplicação (sintomas iniciais ou preventiva) deve ser técnica e baseada na presença da ferrugem na região, no estágio fenológico da cultura, nas condições climáticas e na logística de aplicação (disponibilidade de equipamentos e tamanho da propriedade) (SISTEMA..., 2005c). Estudos mostram que, em condições severas de epidemia, são necessárias de 3 a 5 aplicações em intervalos de dez dias (SINCLAIR; HATMAN, 1995).

Ainda quanto ao monitoramento, visando reduzir as perdas causadas pela ferrugem asiática, em 2004 o Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) brasileiro criou o Consórcio Anti-Ferrugem - uma rede

formada por vários segmentos da cadeia produtiva da soja. Seu objetivo é padronizar as informações existentes e repassá-la para os setores de interesse. Ele é composto de 60 especialistas, responsáveis pelo treinamento de agricultores e agentes. Além do treinamento, o consórcio monitora os focos da doença através de 58 laboratórios credenciados, presentes em 16 estados brasileiros, formando uma rede direcionada à diagnose e identificação (GODOY *et al.*, 2005).

A última e mais apropriada estratégia de controle é a utilização de cultivares resistentes. No entanto, por ser uma doença de ocorrência recente no país e também pelo fato de *Phakopsora pachyrhizi* possuir uma alta variabilidade genética, cultivares com um nível de resistência satisfatório ainda não estão disponíveis no mercado e sua obtenção tem sido um desafio para a pesquisa.

2.3.6 Resistência genética

A obtenção de cultivares com alta resistência e boa produtividade é a medida de controle mais eficaz, sendo que para tanto torna-se necessária a avaliação de germoplasma e subsequente estudos de herança.

Resistência vertical ou específica, conferida um ou poucos genes qualitativos, pode ser um tanto complicada para o caso da ferrugem asiática, pois o fungo *Phakopsora pachyrhizi* possui diversas raças com genes múltiplos de virulência (SINCLAIR; HARTMAN, 1995). Dessa maneira, a patogenicidade do fungo o torna capaz de infectar não só a soja, mas também outras leguminosas (HARTMAN *et al.*, 2004). Na verdade, parece que as populações de esporos do fungo encontradas a campo são compostas de uma mistura complexa de muitas raças com possíveis fatores múltiplos de virulência (BROMFIELD, 1984).

Dezoito raças foram identificadas em amostras coletadas em plantas de soja e hospedeiros selvagens no Japão (YAMAOKA *et al.*, 2002). McLean e Byth (1976) demonstraram a presença de duas raças fisiológicas em Queensland, na Austrália. Elas puderam ser diferenciadas utilizando a cultivar Willis e a PI 200492, sendo que a raça 1 é virulenta para Willis, mas avirulenta para a PI 200492, enquanto que a raça 2 é virulenta para os dois genótipos. Estudos realizados em Taiwan permitiram diferenciar três raças do fungo, em cinco amostras de folha de

soja coletadas de cinco localidades do país. Das três raças, apenas uma estava presente em todas as localidades (YEH, 1985). Na Tailândia, 59 raças foram diferenciadas entre 69 amostras coletadas de diferentes localidades do país (POONPOLGUL, 2004). Bromfield *et al.* (1980), estudando isolados da Austrália, Índia, Porto Rico e Taiwan notou que eles diferiam quanto à virulência, tendo sido observadas três tipos de reação: TAN (reação de suscetibilidade, cujas lesões apresentam de 2-5 urédias), RB (reação de resistência, cujas lesões apresentam de 0-2 urédias) e reação de imunidade ou tipo 0 (nenhuma evidência macroscópica que possibilite constatar a ferrugem). O isolado Austrália-72-1 induziu tanto reação TAN, quanto RB em oito acessos. Taiwan-72-1 induziu reação TAN em 13 acessos. A taxa de expansão da lesão e aumento do número de urédias por lesão na superfície abaxial das folhas da cultivar Wayne foram as mesmas para os isolados Índia-73-1 e Taiwan-72-1, mas foram menores para o isolado Austrália-72-1, indicando que esse último é menos agressivo. O isolado Taiwan-72-1 produziu um número significativamente maior de urédias por lesão, quanto comparado com Índia-73-1 e utilizando a cultivar Wayne.

Quatro genes qualitativos dominantes de resistência à ferrugem asiática já foram descritos: Rpp1, Rpp2, Rpp3 e Rpp4. Esses genes apresentam resistência a diferentes raças do fungo, estando presentes em diferentes locos e em diferentes genótipos. A diferenciação desses genes foi feita de acordo com tipo de reação que ele produz, pois alguns genótipos de soja tendem a produzir diferentes tipos de lesão quando inoculados com uma mesma raça do fungo. O gene Rpp1 foi identificado por McLean e Byth (1980), estudando a herança da resistência da soja ao fungo *Phakopsora pachyrhizi*. Os autores utilizaram os acessos PI 200492, Tainung 3 e Tainung 4, inoculando os mesmos com o isolado australiano Q-1, e conseguiram detectar a presença de um gene qualitativo dominante na PI 200492. Eles denominaram Rpp1 como símbolo para esse gene. Ainda nesse ano, Bromfield e Hartwig (1980) publicaram dados de estudo de resistência à ferrugem asiática da soja, mostrando a provável existência de um outro gene qualitativo dominante na PI 230970 e na PI 230971. Em 1983, Hartwig e Bromfield confirmaram a presença de mais um gene, totalizando três genes qualitativos dominantes para resistência à doença. Esses genes foram denominados como Rpp1, Rpp2 e Rpp3 e estão presentes na PI 200492, PI 230970 e PI 462312, respectivamente. Em 1986, Hartwig identificou um quarto gene de resistência, presente na PI 459025 e

denominado Rpp4.

Desses quatro genes, a resistência de Rpp1 e Rpp3 já foi quebrada. Hartwig (1986) demonstrou que o isolado Taiwan-72-1 do fungo *Phakopsora pachyrhizi* quebrou a resistência das fontes PI 200492 e PI 462312. Além disso, tais genes também tiveram sua resistência quebrada pelo novo isolado brasileiro, proveniente do Estado de Mato Grosso (YORINORI *et al.*, 2004; HARTMAN *et al.*, 2005).

A partir desses quatro genes de resistência identificados, buscas por outros genes têm sido realizadas. Uma das estratégias de melhoramento que tem sido utilizada é o cruzamento de genótipos altamente adaptados e produtivos com plantas que servem como genótipo fonte de resistência (KILEN, 1997). A maior parte das avaliações quanto à resistência baseia-se em metodologia que considera o tipo de reação ao patógeno: TAN (lesão do tipo suscetível, de coloração castanho-claro) ou RB (reddish-brown ou castanho avermelhado, considerada lesão do tipo resistente) (BROMFIELD *et al.*, 1980; LAL *et al.*, 2001; RAHANGDALE; RAUT, 2003; REIS, 2004; HARTMAN *et al.*, 2005; MILES *et al.*, 2006). Alguns trabalhos consideram ainda uma possível imunidade à doença, de modo que o fungo não conseguiria alojar-se na planta, não havendo a formação de lesões (BROMFIELD *et al.*, 1980; RAHANGDALE; RAUT, 2003; MILES *et al.*, 2006). Em alguns trabalhos mais atuais, muitas vezes as avaliações estão baseadas no tipo de lesão, mas consideram-se duas classificações adicionais: RT (na mesma folha, predominância de lesões do tipo RB, mas com ocorrência de lesões TAN) e TR (na mesma folha, predominância de lesões TAN, com ocorrência de lesões RB) (ARIAS *et al.*, 2004).

Resistência horizontal ou parcial, controlada por muitos genes, cada qual conferindo um pequeno efeito, é um caso interessante de ser explorado. Trata-se de um tipo de resistência mais efetivo contra um número maior de raças do fungo e sua ação consiste em reduzir a taxa de desenvolvimento da doença. A detecção de resistência horizontal requer a realização de avaliações periódicas da severidade da doença, durante algumas safras (BROMFIELD, 1984). Por esse motivo, sua quantificação é difícil e exige um grande esforço, o que limita seu uso e faz que sejam raros os trabalhos do tipo. Entre as formas de avaliação, está o sistema de notas ou o de percentual de severidade, cujas escalas são variáveis (KILEN, 1997; KAWUKI *et al.*, 2004; RAMTEKE *et al.*, 2004; MILES *et al.*, 2006). Resistência parcial foi detectada por Zambolim *et al.* (1983), estudando 34 cultivares brasileiras e

4 introduções em ambiente de casa-de-vegetação. Um total de sete cultivares (Mineira, Vila Rica, FT-1, Ivaí, IAC-4, BR 4 e União) mostraram-se resistentes, baseando-se no período de latência e no número de urédias por lesão. Hartman *et al.* (1991), analisando o desenvolvimento da ferrugem asiática e as relações quantitativas entre a severidade da doença e a produtividade da soja, detectou resistência parcial na linhagem SRE-B15-A, cujos valores de severidade da doença (medida pela % de área foliar infectada) foram bem menores que a da outra linhagem em estudo.

A instabilidade da resistência vertical e as dificuldades associadas com a identificação e quantificação da resistência horizontal fazem que muitos trabalhos sejam direcionados à busca por genótipos tolerantes. O termo tolerância refere-se a um nível intermediário, localizado entre a resistência e a suscetibilidade (BROMFIELD, 1984). Epidemiologicamente, tolerância e resistência são conceitos diferentes (VANDERPLANK, 1963), podendo a tolerância ser classificada como uma resistência aparente (AGRIOS, 1997). A tolerância é observada em uma situação onde uma planta é atacada por um patógeno na mesma intensidade que outras plantas, mas como resultado da infecção sofre menos danos em termos de produção ou qualidade do produto (ROBINSON, 1969). A tolerância não é passível de ser identificada visualmente, sendo que sua detecção se dá a partir da mensuração das perdas de rendimento causadas pelo patógeno (BROMFIELD, 1984). A partir de estudos visando testar a produtividade de diversas cultivares de soja na presença do fungo da ferrugem asiática, Tschanz e Tsai (1983) notaram a ocorrência de variação significativa entre as perdas de produção das populações testadas, quando da ausência de controle químico. Tal fato sugeriu uma evidência da tolerância de certas cultivares à ferrugem asiática. Trabalhos de busca por cultivares tolerantes foram realizados no AVRDC (Asian Vegetable Research and Development Center), em Taiwan, tendo sido constatada presença de materiais tolerantes, cuja perda de rendimento na presença da doença, e sem tratamento com fungicida, foi menor (HARTMAN, 1995). Estudando a influência do período de maturação e da época de semeadura sobre a severidade da ferrugem asiática, sobre a taxa de desenvolvimento da doença e sobre a tolerância à doença, Kawuki *et al.* (2004) verificaram um alto nível de tolerância nas linhagens estudadas pertencentes ao grupo de maturação precoce, sendo que tais diferenças de rendimento foram devido ao genótipo das linhagens e não à época de semeadura. Buscando detectar alguma

tolerância entre as principais cultivares comerciais utilizadas na região oeste da Bahia, Oliveira *et al.* (2005) analisaram a diferença de produtividade entre subparcelas de cultivares tratadas e não tratadas com fungicida, mostrando a não ocorrência de tolerância.

Muitos países têm investido na busca por genótipos resistentes à ferrugem asiática, sendo a Índia um exemplo dessa estratégia. Naquele país, a partir de 1994, quando a doença começou a causar perdas econômicas, muitos trabalhos vêm sendo realizados baseando-se na estratégia de sondagem de fontes de resistência/tolerância em banco de germoplasma (LAL *et al.*, 2001; RAHANGDALE; RAUT, 2003; RAMTEKE *et al.*, 2004). Nessa estratégia busca-se analisar os diferentes genótipos, nativos ou exóticos, disponíveis no banco de germoplasma, objetivando-se encontrar plantas resistentes/tolerantes. Essa metodologia tem a vantagem de poder avaliar e encontrar genótipos resistentes/tolerantes e já adaptados à região de estudo, pois muitas vezes possíveis fontes de resistência estão adaptadas a outros países, com latitude e condições climáticas diferentes das desejadas. Assim, embora apresentem resistência/tolerância, muitos genótipos trazem o problema de não serem resistentes/tolerantes aos isolados de outras localidades ou então mostram-se comercialmente inviáveis. A inviabilidade comercial não é a maior barreira, pois por técnicas de melhoramento baseadas em cruzamento de acessos resistentes com genótipos adaptados é possível alcançar a produtividade desejada.

Outros países também optaram por busca de fontes de resistência/tolerância a partir de genótipos disponíveis em bancos de germoplasma, podendo-se citar: Tailândia (PUPIPAT, 1977; NUNTAPUNT *et al.*, 2004; POONPOLGUL, 2004), Taiwan (SHANMUGASUNDARAM *et al.*, 2004), Zimbábue (LEVY, 2004; TICHAGWA, 2004), África do Sul (CALDWELL; McLAREN, 2004) e Estados Unidos (HARTMAN *et al.*, 2005; MILES *et al.*, 2006).

No Brasil pesquisas por busca de genes de resistência, principalmente resistência vertical, já foram iniciadas e as seguintes cultivares mostraram-se resistentes (R) ou moderadamente resistentes (MR) quando o novo isolado do proveniente do Estado de Mato Grosso ainda não estava presente: BRS 134 (R), BRSMS Bacuri (R), Campos Gerais (MR), CS 201 (Esplendor) (R), FT-2 (MR), FT-3 (MR), FT-17 (Bandeirantes) (R), FT-2001 (R), KI-S 601 (MR) e OCEPAR 7 (Brilhante) (MR) (YORINORI, 2004).

Estratégias baseadas em marcadores moleculares, visando identificar marcas próximas a um dos quatro genes já descritos, têm sido empregadas por muitos grupos de pesquisa (CHUNWONGSE, *et al.*, 2004; SILVA *et al.*, 2006a; SILVA *et al.*, 2006b). A busca por fontes de resistência através da indução de mutações também tem sido utilizada (SMUTKUPT *et al.*, 1981; SMUTKUPT *et al.*, 1982; BASAVARAJA *et al.*, 2004).

3 OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivo estudar em campo o controle genético da resistência à ferrugem asiática de diferentes genótipos de soja, buscando investigar a ação de genes qualitativos e/ou quantitativos para resistência/tolerância à doença.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 GENÓTIPOS GENITORES

Onze genótipos de soja (uma linhagem, seis cultivares e quatro introduções) foram selecionados a partir de plantas únicas como genitores para este estudo. Tais genitores foram escolhidos levando-se em consideração características como produtividade, utilização no mercado, ciclo, resistência à ferrugem asiática e resistência a nematóides:

- 1) BR01-18437 - genealogia: [(Tracy x Abura) x (D67-4823 x R48)] x Embrapa 59 → linhagem com resistência à ferrugem asiática provavelmente conferida por gene qualitativo (SOUZA, comunicação pessoal);
- 2) BRS 184 - genealogia: FT Guairá x IAC 13 C → cultivar do grupo de maturação 6.7 e de boa produtividade;
- 3) BRS 231 - genealogia: Sharkey x (Hartwig x BR92-31814) → cultivar do grupo de maturação 7.6, resistente ao nematóide de cisto raças 1 e 3 e com resistência à ferrugem asiática provavelmente conferida por genes quantitativos (RIBEIRO *et al.*, 2006);
- 4) BRS 232 - genealogia: BR85-18565*3 x (Embrapa 4*3 x Tracy-M) → cultivar do grupo de maturação 7.0 e alta produtividade;
- 5) BRSGO Chapadões - genealogia: Hartwig*4 x (BR90-7063 x BR 90-7213) → cultivar do grupo de maturação 8.7, alta produtividade e resistência ao nematóide de cisto raças 1, 3, 4, 5 e 14;
- 6) DM 339 - genealogia: Doko x BR83-6288 → cultivar do grupo de maturação 8.8 e com certa resistência/tolerância à ferrugem asiática (SOUZA, comunicação pessoal);
- 7) Embrapa 48 - genealogia: (Davis x Paraná) x (IAS 4 x BR5) → cultivar do grupo de maturação 6.8, de alta produtividade e

adaptação, e que foi a segunda mais cultivada no Estado do Paraná na safra 2004/2005;

- 8) PI 200487 (Kinoshita) → introdução com resistência à ferrugem asiática conferida por gene qualitativo (COSTAMILAN *et al.*, 2006);
- 9) PI 230970 → introdução com resistência à ferrugem asiática conferida pelo gene Rpp2 (HARTWIG; BROMFIELD, 1983);
- 10) PI 459025-A (Bing-Nan) → introdução com resistência à ferrugem asiática conferida pelo gene Rpp4 (HARTWIG, 1986);
- 11) PI 200526 (Shiranui) → introdução com resistência à ferrugem asiática conferida por gene qualitativo (COSTAMILAN *et al.*, 2006).

A classificação das cultivares em grupos de maturação segue a metodologia que há muito tempo vem sendo utilizada nos Estados Unidos e Canadá, na qual os genótipos de soja são agrupados de acordo com sua resposta fotoperiódica e área de adaptação. O método de classificação dos materiais por maturidade relativa baseia-se na atribuição de números que indicam o ciclo das cultivares em relação aos materiais pré-existentes no mercado e sua provável região de adaptação. Desta maneira, escolhe-se a cultivar sabendo-se como ela se comportará quanto ao ciclo em relação a sua zona de plantio ou em relação a outros materiais já classificados no mercado (ALLIPRANDINI, 2004).

4.2 OBTENÇÃO DAS GERAÇÕES SEGREGANTES

Todas as possíveis combinações de cruzamentos simples (num total de 55 cruzamentos) entre os 11 genitores, sem recíprocos, foram realizadas artificialmente em casa-de-vegetação, sob condições controladas de temperatura e irrigação.

As sementeiras dos genitores para obtenção da geração F1 de cada cruzamento foram realizadas semanalmente para que houvesse coincidência da data de floração, facilitando a polinização e garantindo a quantidade desejada de

sementes F1. A semeadura iniciou-se em Dezembro de 2004, para que a floração ocorresse entre Dezembro e Fevereiro, pois nesses meses ocorre a maior porcentagem de polinizações bem sucedidas.

Durante o inverno de 2005, as sementes dos genitores e da geração F1 (derivadas dos cruzamentos biparentais já citados e realizados no verão 2004/2005) foram semeadas em casa de vegetação. Tal semeadura gerou, através de autopolinização natural, as sementes dos genitores e da geração F2, que foram utilizadas para o presente experimento. Com esse procedimento foi assegurado que todas as sementes utilizadas para a experimentação possuíssem a mesma idade e, por consequência, mesmo vigor inicial (à parte de diferenças genéticas). Desta forma, erros pré-experimentais devido ao vigor das sementes, praticamente inevitáveis quando um grande número de materiais é produzido a campo, foram evitados.

4.3 DELINEAMENTO E PROCEDIMENTOS EXPERIMENTAIS

Dois experimentos foram instalados em campo no ano agrícola de 2005/2006, na fazenda experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Soja (Embrapa – CNPSo) em Londrina, Estado do Paraná, localizada a 23° 22' de latitude sul.

A semeadura dos experimentos foi realizada em delineamento inteiramente casualizado e com o mesmo número de plantas e condições ambientais (temperatura, luminosidade, disponibilidade de recursos). O 1º experimento foi semeado no dia 03/11/2005 e nele foram feitas aplicações de fungicida para evitar a ocorrência da ferrugem asiática; este experimento serviu como controle. A semeadura do 2º experimento ocorreu no dia 10/11/2005 e nele não foi utilizado fungicida para que a doença pudesse se manifestar; experimento utilizado para as avaliações.

Os experimentos foram instalados seguindo a metodologia de semeadura em covas, sendo a parcela experimental constituída de uma cova com somente uma planta. A adoção do delineamento casualizado com parcelas em covas traz diversas vantagens: 1) utiliza menor área experimental, diminuindo a

variabilidade de solo; 2) facilita a observação e a avaliação de plantas casualizadas individualmente; 3) possibilita a utilização de um elevado número de repetições por população, aumentando a precisão geral do experimento (OLIVEIRA, 1994).

A área experimental foi um terreno plano e uniforme. O preparo do solo envolveu aração e gradagens. Os fertilizantes e corretivos foram aplicados a lanço nas quantidades recomendadas pela pesquisa no Estado do Paraná e de acordo com os resultados das análises realizadas nas amostras de solo. As condições de campo foram mantidas próximas do ótimo para que ocorresse o desenvolvimento normal da planta, incluindo irrigações suplementares.

O número de repetições por geração foi proporcional à variabilidade esperada: 50 repetições (parcelas) para os genitores e 120 repetições (parcelas) para a geração F2. No total, foram semeadas 14300 covas, sendo 7150 covas por experimento.

A casualização das parcelas e geração das cadernetas de campo foi feita utilizando-se o programa de computador SGQ (Sistema de Genética Quantitativa), desenvolvido na Embrapa Soja. Com isso, garantiu-se para cada experimento a completa aleatoriedade dos genótipos neles distribuídos.

Para diminuir a possibilidade de perda de parcelas por problemas de germinação ou outros imprevistos, no momento da semeadura foram distribuídas de 3 a 4 sementes por cova, de acordo com o sorteio, sendo feito um desbaste aleatório após a emergência das plântulas e antes da emissão da primeira folha trifoliolada, para que cada cova ficasse com apenas uma planta. Evitaram-se, desse modo, problemas de falhas no estande dos experimentos.



Figura 1 – Croqui experimental

A representação do croqui experimental é mostrada na Figura 1. A distância entre covas nas linhas úteis foi de 20 cm e a distância entre as linhas úteis de 1,5 m. No intervalo entre duas linhas úteis do experimento foram semeadas duas linhas de bordadura, utilizando uma mistura de sementes remanescentes dos genótipos em experimentação (cultivares BRS 184, BRS 231 e BRSMS Bacuri). O espaçamento das linhas de bordadura era de 0,5 m entre si e de 0,5 m de cada linha útil. A densidade de semeadura nessas linhas de bordadura foi semelhante à utilizada em uma situação de lavoura, visando garantir uma população próxima a 250.000 plantas/ha. A bordadura foi utilizada para simular as condições de competição encontradas nas lavouras e também para evitar o pisoteio das parcelas de covas durante as avaliações. Como cuidados adicionais, os experimentos foram cercados com tela de arame para impedir a entrada de animais, foram rodeados por bordaduras e pulverizados regularmente para controle de pragas como lagartas, percevejos e ácaros.

4.4 PREPARAÇÃO DO INÓCULO E INOCULAÇÃO

Para a preparação da solução do inóculo da ferrugem asiática foram coletadas folhas infectadas e com abundante esporulação de plantas da cultivar BRSMS Bacuri, cultivadas em casa-de-vegetação. A retirada dos esporos (uredosporos) infectantes foi feita utilizando-se pincel esterilizado e água destilada. Para garantir a presença do novo isolado, proveniente do Estado de Mato Grosso e que quebrou as fontes de resistências portadoras dos genes Rpp1 e Rpp3, foi utilizada a cultivar BRSMS Bacuri como filtro. Isso porque BRSMS Bacuri é resistente ao isolado antigo, mas suscetível a esse novo isolado.

Obtida a suspensão com os esporos, realizou-se a contagem dos mesmos em câmara de contagem de células (Neubauer), sendo feita a diluição necessária para obtenção de uma concentração de 1×10^4 esporos/mL. A diluição foi feita com água destilada e para tal foi adicionado o espalhante adesivo Tween 20 na proporção de 0,5 mL/L de solução.

Duas inoculações foram realizadas no 2º experimento, ambas em condição de ausência de sol para evitar a inviabilização dos esporos pela falta de água livre nas folhas e baixa umidade do ambiente. A 1ª inoculação ocorreu no dia 30/11/2005, quando todas as plantas já tinham atingido o estágio de desenvolvimento V2 ou V3 (FEHR *et al.*, 1971) (Quadro 1), e a 2ª inoculação no dia 06/12/2005. Logo que foi realizada a 1ª inoculação, o 1º experimento sofreu a primeira aplicação de fungicida; no total foram feitas 5 aplicações, num intervalo de cerca de 20 dias, sendo as duas primeiras (preventivas) com o fungicida Impact (Cheminova) e as outras três com o fungicida Folicur (Bayer).

Quadro 1 – Estádios de desenvolvimento da soja de acordo com Fehr *et al.* (1971).

Estádio	Descrição
----- Estádios Vegetativos -----	
Ve	Emergência – Cotilédones acima da superfície do solo.
Vc	Estádio cotiledonar – Folhas unifolioladas não desenvolvidas completamente.
V1	1º Nó – Folhas unifolioladas completamente abertas.
V2	2º Nó – Primeiro trifólio completamente aberto.
V3	3º Nó – Segundo trifólio completamente aberto.
V4	4º Nó – Terceiro trifólio completamente aberto.
Vn	Enésimo (último) nó com trifólio completamente aberto, antes da floração.
----- Estádios Reprodutivos (observação na haste principal) -----	
R1	Uma flor em qualquer nó.
R2	Floração plena – maioria dos racemos com flores abertas.
R3	Início da formação de vagens (± 5 mm).
R4	Formação de vagens completa (± 2 cm).
R5	Início da formação de sementes (± 3 mm).
R6	Formação de sementes completa.
R7	Início da maturação (50% das folhas amareladas – maturação fisiológica).
R8	95% dos legumes de cor palha marrom (maturação completa – ponto de colheita).

Para a inoculação utilizou-se um pulverizador manual, sendo a solução de esporos aplicada somente nas linhas de bordaduras localizadas entre as linhas úteis e ao redor do experimento. Esse procedimento visou simular uma infecção natural da doença, na qual os esporos foram levados às plantas das linhas úteis pelo vento. Além disso, para proporcionar condições ótimas e assegurar o desenvolvimento da doença, duas irrigações suplementares por semana foram realizadas, pois umidade abundante influencia em uma eficiente infecção, conduzindo para um estabelecimento inicial com sucesso e rápido desenvolvimento epidêmico (DEL PONTE *et al.*, 2006).

4.5 AVALIAÇÕES

Para o presente trabalho foram avaliados os seguintes caracteres: 1) severidade da ferrugem asiática, de acordo com o percentual de área foliar infectada; 2) tipos de lesão. Cabe lembrar que as avaliações de ambas as características são passíveis de serem realizadas apenas no 2º experimento.

Para as avaliações de severidade da doença utilizou-se a escala proposta por Canteri e Godoy (2003) e disponível em Reunião... (2004) (Figura 2). Tal escala leva em consideração o índice de severidade (% de área foliar infectada) e varia de 1% a 100%.

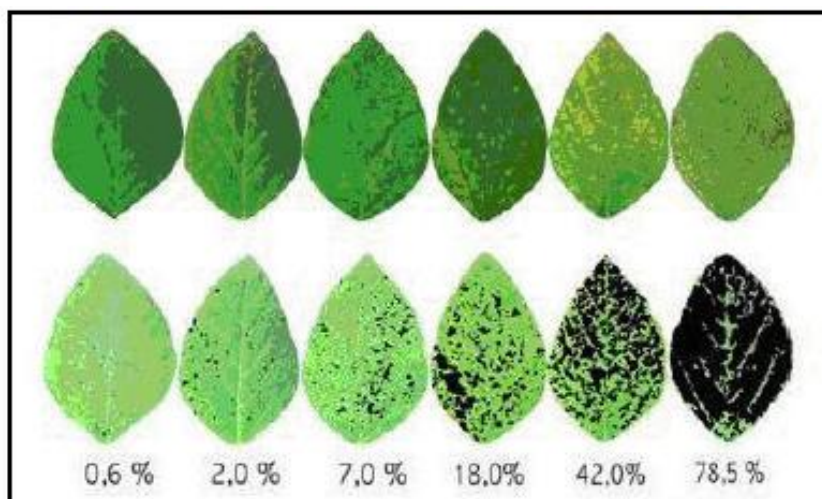


Figura 2 – Escala diagramática para ferrugem da soja (CANTERI; GODOY, 2003).

Em reunião com alguns fitopatologistas da Embrapa Soja, chegou-se ao consenso de realizar as avaliações de severidade no 9º trifólio das plantas. Desse modo, para economizar tempo e evitar erros tal trifólio de todas as parcelas foram previamente identificados e etiquetados. Foram realizadas 4 avaliações, com intervalo de cerca de 7 dias entre elas, tendo ocorrido a 1ª avaliação nos dias 04, 05 e 06/01/2006. Tal avaliação serviu para detectar a presença da doença nas plantas das linhas úteis, mas seus valores, por serem muito baixos (a maioria inferior a 1%), não foram usados para as análises. A 2ª avaliação ocorreu nos dias 11 e 12/01/2006, a 3ª avaliação no dia 18/01/2006 e a 4ª avaliação no dia 25/01/2006. Os valores gerados com essas três últimas avaliações foram usados nas análises. Durante as avaliações, além de atribuir os percentuais de severidade também foi avaliado o tipo de lesão das plantas (RB – lesão de resistência ou TAN – lesão de suscetibilidade). Na 4ª avaliação, devido ao estágio avançado da doença, o 9º trifólio da maioria das parcelas já havia caído, levando a uma considerável perda dos graus de liberdade do experimento. Por esse motivo, utilizou-se uma estratégia muito comum entre os fitopatologistas (KAWUKI *et al.*, 2004) que consiste em atribuir o valor máximo da escala em uso. Dessa maneira, naquelas plantas que ainda tinham

o 9º trifólio na 3ª avaliação, mas que não o tinham na 4ª, foi dado o valor de 100%.

4.6 ANÁLISE GENÉTICA QUANTITATIVA

Os dados gerados com as 3 avaliações de severidade foram estudados pelos métodos quantitativos, obtendo-se as médias e variâncias de cada geração e ajustando os modelos genéticos às médias e variâncias segundo as metodologias propostas por Mather e Jinks (1982), Hayman (1960) e Cavalli (1952). Todas as análises foram realizadas utilizando-se os programas computacionais SGQ (Sistema de Genética Quantitativa) e GENFIT.

As informações sobre a natureza dos efeitos genéticos envolvidos nos cruzamentos foram obtidas através do ajuste de modelos genéticos para os componentes de médias e variâncias, sendo que para isso foram utilizadas as gerações P1, P2 e F2. Nota-se, então, que não há a disponibilidade do conjunto restrito de gerações (MATHER; JINKS, 1982), devido à ausência da geração segregante F3. Tal fato ocasionou a impossibilidade de estimativa de certos componentes genéticos para alguns cruzamentos e, conseqüentemente, alguns modelos não puderam ser ajustados.

4.7 ANÁLISE GENÉTICA QUALITATIVA

Para os dados das avaliações dos tipos de lesão foi empregado o teste de Qui-Quadrado (χ^2), levando-se em consideração o padrão de segregação (RB ou TAN) das populações F2 dos cruzamentos. Tal teste tem grande aplicabilidade no estudo do ajustamento de freqüências observadas a proporções previstas por hipóteses (GOMES, 1977).

Dessa maneira, para todos os cruzamentos, nas 3 avaliações, foram testadas as proporções de segregação de 3:1, 9:7, 13:3, 15:1 e 63:1, sendo aceitas as hipóteses com valores de χ^2 calculado menores que o χ^2 tabelado a 5% de probabilidade e 1 grau de liberdade.

Os valores de χ^2 foram calculados a partir da fórmula:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E},$$

onde O representa o número de plantas observado com cada tipo de lesão e E o de número de plantas esperado.

4.8 ANÁLISES ESTATÍSTICAS GERAIS

A comparação entre as médias dos genitores para cada uma das avaliações consideradas foi feita através do teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade, utilizando-se o programa SISVAR® versão 4.6. Foi feita uma comparação das médias harmônicas dos genitores, pois devido à perda de parcelas o número de repetições nem sempre era o mesmo.

A normalidade dos dados da 3ª avaliação foi testada através do programa STATISTICA® versão 6.0, aplicando-se o teste de Shapiro-Wilk e o teste de Kolmogorov-Smirnov, ambos a 5% de significância.

4.9 COMPONENTES GENÉTICOS DE MÉDIAS

Os parâmetros genéticos dos componentes de médias foram estimados pelo teste conjunto de escala proposto por Cavalli (1952), utilizando-se um programa Fortran para microcomputador (TOLEDO, 1991). Este teste proporciona uma avaliação da qualidade do ajuste do modelo genético (aderência do modelo), obtido através de um teste de Qui-Quadrado (χ^2), com número de graus de liberdade igual ao número de gerações menos o número de parâmetros do modelo ajustado. Quando o número de gerações é igual ao número de parâmetros genéticos, não sobram graus de liberdade para testar de a qualidade do ajuste do modelo genético - χ^2 (OLIVEIRA, 1994).

O teste conjunto de escala utiliza o método dos quadrados mínimos

ponderados (Weighted Least Squares – WLS) para estimar os parâmetros genéticos, no qual é necessário fornecer os dados de média, variância e graus de liberdade observados em cada geração, bem como as contribuições dos parâmetros de média para cada geração. O peso (W_i) utilizado para ponderar a quantidade de informação fornecida por cada geração é obtido a partir do inverso da variância das médias ($\sigma^2_{\bar{x}}$) de cada geração. A variância das médias, por sua vez, é obtida pela divisão da variância de cada geração pelo número de indivíduos por ela composta.

Com as gerações disponíveis pôde ser testado apenas o ajuste do modelo genético simples do tipo aditivo-dominante, envolvendo os componentes m , $[d]$ e $[h]$. Neste modelo, m foi definido como o valor médio entre os genitores, representando todos os efeitos comuns entre eles; $[d]$ corresponde à soma algébrica dos efeitos aditivos de todos os k locos pelos quais P1 e P2 diferem; e $[h]$ à soma algébrica dos efeitos de dominância dos k locos em que os genitores diferem.

No Quadro 2 estão reunidas todas as informações necessárias para a estimativa dos parâmetros genéticos de médias do modelo genético simples do tipo aditivo-dominante. As contribuições das gerações genitoras e F2 estão de acordo com Mather e Jinks (1982).

Quadro 2 – Informações necessárias para o teste conjunto de escala (CAVALLI, 1952) envolvendo dois genitores e sua geração segregante F2

Geração	N	$\sigma^2_{\bar{x}}$	W_i	m	$[d]$	$[h]$	Y_i
P1	n_1	σ^2_{P1}/n_1	n_1/σ^2_{P1}	1	1	0	\bar{P}_1
P2	n_2	σ^2_{P2}/n_2	n_2/σ^2_{P2}	1	-1	0	\bar{P}_2
F2	n_3	σ^2_{F2}/n_3	n_3/σ^2_{F2}	1	0	$1/2$	\bar{F}_2

N corresponde ao número de plantas de cada geração, $\sigma^2_{\bar{x}}$ às variâncias das médias, W_i aos pesos e Y_i às médias observadas

A partir dos dados do Quadro 2, são obtidas as equações normais utilizadas na estimativa dos parâmetros m , $[d]$ e $[h]$ que, em forma matricial, transformam-se em:

$$J_x \hat{M} = S,$$

onde J é matriz de informação, M é a matriz da estimativa dos parâmetros e R é a matriz dos resultados.

$$J = \begin{bmatrix} (1) & (2) & (3) \\ (2) & (4) & (5) \\ (3) & (5) & (6) \end{bmatrix} \quad \hat{M} = \begin{bmatrix} m \\ [d] \\ [h] \end{bmatrix} \quad S = \begin{bmatrix} (7) \\ (8) \\ (9) \end{bmatrix}$$

Sendo os elementos entre parâmetros obtidos por:

- (1) - $\sum [(\text{coeficiente de } m)^2 \times W_i]$
- (2) - $\sum (\text{coeficiente de } m \times \text{coeficiente de } [d] \times W_i)$
- (3) - $\sum (\text{coeficiente de } m \times \text{coeficiente de } [h] \times W_i)$
- (4) - $\sum [(\text{coeficiente de } [d])^2 \times W_i]$
- (5) - $\sum (\text{coeficiente de } [d] \times \text{coeficiente de } [h] \times W_i)$
- (6) - $\sum [(\text{coeficiente de } [h])^2 \times W_i]$
- (7) - $\sum (\text{coeficiente de } m \times Y_i \times W_i)$
- (8) - $\sum (\text{coeficiente de } [d] \times Y_i \times W_i)$
- (9) - $\sum (\text{coeficiente de } [h] \times Y_i \times W_i)$

A solução desta equação matricial é dada por:

$$\hat{M} = J^{-1} \times S,$$

em que J^{-1} é o inverso da matriz de informação, sendo também uma matriz de variância-covariância de M, fornecendo em sua diagonal principal as variâncias de cada um dos três estimadores. A raiz quadrada de tais variâncias corresponde ao erro padrão dos parâmetros estimados.

A partir das estimativas dos parâmetros podem ser calculadas as médias esperadas dos genitores e de seus descendentes, lembrando que $\bar{P}1 = m + [d]$, $\bar{P}2 = m - [d]$ e $\bar{F}2 = m + \frac{1}{2} [h]$. Com os valores das médias observadas e esperadas de cada geração, a qualidade do ajuste do modelo genético (“goodness of fit”), também denominada de aderência do modelo, é testada através de um teste de Qui-Quadrado (χ^2) a 5% de significância que adquire a seguinte forma:

$$\chi_{(n-p) \text{ g.l.}}^2 = \sum_{i=1}^n [O_i - E_i]^2 \times W_i,$$

onde:

O_i = média observada da i -ésima população

E_i = média esperada da i -ésima população

W_i = peso da i -ésima população n = número de gerações

p = número de parâmetros do modelo genético

Os parâmetros estimados foram aceitos quando mostraram-se significativos a 5% de probabilidade pelo teste t de Student. Quando o teste apontava a não significância de algum parâmetro, o mesmo era eliminado do modelo e os componentes eram novamente estimados e a qualidade do modelo testada através de novo Qui-Quadrado. Presença de interação não alélica e ligação gênica entre pares de locos não puderam ser testadas devido à ausência das gerações necessárias.

4.10 COMPONENTES GENÉTICOS E AMBIENTAIS DE VARIÂNCIAS

Assim como os componentes de médias, os componentes de variâncias foram ajustados utilizando as gerações P1, P2 e F2. Essas gerações possuem apenas variância entre indivíduos dentro de geração ou, simplesmente, variância dentro, pois elas não têm estrutura de famílias.

Inicialmente foi testado o modelo contendo componentes genéticos aditivos (D), de dominância (H) e ambientais aditivos (E) (Quadro 3). Estes componentes foram estimados utilizando-se o método dos quadrados mínimos ponderados, segundo o modelo proposto por Hayman (1960) e relatado por Mather e Jinks (1982). Os cálculos foram realizados utilizando-se o programa GENFIT (TOLEDO, 1991). Quando os parâmetros estimados indicavam serem não significativos a 5% de probabilidade pelo teste t de Student, os mesmos eram eliminados, os componentes remanescentes eram novamente estimados e o ajuste do novo modelo testado.

Não havendo o ajuste do modelo genético envolvendo os componentes D, H e E, foi testado um outro modelo envolvendo interação genótipo x microambiente (Quadro 4). O termo interação genótipo x microambiente está

relacionado à interação diferenciada de cada genótipo com o ambiente ao qual foi submetido (MATHER; JINKS, 1982), não havendo conotação com macroambientes contrastantes (anos e locais, por exemplo).

Aqui também, quando o número de gerações é igual ao número de parâmetros genéticos, não sobram graus de liberdade para o teste de χ^2 para qualidade do ajuste do modelo genético. Além disso, devido à presença de somente uma geração segregante (F2), possuinte de componentes de variância genética aditiva (D) e de dominância (H), nunca ambos os parâmetros puderam ser estimados, de modo que sempre foi aceito o modelo que fornecia a estimativa da variância genética aditiva (D). Tal preferência se deve ao fato da soja ser uma planta autógama, na qual os efeitos aditivos são comprovadamente mais importantes para a espécie. A ausência de outras gerações segregantes também impediu o ajuste do modelo dos componentes de variâncias para alguns cruzamentos.

Quadro 3 – Componentes do modelo genético simples, presentes nas variâncias dos genitores e da geração F2.

Geração	D	H	E
P1	0	0	1
P2	0	0	1
F2	½	¼	1

Quadro 4 – Componentes de variância genética aditiva (D), de dominância (H) e de interação genótipo x microambiente (E1 e E2) dos genitores e da geração F2.

Geração	D	H	E1	E2
P1	0	0	1	0
P2	0	0	0	1
F2	½	¼	½	½

4.11 CÁLCULO DA HERDABILIDADE E METODOLOGIA DE PREVISÃO DO POTENCIAL GENÉTICO DOS CRUZAMENTOS

A herdabilidade possível de ser estimada com as gerações disponíveis corresponde a herdabilidade no sentido amplo, baseada em plantas individuais das populações F2 dos cruzamentos. Conforme proposto por Mather e Jinks (1984), a herdabilidade é dada por:

$$\hat{h}_a^2 = \frac{(\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H)}{(\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E)},$$

onde D é a variância genética aditiva, H a variância genética devido aos efeitos de dominância e E a variância ambiental. No caso da presença de interação genótipo x microambiente, o valor de E é calculado como $E = \frac{1}{2} E1 + \frac{1}{2} E2$.

Como para o presente caso a estimativa de H está confundida com D, a herdabilidade é calculada da mesma maneira que para os casos de ausência de variação dominante:

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\frac{1}{2} D}{(\frac{1}{2} D + E)}$$

A variância da herdabilidade foi calculada a partir do proposto por Singh *et al.* (1993):

$$\text{var}(\hat{h}^2) = \frac{2 \times (1 - h^2)^2}{(v - 1)},$$

onde h^2 corresponde à herdabilidade calculada e v ao número de genótipos, representado aqui pelo número de plantas da geração F2 dos cruzamentos. A raiz quadrada da variância da herdabilidade fornece o seu erro padrão.

A previsão do potencial genético dos cruzamentos foi feita de acordo com Toledo *et al.* (1984), cuja metodologia permite prever a probabilidade de uma população F2 produzir híbridos F1 de segundo ciclo de desempenho superior. As propriedades distributivas de híbridos F1 de segundo ciclo, produzidos pelo intercruzamento de linhas puras recombinantes extraídas da geração F2 de um cruzamento simples entre linhas puras podem ser preditas a partir das primeiras gerações do cruzamento original. Conseqüentemente, a freqüência com que tais

híbridos superarão o desempenho das melhores linhas puras recombinantes ou da F1 original pode ser previsto (TOLEDO *et al.*, 1984).

Desse modo, a probabilidade de se obter híbridos que superem o desempenho da melhor linha pura recombinante extraída do cruzamento original, corresponde aos valores das abcissas expressos por:

$$Z = \frac{\bar{P}_{\text{ref.}} - (\hat{m} + \frac{1}{2}[\hat{h}])}{\sqrt{(\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H)}}$$

onde $\bar{P}_{\text{ref.}}$ é a média do parental de referência, representado aqui pela cultivar BRS 231, pois trata-se de uma cultivar disponível no mercado e que apresentou ótimo desempenho nas avaliações de severidade, estando sempre entre os genótipos de menor média. Assim, para os cálculos do potencial dos cruzamentos foram considerados somente os dados das 3ª e 4ª avaliações (média da BRS 231 igual a 35,58% e 73,98%, respectivamente), pois na 2ª avaliação certos genótipos ainda não expressaram sua resistência ou suscetibilidade, sendo inviável realizar a seleção. Os parâmetros m , $[h]$, D e H correspondem às estimativas calculadas para os modelos de médias e variâncias. Para os cruzamentos onde $[h]$ não foi detectado seu valor foi considerado zero. Os valores de H da fórmula são supridos pelo fato da variância aditiva (D), por motivos já citados, carregar com ela $\frac{1}{2} H$.

Após o cálculo de Z , consultou-se uma tabela de valores de Z padronizado para descobrir a probabilidade de se obter híbridos F1 de segundo ciclo com média inferior à do parental de referência.

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 ANÁLISES GERAIS

A Tabela 1 mostra as médias, variâncias e os graus de liberdade das gerações genitoras e F2 na 2ª, 3ª e 4ª avaliações para a característica severidade da ferrugem asiática da soja (% de área foliar infectada). Tais valores foram utilizados para a obtenção dos parâmetros genéticos de médias e variâncias desta característica. Nota-se que os graus de liberdade da 3ª e 4ª avaliações são sempre os mesmos, o que é devido à metodologia adotada que, como já exposto, atribuía a severidade máxima (100%) da escala em uso para aquelas plantas cujo 9º trifólio a ser avaliado estava presente na 3ª avaliação, mas já havia caído na 4ª avaliação.

Na 2ª avaliação os valores de severidade geralmente concentram-se entre 0 e 35% e na 4ª avaliação, pelo fato da doença já estar avançada, grande parte das plantas já não tinham mais o 9º trifólio, gerando uma maior concentração de valores iguais a 100%. Observa-se que a 3ª avaliação apresenta, na maioria das vezes, os maiores valores de variância, o que está de acordo com os gráficos da distribuição das freqüências de severidade na geração F2 dos cruzamentos (Quadros 5 a 18), que mostram claramente uma maior dispersão de valores nesta avaliação. Os altos valores da variância de alguns cruzamentos na 4ª avaliação também podem ser explicados pelo contraste entre o grande número de plantas com severidade de 100% e outras cujos valores, em geral, concentram-se entre 60% e 85% (Quadros 5 a 18).

Os dados da Tabela 1 também mostram a já esperada evolução da severidade da doença ao longo das avaliações, gerando uma média dos genitores igual a 15,34% na 2ª avaliação, 42,54% na 3ª avaliação e 80,77% na 4ª avaliação. Essa evolução pode ser melhor visualizada através do Gráfico 1.

Pelos Quadros 5 a 18, a distribuição das freqüências de severidade da doença nas 3 avaliações, obtidas a partir das plantas F2, não indica a existência de classes fenotípicas bem definidas, apresentando uma distribuição contínua, ou próxima, em muitos cruzamentos. A ausência de classes fenotípicas distintas também foi constatada por Ribeiro *et al.* (2006) em estudo do controle genético da

ferrugem asiática de metodologia parecida com a adotada para o presente trabalho. O fato de haver sempre uma alta freqüência de plantas pertencentes ao intervalo de 95% a 100% na 4ª avaliação não indica uma real separação de classes, sendo o resultado do nível de infecção da doença, aliado à metodologia adotada. Como exemplo de distribuição contínua temos, para a 2ª avaliação, os cruzamentos BR01-18437 x PI 459025-A e BR01-18437 x PI 200526 (Quadro 7), BRS 184 x PI 200487 (Quadro 8), BRS 184 x PI 230970 (Quadro 9), BRS 231 x PI 230970 e BRS 231 x PI 200526 (Quadro 11), BRS 232 x PI 200526 (Quadro 13), Embrapa 48 x PI 459025-A (Quadro 16), PI 230970 x PI 459025-A (Quadro 18). Na 3ª avaliação pode-se observar distribuição próxima da contínua para os cruzamentos BR01-18437 x BRS 232 (Quadro 5), BR01-18437 x Embrapa 48 (Quadro 6), BRS 231 x BRS 232 (Quadro 9). Para a 4ª avaliação, desconsiderando a barra do intervalo 95 a 100%, temos uma distribuição contínua, ou próxima, nos cruzamentos BRS 184 x BRS 232 (Quadro 7), BRS 184 x DM 339 (Quadro 8), BRS 231 x DM 339 (Quadro 10), BRSGO Chapadões x PI 459025-A (Quadro 14).

Pelo fato dos quadros das freqüências de severidade da 3ª avaliação aparentemente indicarem uma distribuição normal dos dados, aplicou-se os testes de Shapiro-Wilk e Kolmogorov-Smirnov (Quadros 19 a 24). Dos 55 cruzamentos, aceitou-se a hipótese de distribuição normal, a 5% de significância, para 11 casos: BR01-18437 x DM 339 (Quadro 19), BR01-18437 x PI 200526 (Quadro 19), BRS 184 x BRS 231 (Quadro 20), BRS 184 x BRS 232 (Quadro 20), BRS 231 x PI 200526 (Quadro 21), BRSGO Chapadões x Embrapa 48 (Quadro 22), BRSGO Chapadões x PI 200487 (Quadro 22), DM 339 x PI 230970 (Quadro 23), Embrapa 48 x PI 200526 (Quadro 23), PI 200487 x PI 230970 (Quadro 23) e PI 230970 x PI 200526 (Quadro 24). Desses 11 cruzamentos descritos, em nenhum a normalidade foi indicada tanto pelo teste de Shapiro-Wilk quanto pelo teste de Kolmogorov-Smirnov. Além disso, somente para o cruzamento BRS 184 x BRS 232 a normalidade foi indicada pelo teste de Shapiro-Wilk ($W = 0,9751$; $p = 0,0509$), sendo que para os outros o teste de Kolmogorov-Smirnov forneceu valores de D não significativos e probabilidade acima de 5%. A maior eficácia do teste de Kolmogorov-Smirnov provavelmente se deve ao fato dele ser mais sensível para amostras de grande tamanho (> 100), enquanto que o teste de Shapiro-Wilk apresenta maior sensibilidade para casos com amostras de tamanho reduzido (< 50).

A Tabela 2 mostra as médias harmônicas dos genitores nas três

avaliações, em ordem decrescente, para uma melhor visualização e comparação dos valores. Também foi realizado o teste de Scott-Knott para analisar os melhores genitores, sendo possível destacar o desempenho da linhagem BR01-18437, que está entre as de menor média nas 3 avaliações, e da cultivar BRS 231, que entre as cultivares é sempre a de menor média. O teste também mostra inferioridade das cultivares BRS 184, BRS 232 e DM 339 em relação aos outros genótipos, indo contra o resultado exposto por Ribeiro *et al.* (2006), no qual numa das avaliações a cultivar BRS 184 foi a de menor média entre os genitores.

A inferioridade da BRS 184 é notada não só na 2ª e na 3ª avaliações, mas também na 4ª avaliação, pois nela sua média não difere estatisticamente da cultivar de maior média (BRSGO Chapadões) (Tabela 2).

Apesar da cultivar BRS 184 ter tido um desempenho ruim em todas as avaliações de severidade, Ribeiro (2006) mostra que esta mesma cultivar apresentou uma das menores perdas de produção na presença da ferrugem asiática e sem tratamento com fungicida. Em seu trabalho, a autora estudou os efeitos da doença sobre a produtividade de grãos de soja e demonstrou que as cultivares BRS 231 e BRS 184 foram as que apresentaram os menores percentuais de perda. Além disso, ao prever o potencial genético dos cruzamentos entre os genitores em estudo, ela conclui que, na presença da ferrugem asiática, o cruzamento BRS 184 x BRS 231 é o que apresenta a maior probabilidade de se extrair linhas puras promissoras, com produção acima da média do parental escolhido como referência. Com base nisso, pode-se afirmar que BRS 184 é uma cultivar tolerante à ferrugem asiática, pois apesar dos altos percentuais de infecção seu desempenho produtivo é superior ao de outros genótipos.

Através das médias expostas na Tabela 2 também é possível notar uma certa instabilidade de desempenho de alguns genótipos ao longo das avaliações, valendo citar a PI 200526, que na 2ª e 3ª avaliações não está entre as melhores, mas passa a ser a de menor média na 4ª avaliação; e também a PI 200487, que nas 2ª e 3ª avaliações está entre as melhores, mas na última avaliação deixa de se destacar, estando no grupo dos genótipos de maior média. A queda de desempenho da PI 200487 provavelmente ocorreu porque a pressão do inóculo era muito alta, fazendo com que mesmo nos genótipos resistentes a infecção fosse elevada. Quando à PI 200526, valendo também para a cultivar BRS 232, nota-se que a capacidade dos genótipos de soja expressarem resistência à ferrugem asiática

varia ao longo do tempo, sugerindo que em alguns genótipos os mecanismos de resistência genética dependem de algum fator ambiental e/ou fisiológico para começar a se manifestar.

Os Gráficos 2 e 3 mostram o desempenho dos genitores ao longo das avaliações, revelando que na 3ª avaliação há uma maior divergência entre eles, havendo pouca sobreposição das linhas e indicando que seus dados são mais apropriados para a distinção entre os genótipos superiores e inferiores. No Gráfico 2 é mostrado o desempenho das PIs e junto, com o intuito de comparação, é colocada a cultivar BRS 231, por ser a de melhor desempenho nas 3 avaliações. No Gráfico 3 é mostrado o desempenho das cultivares e como comparação é utilizada a linhagem BR01-18437. A melhor qualidade dos dados gerados em avaliações mais tardias para a discriminação dos melhores genótipos também foi detectada por Ribeiro *et al.* (2006), sendo comentado que avaliações muito precoces geram valores muito baixos, recomendando-se esperar um certo avanço da doença para que as plantas manifestem sua resistência ou suscetibilidade.

5.2 ANÁLISE QUALITATIVA

Para as conclusões das proporções de segregação das populações F2 dos cruzamentos foi aplicado o teste de Qui-Quadrado (χ^2), sendo aceitas as hipóteses com valores de χ^2 não significativos a 5% de probabilidade.

O tipo de lesão da geração parental foi utilizado para concluir que tipo de cruzamento tinha sido feito: resistente (RB) x suscetível (TAN), suscetível (TAN) x resistente (RB), resistente (RB) x resistente (RB) ou suscetível (TAN) x suscetível (TAN) (Tabela 3). Por não serem de interesse do melhoramento, a segregação dos cruzamentos suscetível (TAN) x suscetível (TAN) não foi analisada, pois como não existem genes de resistência envolvidos espera-se a ausência de segregantes, devendo ser observadas somente plantas com lesão do tipo TAN.

Na prática isso não ocorreu, pois nas três avaliações de todos os cruzamentos entre genitores suscetíveis algumas plantas da geração F2 foram avaliadas como portadoras de lesão RB, o que pode ser explicado por erros de avaliação ou também pela presença de dois genes de resistência controlando o

caráter. No caso da segunda hipótese, pode-se supor que tais genitores possuem algum gene relacionado à resistência, que por si só não ativa os mecanismos que farão aparecer a lesão do tipo RB. No entanto, quando os genes de duas cultivares são unidos, acabam por manifestar a resistência e a lesão pode, então, ser observada.

Para todos os cruzamentos, nas três avaliações, foram testadas as proporções de segregação de 3:1, 9:7, 13:3, 15:1 e 63:1, sempre sendo considerado o fenótipo RB como o representante da primeira proporção (3 RB: 1 TAN, por exemplo). No caso de alguns cruzamentos com a linhagem BR01-18437, pelo fato de nenhuma das quatro hipóteses terem sido aceitas, foi testada a hipótese da resistência ser controlada por um gene em recessividade, havendo uma inversão da proporção de 3 RB: 1 TAN, para 1 RB : 3TAN. A Tabela 4 mostra, para cada avaliação do cruzamento PI 230970 x PI 459025-A, todas as proporções testadas, o número total de plantas, número de plantas observado (O) e esperado (E) com lesão do tipo RB e TAN, os graus de liberdade (GL), valor de Qui-Quadrado (χ^2) e probabilidade (P). Para os demais cruzamentos os resultados estão expostos de maneira mais sintetizada na Tabela 5, sendo mostradas apenas as proporções aceitas a 5% de probabilidade ou no limite desse valor (sempre com 1 grau de liberdade).

As análises provam o fato já descrito na literatura (HARTWIG; BROMFIELD, 1983; HARTWIG, 1986) que a PI 230970 e a PI 459025-A possuem genes de resistência em locos diferentes, sendo a primeira portadora de Rpp2 e a segunda de Rpp4. Dessa maneira a segregação do cruzamento PI 230970 x PI 459025-A foi de 13:3, 15:1 e 13:3 na 2ª, 3ª e 4ª avaliações, respectivamente (Tabela 5), revelando a segregação independente dos genes. Quando realizados os cruzamentos PI 200487 x PI 230970, PI 200487 x PI 459025-A, PI 230970 x PI 200526 e PI 459025-A x PI 200526 os resultados mostram que os genes segregam independentemente, tendo sido observadas as proporções de 13:3, 15:1 e 15:1 em todos os casos (Tabela 5). Dessa maneira, tanto a PI 200487, quanto a PI 200526 são portadoras de genes de resistência em locos diferentes dos locos Rpp2 e Rpp4. Para o cruzamento PI 200487 x PI 200526, foi observada a segregação de 15:1, 63:1 e 15:1 (Tabela 5), sugerindo a presença de genes segregando independentemente. Entretanto, a proporção de 63:1 é um indicativo de que estas PIs possuem o mesmo gene de resistência, já que ela aproxima-se muito de 1:0, que

por motivos de não aplicabilidade do teste de Qui-Quadrado não pôde ser testada. Além disso, experimentos envolvendo teste de alelismo realizados em casa-de-vegetação também detectaram que essas PIs têm o mesmo gene de resistência (RACHID, comunicação pessoal), levando a crer que as plantas da F2 desse cruzamento consideradas como TAN foram avaliadas de maneira errada.

Tanto a segregação de 13:3 como a de 15:1 indicam a ocorrência de epistasia, sendo que no caso de 15:1 a interação ocorre entre genes de efeito duplicado e em 13:3 a segregação indica que, na ausência do alelo dominante (RppX) de algum dos genes de resistência, são necessários dois alelos dominantes (RppZ RppZ) do outro gene para que o genótipo apresente a reação RB. Assim, temos que os genótipos $rppX\ rppX\ rppZ\ rppZ$ e $rppX\ rppX\ RppZ\ rppZ$ são suscetíveis, sendo que para o último caso o mesmo seria resistente se esta interação não estivesse presente.

Para os cruzamentos da PI 459025-A com BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48, conclui-se a presença de somente um gene de resistência, já que prevaleceu a proporção de 3:1, apesar de em alguns casos outras proporções terem sido aceitas (Tabela 5).

Um fato a ser reparado são os resultados dos cruzamentos BRS 184 x PI 230970, BRS 231 x PI 230970, BRS 232 x PI 230970, BRSGO Chapadões x PI 230970 e Embrapa 48 x PI 230970, nos quais sempre foram aceitas somente a proporção de 9:7 (Tabela 5). Isso é curioso, pois de um cruzamento de suscetível x resistente seria esperada a proporção de 3:1, indicativa da presença de somente um gene de resistência (localizado na PI 230970, para este caso). No entanto, como tal proporção ocorreu para tantos cruzamentos pode-se inferir que esteja ocorrendo algum tipo de interação gênica, levando a supor que o gene Rpp2 localizado na PI 230970 interage com algum outro gene do *background* genético das cultivares suscetíveis, de modo que sempre que os indivíduos possuem o genótipo Rpp2_Y_ (Rpp2 com pelo menos um dos alelos dominantes e um outro gene qualquer das cultivares suscetíveis também com pelo menos um dos alelos dominantes) são resistentes. A proporção de 7 surge do fato dos indivíduos $rpp2\ rpp2\ Y_$ e $rpp2\ rpp2\ yy$ não apresentarem resistência e também de que em indivíduos Rpp2_yy, a presença do gene y em recessividade inibe, de alguma forma, a expressão da resistência. Essa epistasia só não foi constatada no cruzamento DM 339 x PI 230970, cuja proporção foi de 3:1 na 3ª avaliação (Tabela 5). Nas outras duas

avaliações realizadas para esse mesmo cruzamento, nenhuma proporção foi aceita, não devendo ser excluída a possível ocorrência de epistasia.

A análise dos cruzamentos entre a PI 200487 e a PI 200526 com BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48 mostram que quando a PI 200487 está presente, confirma-se a existência de somente um gene de resistência, prevalecendo a proporção de 3:1 (Tabela 5). A única exceção foi para o cruzamento DM 339 x PI 200487, no qual por motivos difíceis de serem explicados a proporção de 3:1 foi aceita na 2ª avaliação e de 13:3 nas 3ª e 4ª avaliações (Tabela 5). Todavia, quando a PI 200526 é um dos genitores observa-se que a proporção de 13:3 é aceita na maioria das vezes (apesar dos casos em que 3:1 também não é rejeitada), indicando a ocorrência de dois genes que interagem entre si (Tabela 5). Como a PI 200487 e a PI 200526 possuem o mesmo gene de resistência, pode-se inferir que a segregação divergente observada quando cruzadas com as mesmas cultivares suscetíveis indica que essas duas PIs são portadoras de alelos diferentes.

Os cruzamentos da linhagem BR01-18437 com umas das 5 PIs confirmou que ela possui um gene qualitativo de resistência. Tal gene está em loco diferente de Rpp2 (segregação de 13:3, nas 3ª e 4ª avaliações do cruzamento com a PI 230970), em loco diferente de Rpp4 (segregação de 13:3 nas 2ª e 3ª avaliações, e próximo do limite de 13:3 na 4ª avaliação do cruzamento com a PI 459025-A) e em loco diferente do gene da PI 200487 e da PI 200526 (segregação de 15:1 na 3ª avaliação, 13:3 na 4ª avaliação e próximo do limite de 13:3 na 2ª avaliação do cruzamento com a PI 200487; segregação de 13:3, 15:1 e 15:1, nas 2ª, 3ª e 4ª avaliações do cruzamento com a PI 200526) (Tabela 5). Além disso, quando essa linhagem foi cruzada com uma das cinco cultivares suscetíveis observou-se uma inversão do número de lesões do tipo RB e TAN, deixando de ocorrer dominância das lesões de resistência e fazendo com que as proporções de 3 RB: 1TAN ou mesmo 13 RB: 3 TAN e 15 RB: 1 TAN não fossem aceitas para nenhum caso. Por isso, foi testada a hipótese da BR01-18437 possuir um gene recessivo, na qual a resistência (RB) só é expressa para o genótipo portador de duas cópias do mesmo alelo. Essa hipótese foi aceita para os cruzamentos com BRS 184, BRS 231, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48, não tendo sido aceita nenhuma hipótese para o cruzamento com BRS 232 (Tabela 5).

5.3 COMPONENTES GENÉTICOS DE MÉDIAS

As médias, variâncias e os graus de liberdade das gerações P1, P2 e F2 utilizados para a obtenção dos parâmetros genéticos de médias do caráter severidade da ferrugem asiática estão expostos na Tabela 1. Os ajustes dos modelos são mostrados nas Tabelas 6, 7, 8. Devido à disponibilidade de apenas três gerações, somente o modelo genético simples do tipo aditivo-dominante pôde ser testado, sendo estimados os efeitos aditivos e de dominância dos genes. Modelos mais complexos, incluindo interações não alélicas digênicas, bem como ligação gênica não puderam ser testados pela falta das gerações necessárias. Além disso, devido à falta de graus de liberdade, não foi possível testar a adequação do ajuste para alguns modelos genéticos: BR01-18437 x DM 339, BRS 232 x PI 230970, BRS 232 x PI 459025-A, DM 339 x PI 200487, DM 339 x PI 230970 e PI 230970 x PI 200526 para a 2ª avaliação (Tabela 6); BR01-18437 x BRS 184, BR01-18437 x BRS 232, BR01-18437 x DM 339, BRS 232 x PI 459025-A, PI 200487 x PI 200526 e PI 230970 x PI 200526 para a 3ª avaliação (Tabela 7); BRS 184 x BRS 231, BRSGO Chapadões x PI 200526, DM 339 x PI 200526 e Embrapa 48 x PI 200487 para a 4ª avaliação (Tabela 8).

Para os demais modelos foi possível realizar o teste de aderência, sendo aceitos aqueles com χ^2 não significativo a 5% de probabilidade. Todos os componentes genéticos de médias dos modelos ajustados foram significativos a no mínimo 5% de probabilidade pelo teste t de Student (exceto para os cruzamentos BRS 184 x PI 459025-A na 2ª avaliação e BRS 184 x BRSGO Chapadões na 4ª avaliação, nos quais utilizou-se significância a 6% de probabilidade).

Apesar da falta de graus de liberdade para o teste de aderência dos cruzamentos citados acima, em todos os cruzamentos e para todas as avaliações foram obtidas estimativas significativas para os parâmetros genéticos.

Nos modelos ajustados foram observadas diferenças quanto aos componentes genéticos de média estimados tanto entre os cruzamentos quanto dentro de cada cruzamento nas diferentes avaliações. A variabilidade entre os cruzamentos ocorreu devido às diferenças genéticas entre os genitores envolvidos nos cruzamentos. As variações entre os modelos de um mesmo cruzamento nas 3 avaliações ocorreram, provavelmente, devido ao avanço da doença e aumento da

pressão do patógeno, que podem causar respostas fisiológicas e genéticas distintas nas plantas.

As menores estimativas de m para a 2ª avaliação foram nos cruzamentos BR01-18437 x PI 200487, BR01-18437 x PI 230970 e PI 200487 x PI 230970 (Tabela 6), nos quais estão presentes 3 genitores, sendo PI 200487 e BR01-18437 os genótipos de melhor desempenho nesta avaliação (Tabela 2). Para a 3ª avaliação os cruzamentos de menor m são BR01-18437 x BRS 231, BR01-18437 x PI 200487 e PI 200487 x PI 230970 (Tabela 7), sendo possível notar que para esta avaliação estes 4 genitores são os de menor média (Tabela 2). Na 4ª avaliação os menores m estão nos cruzamentos BR01-18437 x BRS 231, BR01-18437 x PI 200526 e Embrapa 48 x PI 200526 (Tabela 8), sendo que, assim como para a 3ª avaliação, nota-se a presença dos genitores de menor média nestes cruzamentos (Tabela 2). A partir desses dados constata-se que a união de genitores de desempenho superior gerou uma população F2 também superior, mostrando que houve a combinação de genes de *background* que não estão segregando nos pais.

Efeitos aditivos [d] significativos foram encontrados para 27 dos 55 cruzamentos na 2ª avaliação, 26 na 3ª avaliação e 28 na 4ª avaliação. Tais efeitos puderam ser estimados nas 3 avaliações nos seguintes cruzamentos: BR01-18437 x BRS 184, BR01-18437 x BRSGO Chapadões, BR01-18437 x DM 339, BR01-18437 x PI 459025-A, BRS 184 x BRS 231, BRS 231 x BRSGO Chapadões, BRS 231 x DM 339, BRS 232 x PI 459025-A, PI 200487 x PI 200526 e PI 230970 x PI 200526. Os maiores valores de [d] estão sempre associados a cruzamentos entre os genitores de maior e menor média, de acordo com a avaliação (Tabela 2), sendo: BR01-18437 x BRS 184, BRS 184 x PI 200487 e BRS 232 x PI 200487 para a 2ª avaliação; BR01-18437 x BRS 184 e BRS 184 x PI 230970 para a 3ª avaliação; BR01-18437 x BRSGO Chapadões e BRSGO Chapadões x PI 200526 para a 4ª avaliação (Tabelas 2, 6, 7, 8). Sabe-se que quanto maior o valor de [d], maior é associação dos genes com efeito de acréscimo à característica em um dos genitores, e de genes com decréscimo no outro (MATHER; JINKS, 1982). Para o presente caso isso é claramente aplicável, pois entre os genitores dos cruzamentos há sempre um com tipo de lesão de resistência (RB) e outro com tipo de lesão de suscetibilidade (TAN) (Tabela 3).

Observa-se a presença de efeito genético aditivo para muitos cruzamentos nos quais um dos genitores é a cultivar BRS 231 (reação TAN),

cruzada com outra cultivar cuja reação é do tipo TAN. Isso prova que BRS 231 realmente possui genes quantitativos de resistência, como já sugerido por Ribeiro *et al.* (2006). Outro dado interessante é a presença de efeitos aditivos mesmo nos cruzamentos entre cultivares de reação TAN e ainda não descritas como portadoras de genes quantitativos, tal como nos cruzamentos BRS 184 x Embrapa 48 e BRS 232 x Embrapa 48, na 3ª avaliação e BRS 184 x BRSGO Chapadões, BRS 232 x BRSGO Chapadões, BRS 232 x DM 339, BRSGO Chapadões x Embrapa 48, DM 339 x Embrapa 48, na 4ª avaliação. Nestes cruzamentos sempre um dos genitores possui média alta para a sua avaliação (Tabela 2), sugerindo que a presença de [d] indica a provável existência de genes quantitativos controlando os diferentes níveis de suscetibilidade.

Algumas comparações podem ser feitas com os resultados apresentados por de Ribeiro *et al.* (2006), pois em seu trabalho foram utilizados três genitores em comum: BRS 184, Embrapa 48 e BRS 231. Assim, analisando os cruzamentos BRS 184 x BRS 231, BRS 184 x Embrapa 48 e BRS 231 x Embrapa 48, nota-se que no trabalho destes autores, para o primeiro cruzamento, foram detectados somente os parâmetros m e [d], enquanto que os dados da Tabela 8 mostram a presença do componente [h]. No cruzamento BRS 184 x Embrapa 48, os autores estimaram m e [d] para uma das avaliações e o mesmo foi encontrado aqui na 3ª avaliação (Tabela 7). O cruzamento BRS 231 x Embrapa 48 foi o de maiores diferenças, pois detectou-se m e [d] na 2ª avaliação, m e [h] (de sinal positivo) na 3ª avaliação e somente m na 4ª avaliação, enquanto que os resultados de Ribeiro *et al.* (2006) mostram a presença de m , [d], [h] (de sinal negativo) e efeitos epistáticos entre locos heterozigotos [I] (interação dominante x dominante). Além disso, pelo fato de [h] e [I] serem de mesmo sinal (ambos negativos), a interação não alélica ocorre entre genes complementares. Tais diferenças podem ser explicadas pela existência de epistasia, já que na presença desse tipo de interação as estimativas de m , [d] e [h] são altamente correlacionadas. No trabalho citado, a estimativa de [I] só foi possível porque estavam disponíveis as gerações P1, P2, F2, recíproco de F2, F3 e recíproco de F3.

Efeitos de dominância foram detectados para 13 cruzamentos na 2ª avaliação, sempre de sinal negativo, mostrando dominância no sentido de diminuir a severidade da doença. Na 3ª avaliação tais efeitos foram estimados para 15 cruzamentos, sendo de sinal positivo (dominância no sentido de aumentar a

severidade) apenas no cruzamento BRS 231 x Embrapa 48. Na última avaliação [h] foi detectado em 9 cruzamentos, sendo 5 de sinal negativo e 4 de sinal positivo. Em todas as avaliações houve casos em que [h] foi detectado na ausência de [d] e também casos em que [d] e [h] aparecem simultaneamente. No último caso, sempre as estimativas de [h] foram maiores que as de [d], sendo um indicativo de uma provável dispersão dos genes quantitativos nos genitores.

A predominância de [h] no sentido da redução da severidade da doença sugere que a soja evoluiu na presença do patógeno da ferrugem asiática, buscando estratégias para atenuar os efeitos da doença e aumentar suas chances de sobrevivência. O aumento do número de estimativas de [h] com sinal positivo na 4ª avaliação pode ser devido ao estado já avançado da doença (grande número de plantas com folhas já caídas - severidade igual a 100%) e à presença de intensa esporulação, sendo ineficiente as estratégias de defesa das plantas. Estimativas mais precisas e confiáveis da magnitude e direção da dominância poderiam ser conseguidas através dos dados da geração F1 dos cruzamentos.

A ocorrência de dominância pode ser um dos fatores que levou à não-normalidade dos dados da maioria dos cruzamentos, pois como pode ser visualizado nos Quadros 19 a 24, para muitos casos ocorre uma assimetria positiva devido à concentração de um maior número de indivíduos localizados à esquerda da média. Outro fato que também pode ter influenciado na não-normalidade é um possível controle oligogênico, pois para casos de poucos genes envolvidos (< 6) a distribuição das freqüências dificilmente se aproxima de uma curva normal.

Para as estimativas dos componentes de média nota-se que a disponibilidade de apenas 3 gerações não trouxe grandes problemas, não tendo ocorrido modelos que não puderam ser ajustados. Assim, como o maior interesse desse trabalho era detectar e estimar principalmente os efeitos genéticos aditivos e de dominância, os dados de P1, P2 e F2 conseguiram atingir os objetivos. É óbvio de a presença de mais gerações levaria a estimativas mais precisas e permitiria a detecção de possíveis efeitos de epistasia e ligação, tal como detectado por Ribeiro *et al.* (2006) para o cruzamento BRS 231 x Embrapa 48.

5.4 COMPONENTES GENÉTICOS DE VARIÂNCIAS

As estimativas dos componentes de variâncias também foram baseadas nos dados da Tabela 1, sendo testado o ajuste de modelos envolvendo apenas efeitos aditivos (D), de dominância (H) e de ambientes (E). Num segundo caso, quando o modelo não era ajustado apenas com os parâmetros citados, foi testada a presença de interação entre genótipo e microambiente (E1 e E2). Os ajustes dos modelos de variância são apresentados nas Tabelas 6, 7, 8. O teste de aderência do modelo foi aceito quando o valor de χ^2 mostrou-se não significativo a 5% de probabilidade. Todos os componentes genéticos de variâncias dos modelos ajustados foram significativos a no mínimo 5% de probabilidade pelo teste t de Student.

Diferente das estimativas de média, aqui as gerações disponíveis não foram suficientes para ajustar todos os modelos de cada avaliação, não tendo sido encontrado o modelo para os cruzamentos Embrapa 48 x PI 200526 na 2ª avaliação (Tabela 6), BR01-18437 x BRS 184 e PI 230970 x PI 200526 na 3ª avaliação (Tabela 7), BR01-18437 x BRS 184 e BR01-18437 x DM 339 na 4ª avaliação (Tabela 8). Para nenhum cruzamento pôde ser estimado o componente D nas três avaliações. Somente no cruzamento BRS 232 x PI 200487 da 2ª avaliação (Tabela 6), devido à falta de graus de liberdade, não foi possível testar a adequação do ajuste do modelo genético.

Outro fato a ser lembrado é que com as gerações do experimento foi possível calcular ou D ou H, mas nunca os dois simultaneamente, pois a única geração segregante disponível é F2, que como mostrado no Quadro 3 tem $\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E$ como componentes. Assim, para obter ambas as estimativas seria necessária a disponibilidade dos dados de pelo menos mais uma geração segregante, tal como F3, por exemplo. Esse fato fez com que quando detectada a presença de D, sempre também podia ser estimado H. Optou-se, então, por motivo já comentado e reforçado por Ribeiro *et al.* (2006), aceitar sempre as estimativas de D, mas ciente que a mesma carrega o componente de dominância (H) da variação, sendo seu valor equivalente a $D + \frac{1}{2} H$.

Nos modelos relativos à 2ª avaliação (Tabela 6) foi detectada a presença de interação genótipo x microambiente (E1 e E2) em 17 cruzamentos e o

mesmo ocorreu em 4 cruzamentos da 4ª avaliação (Tabela 8). A presença de interação genótipo x microambiente indica que os genitores dos cruzamentos em questão não apresentam o mesmo comportamento diante das condições de um mesmo experimento. Na 3ª avaliação (Tabela 7) não houve interação genótipo x microambiente, sendo detectado apenas efeitos ambientais únicos (E) e mostrando novamente que seus dados são adequados para a distinção dos genótipos de melhor desempenho. A detecção de interação genótipo x microambiente em tantos cruzamentos da 2ª avaliação indica que o patógeno da ferrugem asiática depende de condições específicas do hospedeiro e condições microambientais favoráveis para manifestar sua severidade com pouco tempo de infecção (RIBEIRO *et al.*, 2006). Apesar da ocorrência de interação genótipo x microambiente na 4ª avaliação, isso ocorreu em pouquíssimos cruzamentos, tendo sido a avaliação que possibilitou um maior número de estimativas da variância aditiva (D).

Efeitos aditivos significativos (D) foram detectados para os cruzamentos BRS 231 x PI 230970 e BRS 232 x PI 200487 na 2ª avaliação (Tabela 6), sendo que para o primeiro caso [d] não pôde ser estimado, sugerindo que os genes realmente estão dispersos nos genitores, o que cancela os efeitos dos *d*'s dos vários locos e faz com que ele não possa ser detectado no modelo de médias. Para a 3ª avaliação (Tabela 7) D foi detectado nos cruzamentos BRS 231 x PI 459025-A e BRS 232 x PI 230970, valendo para BRS 231 x PI 459025-A os mesmos comentários feitos para BRS 231 x PI 230970 na 2ª avaliação. Na 4ª avaliação (Tabela 8) D pôde ser estimado para 13 cruzamentos, sendo detectado mesmo na ausência da estimativa de [d] nos cruzamentos BRS 184 x PI 459025-A, BRS 231 x PI 200526, BRSGO Chapadões x PI 200487, BRSGO Chapadões x PI 459025-A, DM 339 x PI 200487 e Embrapa 48 x PI 200526. A dispersão dos genes de resistência da ferrugem asiática também foi observada no trabalho de Ribeiro *et al.* (2006), no qual é concluído que a resistência genética à ferrugem asiática é controlada por genes que expressam efeitos aditivos e que estão dispersos nos genótipos genitores; tal conclusão também é válida para o presente trabalho. A dispersão dos genes quantitativos nos genitores faz com que a utilização desse tipo de herança no desenvolvimento de cultivares resistentes exija estratégias de combinação desses genes através de seleção recorrente.

Pelas análises dos modelos de médias e variâncias, alguns cruzamentos demonstraram não possuir variabilidade genética para o caráter em

estudo, o que torna inviável o aproveitamento das populações derivadas dos mesmos para fins de seleção. Isso, entretanto, pode nem sempre ser verdadeiro, tendo ocorrido porque apenas os dados de P1, P2 e F2 estavam disponíveis. Além disso, a estimativa dos componentes de variância freqüentemente possui um alto erro padrão, o que muitas vezes leva a sua não significância.

O fato exposto pode ser visualizado pela distribuição das freqüências de severidade da geração F2, mostrada nos Quadros 5 a 18, onde são apresentadas as 3 avaliações de cada cruzamento e em cada gráfico foi indicado a localização da média dos genitores do cruzamento em questão e também do genótipo de menor média para a avaliação em análise. Os gráficos dos quadros, além de sugerirem a presença de herança quantitativa, revelam a alta variabilidade de muitos cruzamentos e também mostram a ocorrência de indivíduos transgressivos tanto para a direção da resistência (diminuição da severidade), quanto para o da suscetibilidade (aumento da severidade), nas 3 avaliações de todos os cruzamentos. Além de ocorrer segregação transgressiva, nota-se que em praticamente todos os cruzamentos das 3 avaliações são muitos os indivíduos transgressivos em relação ao genótipo de menor média (que geralmente não se trata de um dos genitores). O fato exposto fica mais nítido na 3ª avaliação, pois nela a distribuição de freqüências alcança uma gama maior de intervalos de classes, tendo como exemplo os cruzamentos BR01- 18437 x BRS 231 e BR01-18437 x BRS 232 (Quadro 5), BR01- 18437 x DM 339 (Quadro 6), BR01-18437 x PI 200526 (Quadro 7), BRS 231 x PI 230970 (Quadro 11), BRS 232 x PI 459025-A (Quadro 13), PI 200487 x PI 230970 (Quadro 17). Em seu trabalho, Ribeiro *et al.* (2006) detectaram tanto indivíduos F2 transgressivos, quanto famílias F3 transgressivas.

5.5 HERDABILIDADE E PREVISÃO DO POTENCIAL GENÉTICO DOS CRUZAMENTOS

O sucesso de um programa de melhoramento depende da existência de variabilidade genética na população e a estimativa da herdabilidade indica a magnitude relativa da variabilidade genética disponível a ser explorada pela técnica seletiva (CRUZ; CARNEIRO, 2003).

De acordo com a metodologia da estimativa da herdabilidade e da

previsão do potencial dos cruzamentos, os cálculos só puderam ser realizados para os cruzamentos cuja variância genética aditiva (D) pôde ser estimada.

Os valores expostos na Tabela 9 indicam que a herdabilidade do caráter pode ser considerada de baixa a média ($0,37 \leq h^2_a \leq 0,59$) e que a seleção poderia ser realizada a partir de plantas individuais da geração F2. Entretanto, alguns cuidados devem ser tomados, ainda mais quando a seleção é praticada em campo, onde nem sempre todas as variáveis que afetam o caráter podem ser controladas. No caso da ferrugem asiática, o maior complicador é a grande influência das condições ambientais no desenvolvimento da doença, pois caso as condições de umidade, temperatura e molhamento foliar não sejam satisfeitas o patógeno não terá seu desenvolvimento normal. Dessa maneira, a seleção de plantas será prejudicada, pois certas plantas terão uma baixa porcentagem de infecção devido às condições desfavoráveis e não à ação de genes. Outro fato que também deve ser levado em conta é que, para avaliações envolvendo escalas, um treinamento prévio deve ser realizado para que todos os avaliadores estejam bem preparados e, nos casos de mais de um avaliador, ocorra a maior homogeneidade possível entre as avaliações.

Tais cuidados só trarão benefícios, pois a herdabilidade não é apenas uma propriedade do caráter, mas também da população e das condições ambientais a que foram submetidos os indivíduos. Na realidade, a herdabilidade pode ser aumentada não somente pela introdução de mais variação genética na população, mas também melhorando as condições experimentais, de modo a reduzir a contribuição da variação ambiental para a variação fenotípica total.

Apesar da herdabilidade de um mesmo cruzamento não poder ter sido calculada para todas as avaliações, os dados da Tabela 9 indicam que a herdabilidade do caráter é maior na 4ª avaliação. Isso pode ser melhor visualizado para o cruzamento BRS 231 x PI 459025-A, que apresentou herdabilidades de 39% e 55% na 3ª e 4ª avaliações, respectivamente. Percebe-se, então, que a seleção de plantas deve ser realizada baseando-se nos dados da 3ª e 4ª avaliações, pois a 4ª avaliação apresenta valores mais altos de herdabilidade, mas a 3ª avaliação também proporciona dados de boa qualidade, tal como demonstrado pelos Gráficos 2 e 3, pelos Quadros 5 a 18, e também pela ausência de interação genótipo x microambiente. Além do mais, como foi já dito, a expressão da resistência à doença varia ao longo do tempo. Assim, o melhoramento deve ser baseado na combinação

de avaliações de resistência realizadas em níveis distintos de infecção, sendo que a partir das avaliações feitas mais cedo são excluídos os genótipos que já apresentam alta severidade e os com bom desempenho são levados adiante e avaliados mais uma vez, quando a severidade é mais alta, e a partir daí são escolhidos os melhores genótipos.

Com relação ao potencial genético dos cruzamentos, a Tabela 10 mostra os valores de Z e a probabilidade de se obter híbridos F1 de segundo ciclo com média abaixo da cultivar BRS 231, lembrando que valores menores de Z correspondem a valores elevados de probabilidade. Para os casos calculados as probabilidades foram altas, sendo 22,96% (BRS 232 x DM 339) o menor valor para a 4ª avaliação. Na 4ª avaliação observa-se que os cruzamentos em que um dos genitores é a PI 200526 são aqueles de maior probabilidade, concordando com os dados de média (Tabela 2), que mostram que esta PI foi a de melhor desempenho para esta avaliação. Os cruzamentos de maior potencial são justamente aqueles cuja média da geração F2 foi menor que a média da cultivar BRS 231: Embrapa 48 x PI 200526 (53,19%) e BRS 232 x PI 200526 (50,40%).

Ao relacionar os valores das duas avaliações, apesar da comparação poder ser feita apenas para o cruzamento BRS 231 x PI 459025-A, ocorreu uma queda do potencial do cruzamento da 3ª avaliação (44,04%) para a 4ª avaliação (37,09%), mostrando que algumas plantas da população F2 só tiveram seu desempenho real revelado na última avaliação. Isso reforça que uma boa estratégia para o melhoramento é a combinação dos dados de avaliações de diferentes níveis de infecção, com a última ocorrendo quando a doença apresenta uma alta severidade.

Além disso, visto que a qualidade da 3ª avaliação é indicada pelos Gráficos 2 e 3, pelos Quadros 5 a 18 e pela ausência de interação genótipo x microambiente, e que a 4ª avaliação mostrou-se extremamente adequada para a seleção, fornecendo valores de herdabilidade e potencial do cruzamento mais altos, sugere-se, para um próximo trabalho, que após detectada a presença da doença sejam realizadas avaliações no período entre 15 e 20 dias, utilizando intervalos mais curtos, tal como aos 15, 17 e 20 dias, por exemplo.

Tabela 1 – Graus de liberdade (gl), médias (\bar{x}) e variâncias (σ^2) das gerações genitoras e F2 nas 3 avaliações de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada).

Geração	2ª avaliação			3ª avaliação			4ª avaliação		
	gl	\bar{x}	σ^2	gl	\bar{x}	σ^2	gl	\bar{x}	σ^2
Genitores									
BR01-18437	49	10,32	78,17	46	32,34	346,93	46	71,81	607,03
BRS 184	47	20,49	216,44	42	54,02	404,12	42	83,51	232,26
BRS 231	48	11,74	104,96	47	35,58	335,57	47	73,98	225,77
BRS 232	49	19,84	151,24	44	50,16	400,50	44	77,76	184,33
BRSGO Chapadões	47	18,29	193,91	35	45,64	514,87	35	90,89	240,16
DM 339	49	17,64	162,23	35	50,11	452,73	35	86,56	248,54
Embrapa 48	49	16,29	157,19	44	41,76	396,92	44	77,00	248,91
PI 200487	48	9,54	49,90	35	35,19	363,42	35	85,44	369,80
PI 230970	47	12,70	129,82	34	34,46	276,55	34	85,23	370,48
PI 459025-A	46	14,56	111,89	28	40,41	366,47	28	85,59	280,68
PI 200526	39	17,33	106,99	37	48,29	396,97	37	70,92	320,67
F2									
BR01-18437 x BRS 184	119	15,18	131,80	114	37,50	217,60	114	76,63	183,62
BR01-18437 x BRS 231	117	11,64	95,44	108	33,48	287,86	108	73,80	309,94
BR01-18437 x BRS 232	118	13,91	112,80	110	35,89	318,97	110	75,59	357,63
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	118	15,90	110,62	103	41,13	356,89	103	81,60	308,71
BR01-18437 x DM 339	118	10,28	92,23	112	34,30	355,73	112	78,58	324,03
BR01-18437 x Embrapa 48	117	14,58	104,81	110	36,14	332,47	110	75,64	327,18
BR01-18437 x PI 200487	118	11,04	87,01	103	31,57	253,47	103	75,20	451,44
BR01-18437 x PI 230970	116	10,74	73,51	99	38,33	429,82	99	82,40	420,69
BR01-18437 x PI 459025-A	117	13,00	106,88	103	39,18	305,70	103	77,23	478,84
BR01-18437 x PI 200526	113	11,97	100,47	107	36,68	336,13	107	69,51	420,70
BRS 184 x BRS 231	116	19,29	185,25	100	47,25	406,99	100	83,90	241,47
BRS 184 x BRS 232	117	19,05	201,37	101	48,85	388,66	101	82,37	211,72
BRS 184 x BRSGO Chapadões	118	20,98	211,21	99	50,06	370,84	99	83,35	216,23
BRS 184 x DM 339	118	16,31	140,44	99	44,74	473,61	99	87,27	261,05
BRS 184 x Embrapa 48	118	16,48	180,96	96	47,53	359,02	96	83,05	215,92
BRS 184 x PI 200487	118	13,93	114,26	101	39,38	315,27	101	78,84	381,90
BRS 184 x PI 230970	115	13,53	130,93	89	41,57	390,05	89	85,37	290,46
BRS 184 x PI 459025-A	116	14,43	154,26	86	42,55	415,02	86	83,14	439,82
BRS 184 x PI 200526	117	16,92	169,87	99	40,99	354,62	99	78,58	380,93
BRS 231 x BRS 232	118	16,24	144,31	108	42,94	317,98	108	78,88	237,99
BRS 231 x BRSGO Chapadões	117	14,55	122,55	103	40,11	295,11	103	78,20	311,93
BRS 231 x DM 339	117	12,48	96,43	103	39,52	317,26	103	83,26	315,01
BRS 231 x Embrapa 48	118	16,65	140,94	105	44,14	381,72	105	79,61	236,98
BRS 231 x PI 200487	115	12,57	105,26	96	37,55	353,52	96	76,57	423,16
BRS 231 x PI 230970	119	14,88	189,72	94	39,71	310,12	94	81,49	311,93
BRS 231 x PI 459025-A	117	10,65	112,97	94	38,27	564,86	94	79,27	526,03
BRS 231 x PI 200526	117	11,89	100,12	111	38,65	393,90	111	75,96	515,48
BRS 232 x BRSGO Chapadões	113	20,82	235,60	100	47,93	454,65	100	83,36	208,73
BRS 232 x DM 339	117	17,04	144,95	103	44,63	479,83	103	82,63	341,38
BRS 232 x Embrapa 48	118	20,83	157,57	108	49,92	352,15	108	79,35	206,32
BRS 232 x PI 200487	118	14,08	161,95	107	39,01	435,60	107	78,68	303,56
BRS 232 x PI 230970	117	12,82	99,00	92	42,86	529,64	92	88,76	239,70
BRS 232 x PI 459025-A	119	13,61	177,38	87	37,48	298,78	87	78,30	521,18
BRS 232 x PI 200526	117	14,10	110,78	108	41,18	317,52	108	73,30	390,55
BRSGO Chapadões x DM 339	117	14,04	126,84	83	40,01	362,04	83	84,50	297,89
BRSGO Chapadões x Embrapa 48	118	20,02	160,45	98	47,44	402,45	98	79,73	226,36
BRSGO Chapadões x PI 200487	115	15,24	153,48	79	41,24	357,63	79	82,09	526,26
BRSGO Chapadões x PI 230970	112	13,91	127,77	75	43,29	381,14	75	85,09	340,27
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	113	13,14	115,34	84	43,34	520,30	84	81,87	429,45
BRSGO Chapadões x PI 200526	112	15,53	120,76	91	38,42	320,91	91	72,40	408,13
DM 339 x Embrapa 48	118	15,09	145,63	102	43,53	358,92	102	80,17	340,30
DM 339 x PI 200487	119	10,78	91,25	93	37,66	496,96	93	79,50	597,50
DM 339 x PI 230970	116	11,80	101,33	82	43,67	499,91	82	84,99	356,58
DM 339 x PI 459025-A	117	11,68	106,68	70	37,52	450,62	70	85,93	408,12
DM 339 x PI 200526	117	11,34	88,87	81	38,10	432,81	81	85,24	412,56
Embrapa 48 x PI 200487	115	12,02	72,98	93	39,02	303,18	93	88,83	262,55
Embrapa 48 x PI 230970	116	12,31	124,86	87	40,60	461,78	87	85,37	350,37
Embrapa 48 x PI 459025-A	116	11,88	104,96	92	39,34	450,64	92	78,61	483,94
Embrapa 48 x PI 200526	111	13,04	85,85	98	39,18	379,11	98	70,51	470,71
PI 200487 x PI 230970	113	8,85	97,38	78	34,10	422,12	78	84,47	439,18
PI 200487 x PI 459025-A	115	11,12	85,82	75	34,17	267,77	75	83,99	382,09
PI 200487 x PI 200526	115	11,23	76,03	94	33,41	320,01	94	81,44	485,65
PI 230970 x PI 459025-A	115	10,17	81,99	92	34,58	270,05	92	81,91	490,59
PI 230970 x PI 200526	115	11,40	111,46	87	31,34	183,77	87	78,72	549,66
PI 459025-A x PI 200526	111	13,01	159,38	87	35,09	323,78	87	74,55	580,34

Tabela 2 – Médias harmônicas dos genitores e teste de Scott-Knott para as 3

2ª avaliação		3ª avaliação		4ª avaliação	
Genitores	x	Parentais	x	Parentais	x
BRS 184	20,48 a	BRS 184	54,02 a	BRSGO Chapadões	90,69 a
BRS 232	19,84 a	BRS 232	50,16 a	DM 339	86,56 a
BRSGO Chapadões	18,29 a	DM 339	50,11 a	PI 459025-A	85,59 a
DM 339	17,64 a	PI 200526	48,29 a	PI 200487	85,44 a
PI 200526	17,33 a	BRSGO Chapadões	45,64 a	PI 230970	85,23 a
Embrapa 48	16,30 a	Embrapa 48	41,76 b	BRS 184	83,51 a
PI 459025-A	14,55 b	PI 459025-A	40,41 b	BRS 232	77,76 b
PI 230970	12,73 b	BRS 231	35,58 b	Embrapa 48	77,00 b
BRS 231	11,73 b	PI 200487	35,19 b	BRS 231	73,98 b
BR01-18437	10,30 b	PI 230970	34,46 b	BR01-18437	71,81 b
PI 200487	9,55 b	BR01-18437	32,34 b	PI 200526	70,92 b

* Médias seguidas da mesma letra não diferem significativamente entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade

Tabela 3 – Avaliações dos tipos de lesão e lesão predominante (conclusão) dos genótipos genitores.

Genitores	2ª avaliação		3ª avaliação		4ª avaliação		Conclusão
	RB	TAN	RB	TAN	RB	TAN	
BR01-18437	46	4	47	1	49	1	RB
BRS 184	2	46	7	41	11	37	TAN
BRS 231	3	46	21	28	18	31	TAN
BRS 232	3	47	7	41	10	40	TAN
BRSGO Chapadões	4	45	11	36	8	41	TAN
DM 339	2	48	21	26	15	34	TAN
Embrapa 48	-	50	9	39	18	32	TAN
PI 200487	46	4	47	2	45	4	RB
PI 230970	47	1	45	1	47	1	RB
PI 459025-A	49	1	44	2	48	-	RB
PI 200526	46	2	44	-	42	2	RB

RB e TAN representam o número de plantas avaliadas para cada tipo de reação

Tabela 4 – Segregação da população F2 do cruzamento PI 230970 x PI 459025-A para as avaliações dos tipos de lesão.

2ª Avaliação						
N ^o total de plantas = 117						
Proporção	Lesão	O	E	GL	χ^2	P
3:1	RB	94	87.75	1	1.7806	0.1821
	TAN	23	29.25			
9:7	RB	94	65.81	1	27.5948	0.0000
	TAN	23	51.19			
13:3	RB	94	95.06	1	0.0633	0.8013
	TAN	23	21.94			
15:1	RB	94	109.69	1	35.8980	0.0000
	TAN	23	7.31			
63:1	RB	94	115.17	1	237.83	0.0000
	TAN	23	1.83			
3ª Avaliação						
N ^o total de plantas = 109						
Proporção	Lesão	O	E	GL	χ^2	P
3:1	RB	101	81.75	1	18.1315	0.0000
	TAN	8	27.25			
9:7	RB	101	61.31	1	58.7192	0.0000
	TAN	8	47.69			
13:3	RB	101	88.56	1	9.3157	0.0023
	TAN	8	20.44			
15:1	RB	101	102.19	1	0.2208	0.6384
	TAN	8	6.81			
63:1	RB	101	107.30	1	20.16	0.0000
	TAN	8	1.70			
4ª Avaliação						
N ^o total de plantas = 116						
Proporção	Lesão	O	E	GL	χ^2	P
3:1	RB	102	87	1	10.3448	0.0013
	TAN	14	29			
9:7	RB	102	65.25	1	47.3103	0.0000
	TAN	14	50.75			
13:3	RB	102	94.25	1	3.3988	0.0652
	TAN	14	21.75			
15:1	RB	102	108.75	1	6.7034	0.0096
	TAN	14	7.25			
63:1	RB	102	114.19	1	76.77	0.0000
	TAN	14	1.81			

O - freqüência observada; E - freqüência esperada; GL - graus de liberdade; P - probabilidade

Tabela 5 – Proporções aceitas pelo teste de Qui-Quadrado (χ^2) para a segregação das populações F2 dos cruzamentos nas 3 avaliações dos tipos de lesão.

CRUZAMENTOS	2ª AVALIAÇÃO					3ª AVALIAÇÃO					4ª AVALIAÇÃO				
	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.
BR01-18437 x BRS 194	21	99	1:3	3,6000	0,0578	55	62	*	-	-	50	70	*	-	-
BR01-18437 x BRS 231	23	95	1:3	1,9098	0,1670	65	52	*	-	-	49	70	*	-	-
BR01-18437 x BRS 232	13	106	*	-	-	49	70	*	-	-	42	77	*	-	-
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	14	105	*	-	-	47	70	*	-	-	39	90	1:3	3,8347	0,0502
BR01-18437 x DM 339	31	99	1:3	0,0444	0,9330	90	39	*	-	-	65	55	*	-	-
BR01-18437 x Embrapa 48	11	107	*	-	-	37	78	1:3	3,1585	0,0758	38	82	1:3	1,9098	0,1670
BR01-18437 x PI 200497	99	31	3:1 13:3	0,0444 3,9521	0,9330 0,0468	107	9	15:1	0,4506	0,5021	102	18	13:3	1,1077	0,2926
BR01-18437 x PI 230970	91	36	3:1	2,0769	0,1495	94	20	3:1 13:3	3,3801 0,1089	0,0680 0,7414	91	26	3:1 13:3	0,4815 0,9259	0,4878 0,3359
BR01-18437 x PI 459025-A	98	22	3:1 13:3	2,8444 0,0137	0,0917 0,9089	97	18	13:3	0,7244	0,3947	106	14	13:3	3,9521	0,0468
BR01-18437 x PI 200526	103	16	13:3	2,1980	0,1382	113	5	15:1	0,8158	0,3684	110	9	15:1	0,3501	0,5540
BRS 194 x PI 200497	81	38	3:1	3,0504	0,0807	99	25	3:1 13:3	0,5731 0,7566	0,4490 0,3844	87	32	3:1	0,2269	0,6338
BRS 194 x PI 230970	53	66	*	-	-	72	41	9:7	2,5801	0,1090	69	50	9:7	0,1453	0,7031
BRS 194 x PI 459025-A	88	32	3:1	0,1778	0,6733	92	27	3:1 13:3	0,0031 2,5935	0,9559 0,1073	87	31	3:1	0,1017	0,7498
BRS 194 x PI 200526	91	29	3:1 13:3	0,0444 2,3111	0,9330 0,1285	99	17	13:3	1,2767	0,2585	99	19	13:3	0,5432	0,4611
BRS 231 x PI 200497	79	38	3:1	3,4800	0,0617	91	22	3:1 13:3	1,8437 0,0383	0,1745 0,8447	90	26	3:1 13:3	0,4138 1,0221	0,5201 0,3120
BRS 231 x PI 230970	38	82	*	-	-	66	48	9:7	0,1253	0,7233	61	58	9:7	1,2038	0,2726
BRS 231 x PI 459025-A	78	41	*	-	-	91	23	3:1 13:3	1,4152 0,1520	0,2342 0,6986	85	34	3:1	0,8085	0,3683
BRS 231 x PI 200526	88	32	3:1	0,1778	0,6733	104	14	13:3	3,6723	0,0553	103	16	13:3	2,1980	0,1382
BRS 232 x PI 200497	53	67	*	-	-	80	39	3:1	3,8347	0,0502	83	37	3:1	2,1778	0,1400
BRS 232 x PI 230970	27	92	*	-	-	61	50	9:7	0,0756	0,7833	48	71	*	-	-

continua...

Tabela 5 – Continuação.

CRUZAMENTOS	2ª AVALIAÇÃO					3ª AVALIAÇÃO					4ª AVALIAÇÃO				
	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.
BRS 232 x PI 459025-A	71	49	9:7	0,4148	0,5195	76	37	3:1	3,6136	0,0573	79	41	*	-	-
BRS 232 x PI 200526	99	31	3:1 13:3	0,0444 3,9521	0,8330 0,0468	99	18	13:3	0,8698	0,3510	103	16	13:3	2,1980	0,1382
BRSO Chapadões x PI 200497	71	49	9:7	0,4148	0,5195	95	21	3:1 13:3	2,9425 0,0318	0,0863 0,8584	86	33	3:1	0,4734	0,4914
BRSO Chapadões x PI 230970	29	97	*	-	-	55	54	9:7	1,4955	0,2229	53	64	*	-	-
BRSO Chapadões x PI 459025-A	74	41	9:7	3,0643	0,0900	81	24	3:1 13:3	0,2571 1,1626	0,6121 0,2809	88	27	3:1 13:3	0,1420 1,6976	0,7063 0,1939
BRSO Chapadões x PI 200526	84	35	3:1	1,2353	0,2664	92	23	3:1 13:3	1,5333 0,1179	0,2156 0,7313	96	23	3:1 13:3	2,0420 0,0261	0,1530 0,8717
DM 339 x PI 200497	83	37	3:1	2,1779	0,1400	102	16	13:3	2,0989	0,1496	103	16	13:3	2,1990	0,1382
DM 339 x PI 230970	49	69	*	-	-	80	34	3:1	1,4152	0,2342	77	40	*	-	-
DM 339 x PI 459025-A	88	31	3:1	0,1778	0,6733	91	21	3:1 13:3	2,3333 0,0000	0,1266 1,0000	91	27	3:1 13:3	0,2925 1,3220	0,5951 0,2502
DM 339 x PI 200526	84	36	3:1	1,6000	0,2059	97	17	13:3	1,1021	0,2938	99	21	3:1 13:3	3,6000 0,1231	0,0579 0,7257
Embrapa 49 x PI 200497	54	64	*	-	-	90	23	3:1 13:3	1,3009 0,1908	0,2541 0,6622	90	28	3:1 13:3	0,1017 1,9200	0,7299 0,1659
Embrapa 49 x PI 230970	37	82	*	-	-	56	57	9:7	2,0586	0,1515	53	64	*	-	-
Embrapa 49 x PI 459025-A	84	35	3:1	1,2353	0,2664	87	28	3:1 13:3	0,0261 2,3654	0,9717 0,1240	87	32	3:1	0,2269	0,6339
Embrapa 49 x PI 200526	78	40	*	-	-	89	24	3:1 13:3	0,8525 0,4595	0,3558 0,4979	95	21	3:1 13:3	2,9425 0,0318	0,0863 0,8584
PI 200497 x PI 230970	99	19	13:3	0,5432	0,4611	101	7	15:1	0,0099	0,9208	108	10	15:1	0,9966	0,3191
PI 200497 x PI 459025-A	104	15	13:3	2,9496	0,0859	102	8	15:1	0,1984	0,6577	111	9	15:1	0,2208	0,6384
PI 200497 x PI 200526	115	5	15:1	0,8989	0,3458	112	2	63:1	0,0273	0,8689	114	5	15:1	0,8521	0,3560
PI 230970 x PI 459025-A	94	23	3:1 13:3	1,7906 0,0633	0,1921 0,8013	101	8	15:1	0,2208	0,6384	102	14	13:3	3,3988	0,0652
PI 230970 x PI 200526	103	15	13:3	2,8240	0,0929	104	7	15:1	0,0006	0,9804	110	8	15:1	0,0565	0,8121
PI 459025-A x PI 200526	104	16	13:3	2,3111	0,1295	102	10	15:1	1,3714	0,2416	109	9	15:1	0,3919	0,5366

* Nenhuma das proporções testadas foi aceita pelo teste de Qui-Quadrado

Nota: Para algumas avaliações de certos cruzamentos, probabilidades próximas ao limite de 5% e que de alguma forma ajudariam a explicar a segregação são mostradas

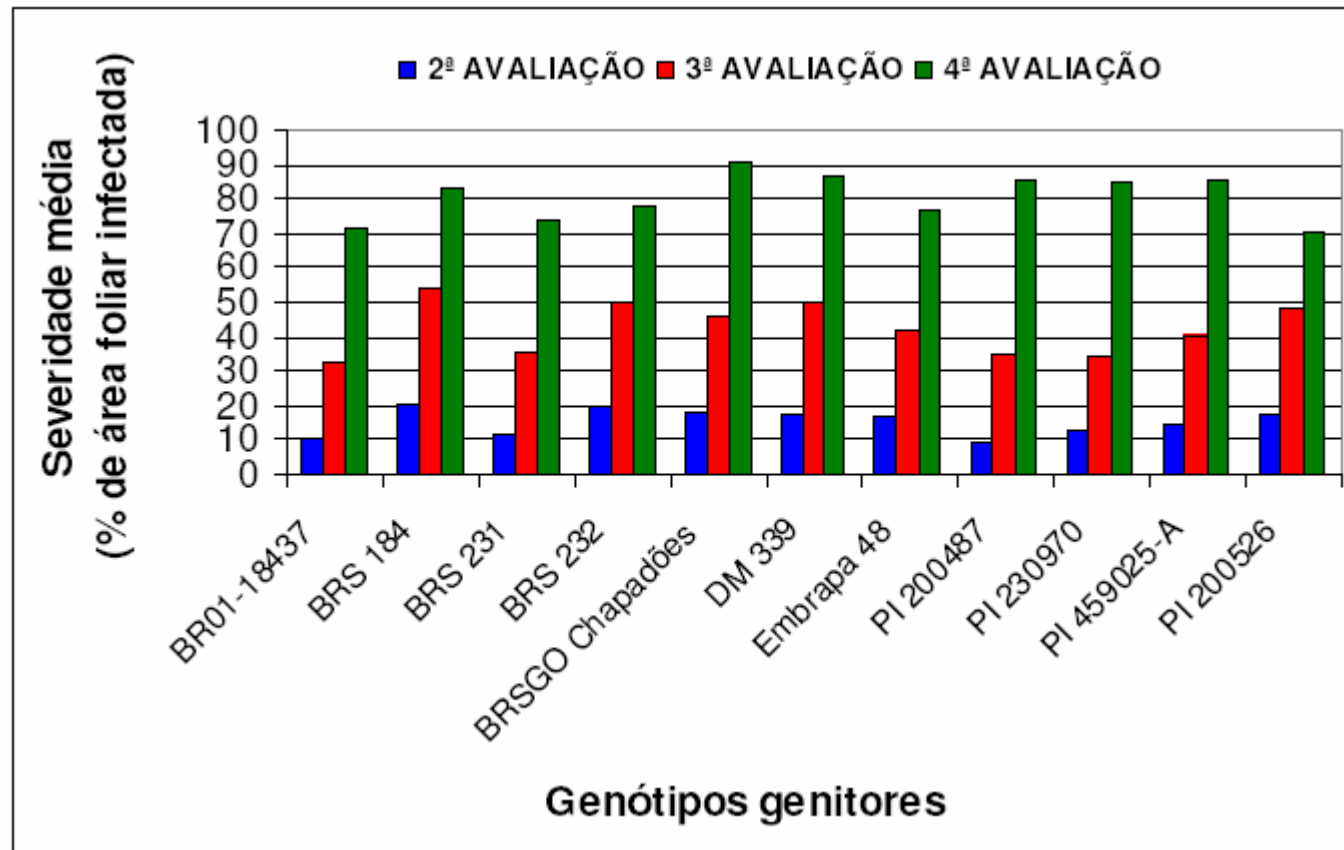


Gráfico 1 – Evolução da severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) nos genótipos genitores.

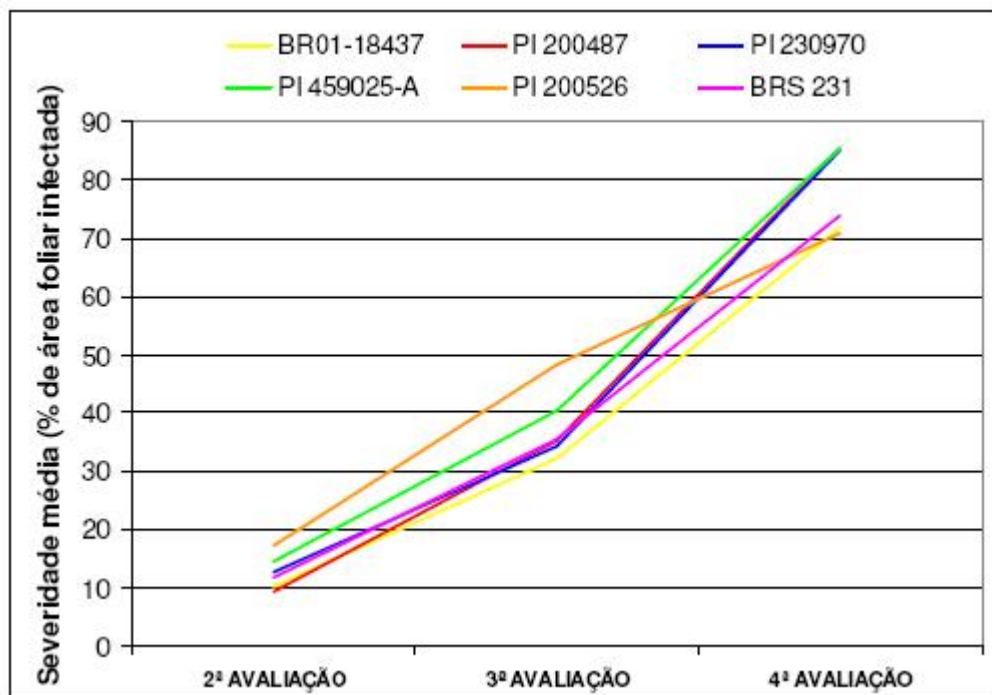


Gráfico 2 – Desempenho das PIs e linhagem ao longo das avaliações de severidade.

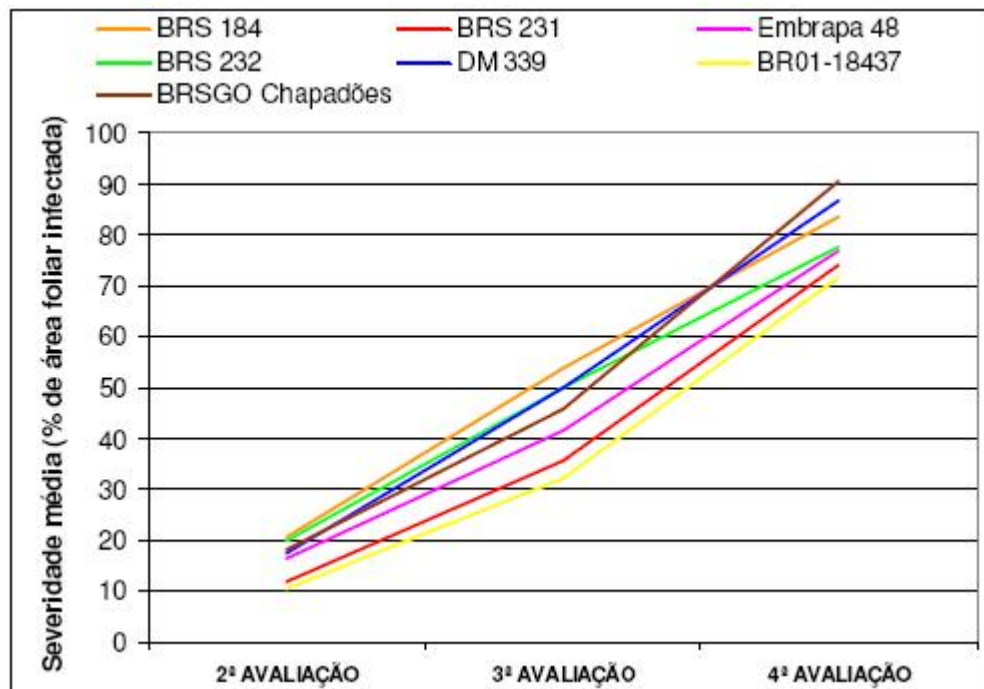
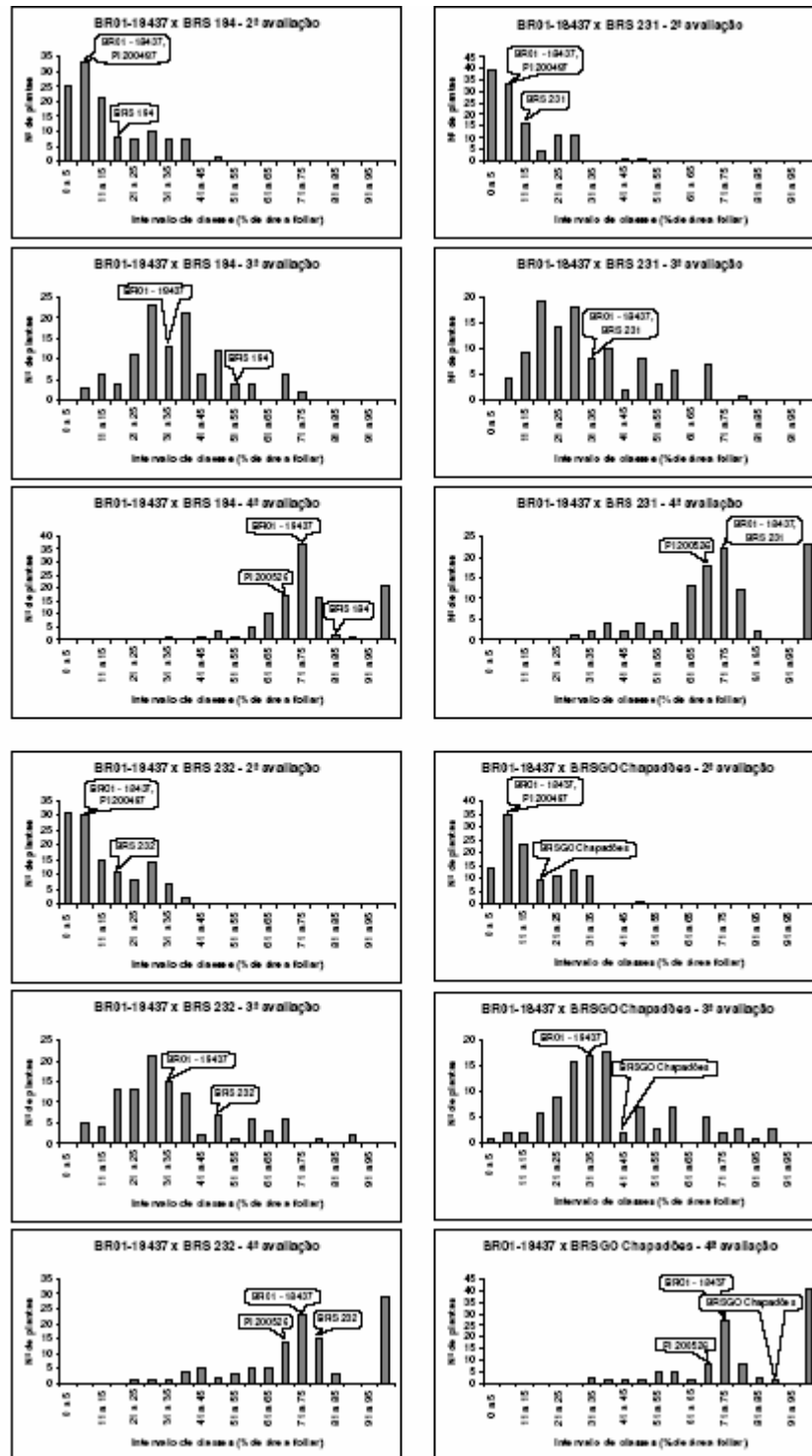
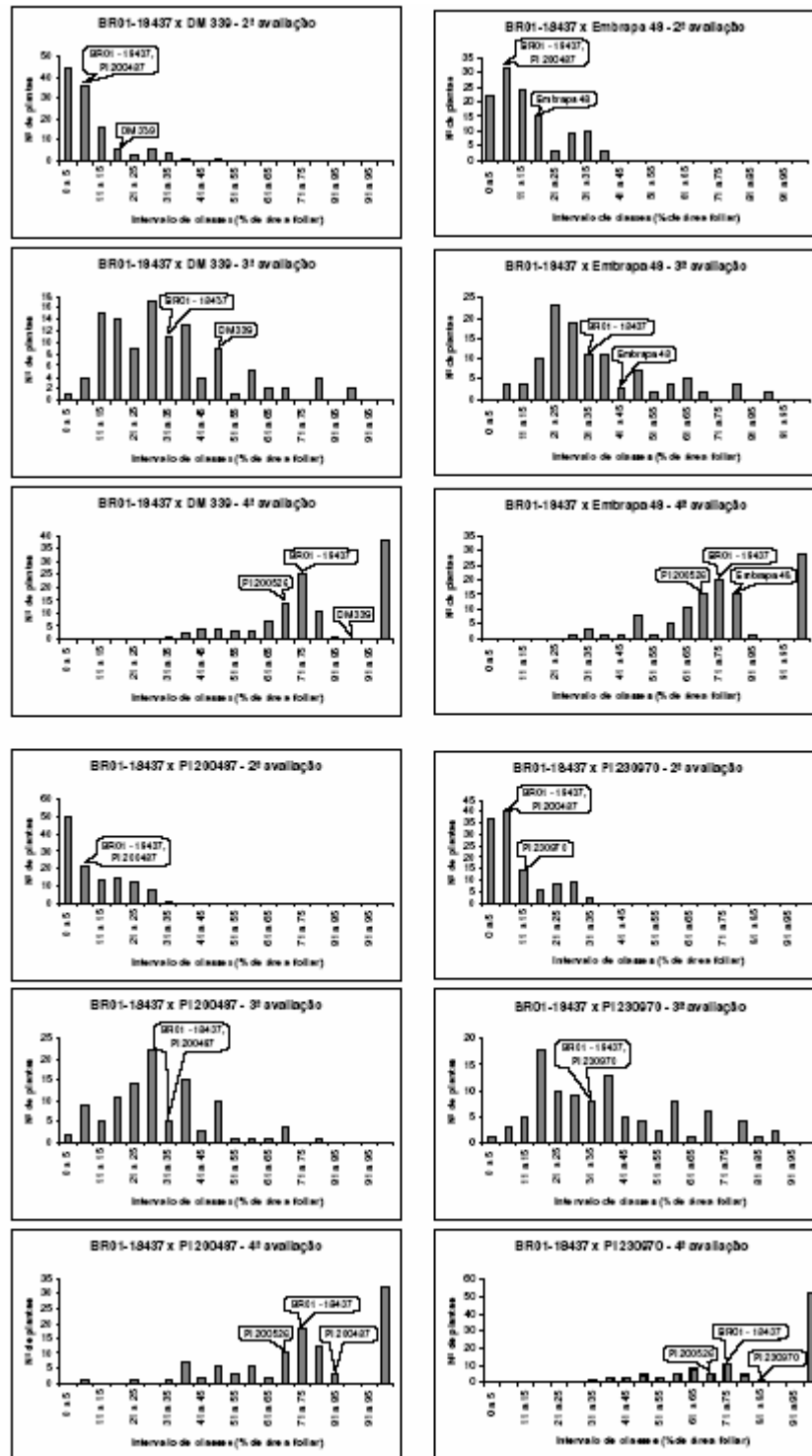


Gráfico 3 – Desempenho das cultivares ao longo das avaliações de severidade.

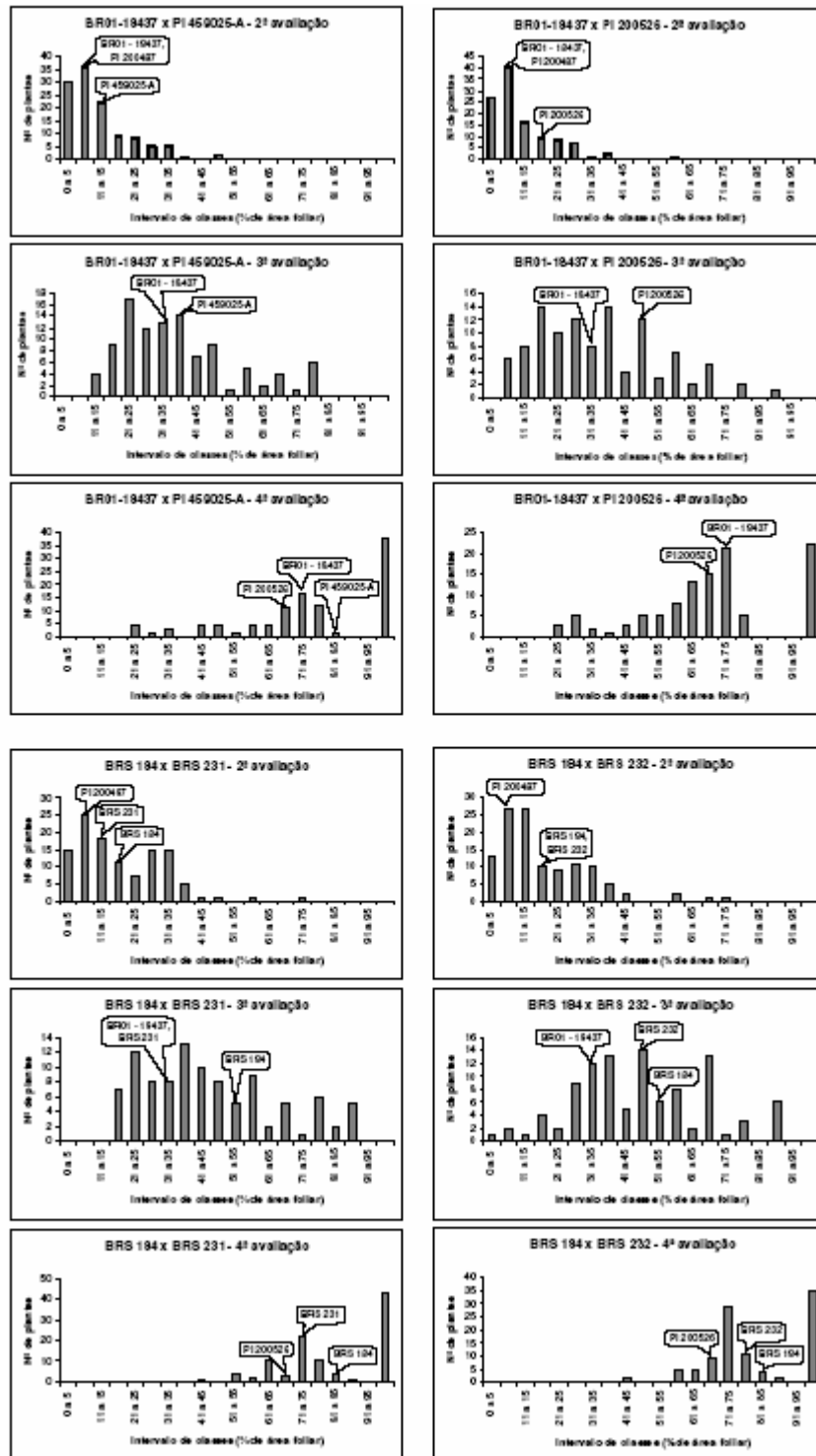
Quadro 5 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



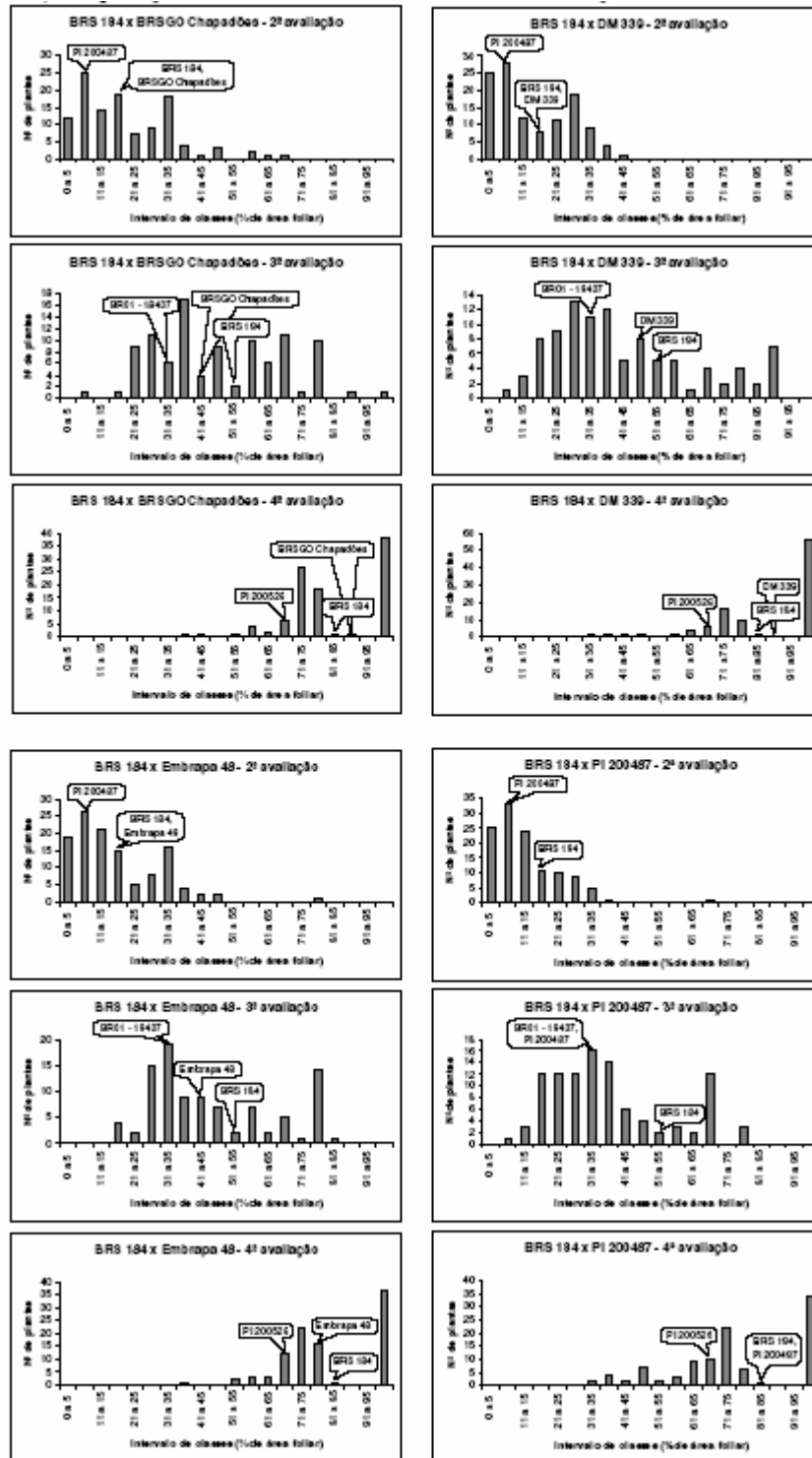
Quadro 6 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



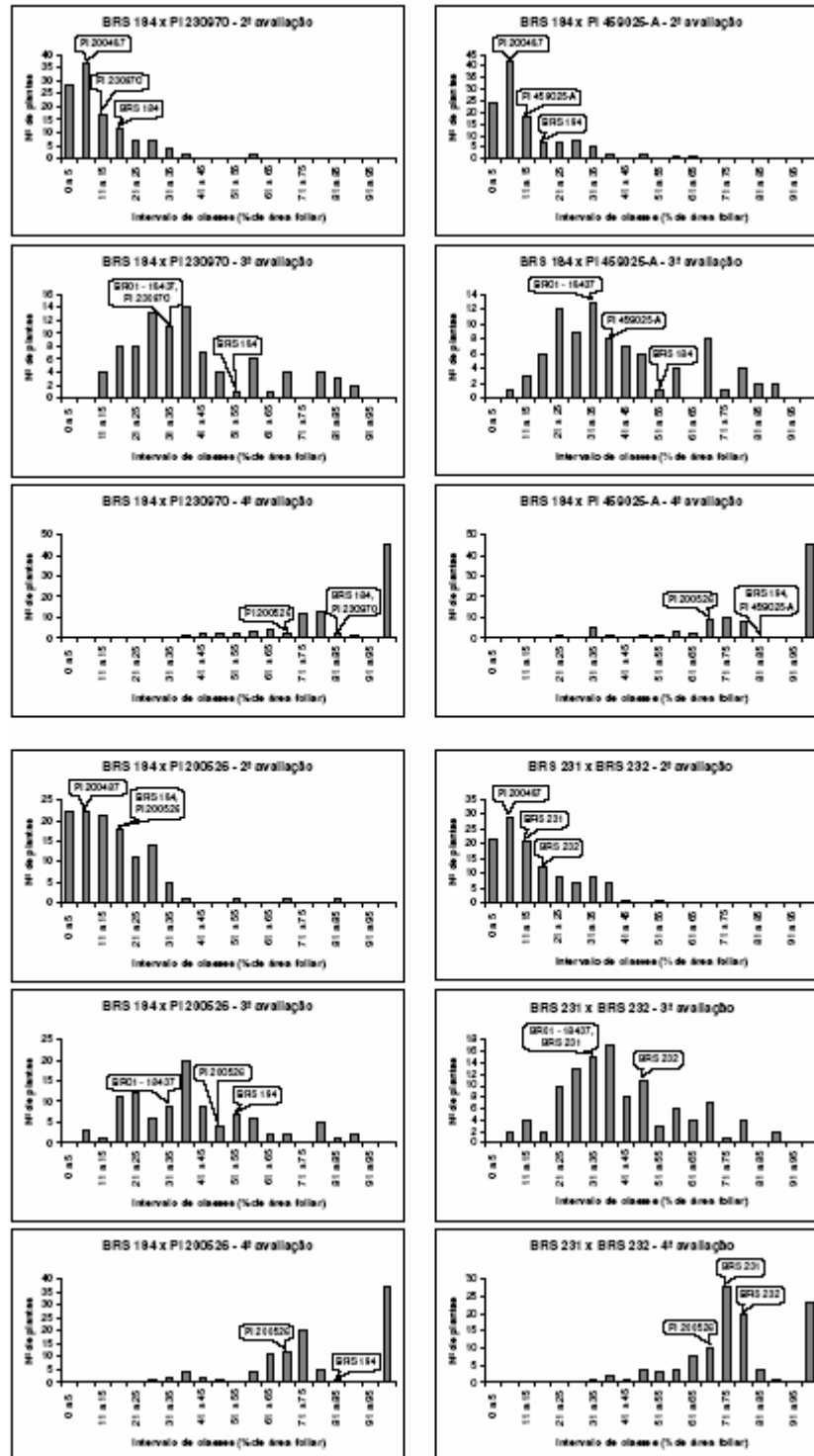
Quadro 7 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



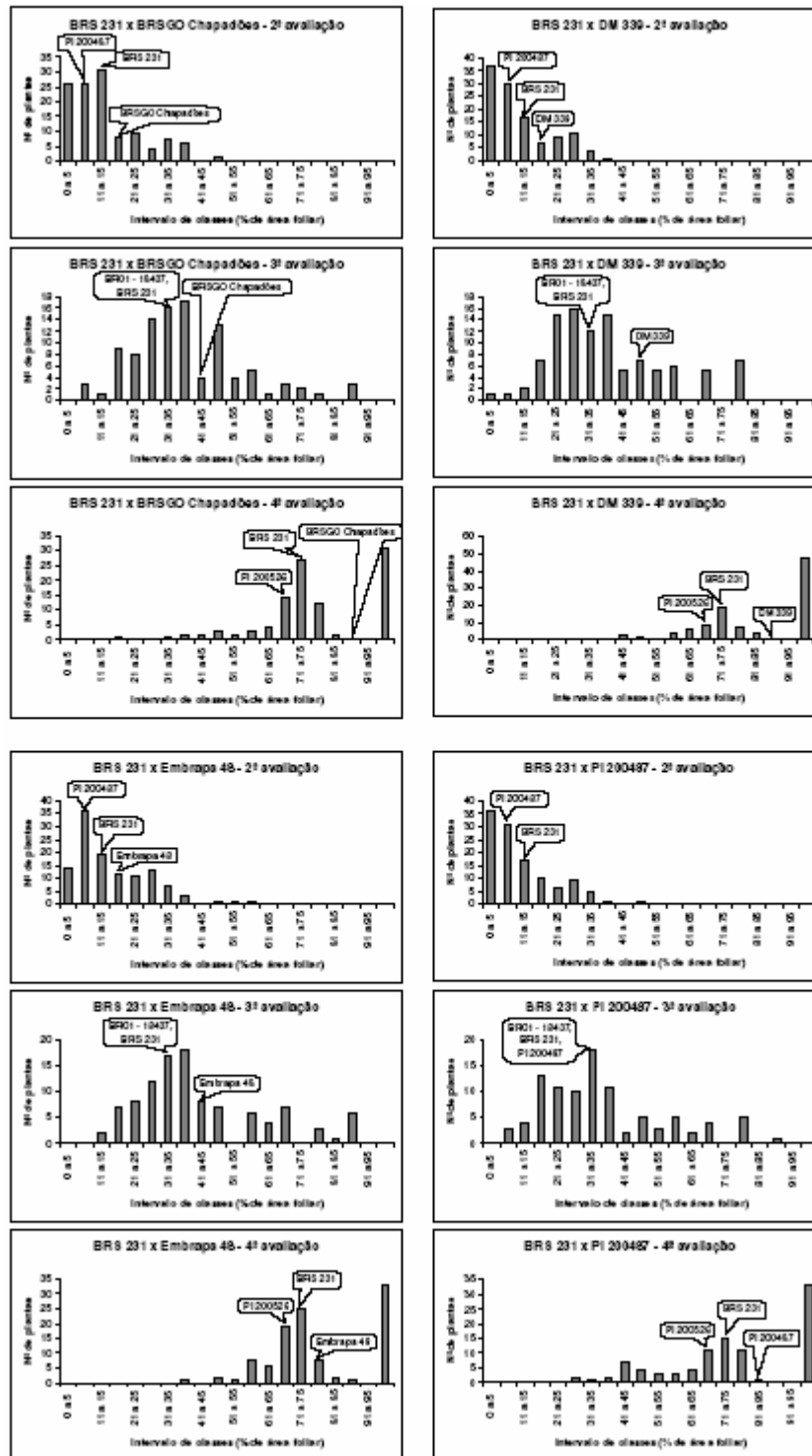
Quadro 8 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



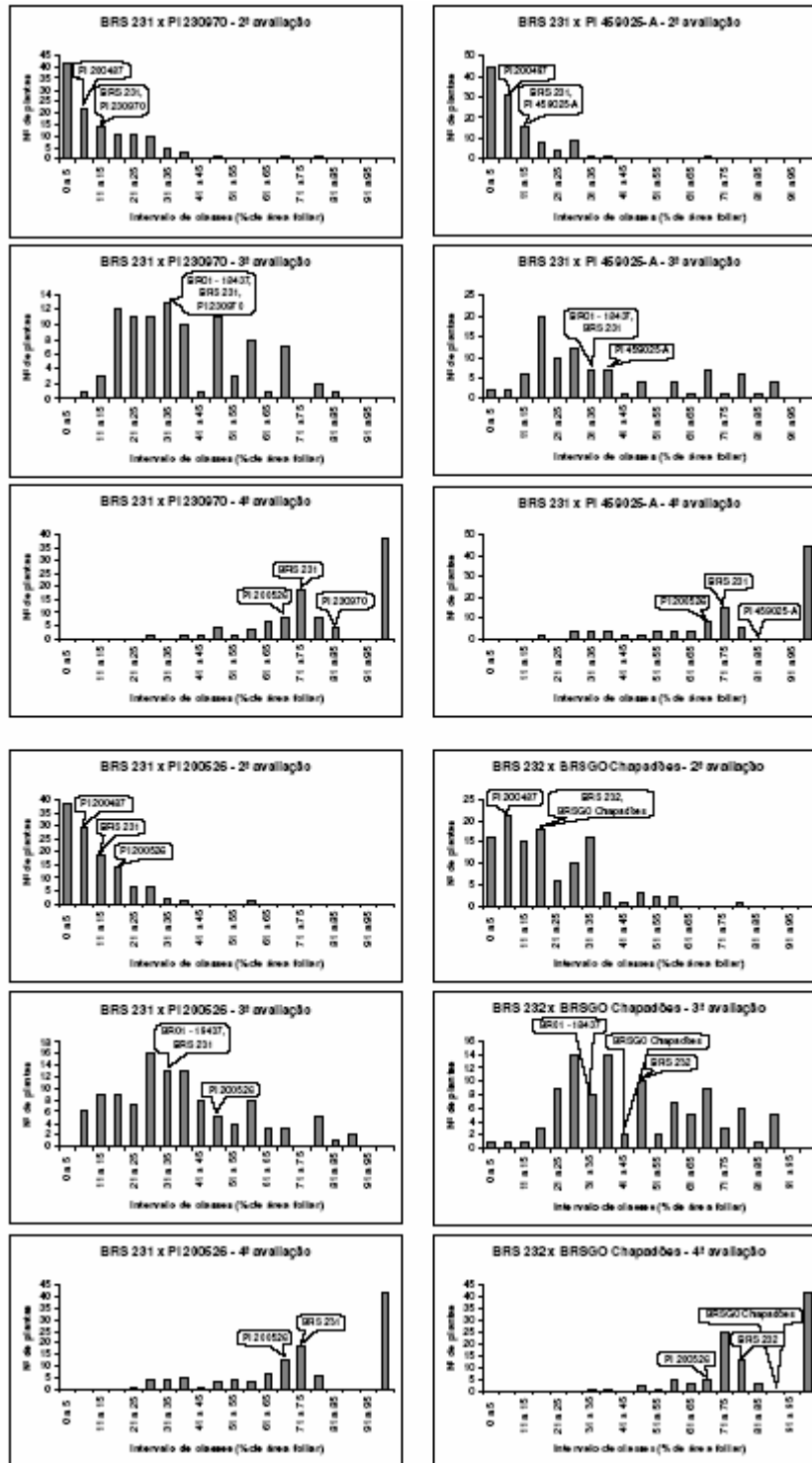
Quadro 9 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



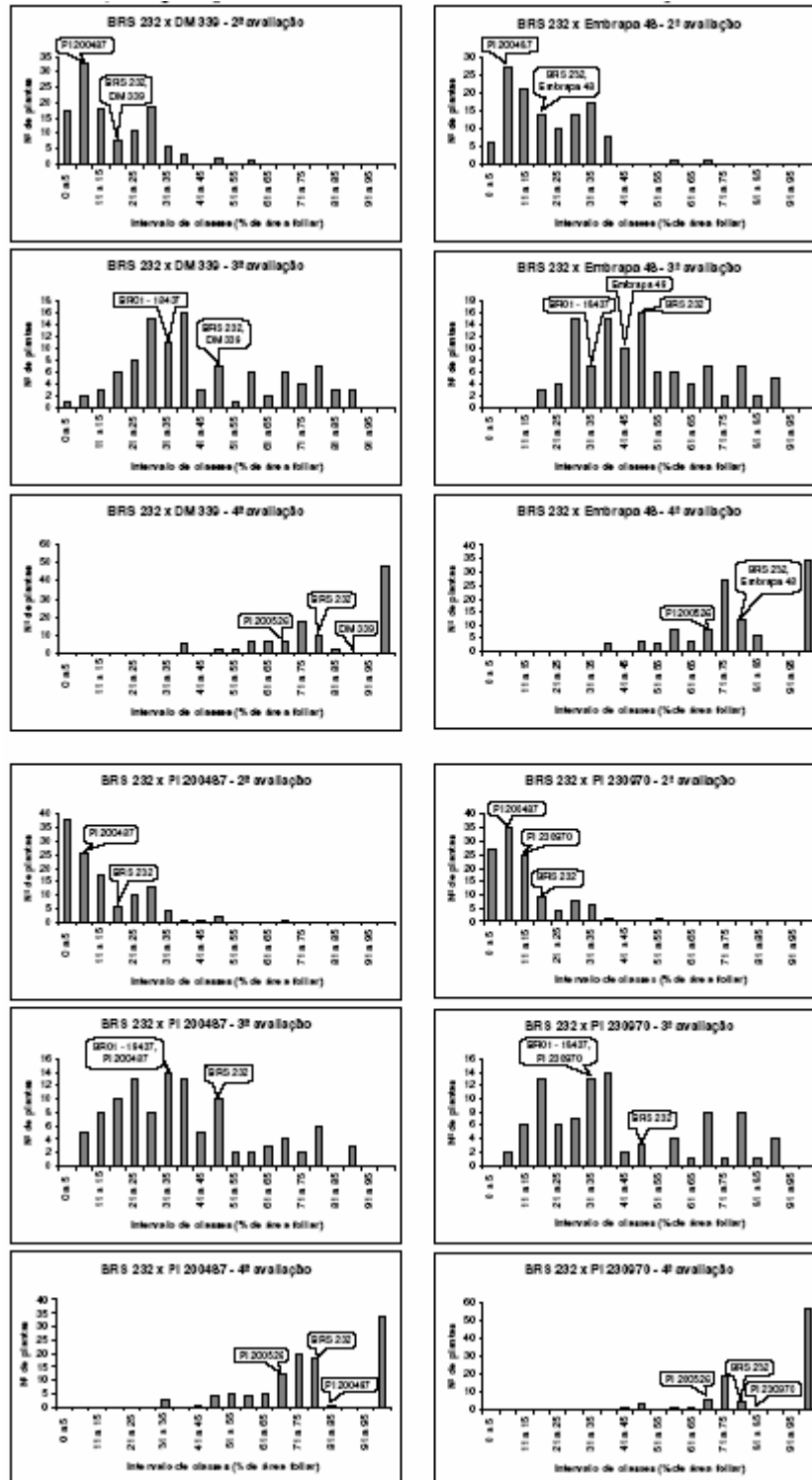
Quadro 10 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



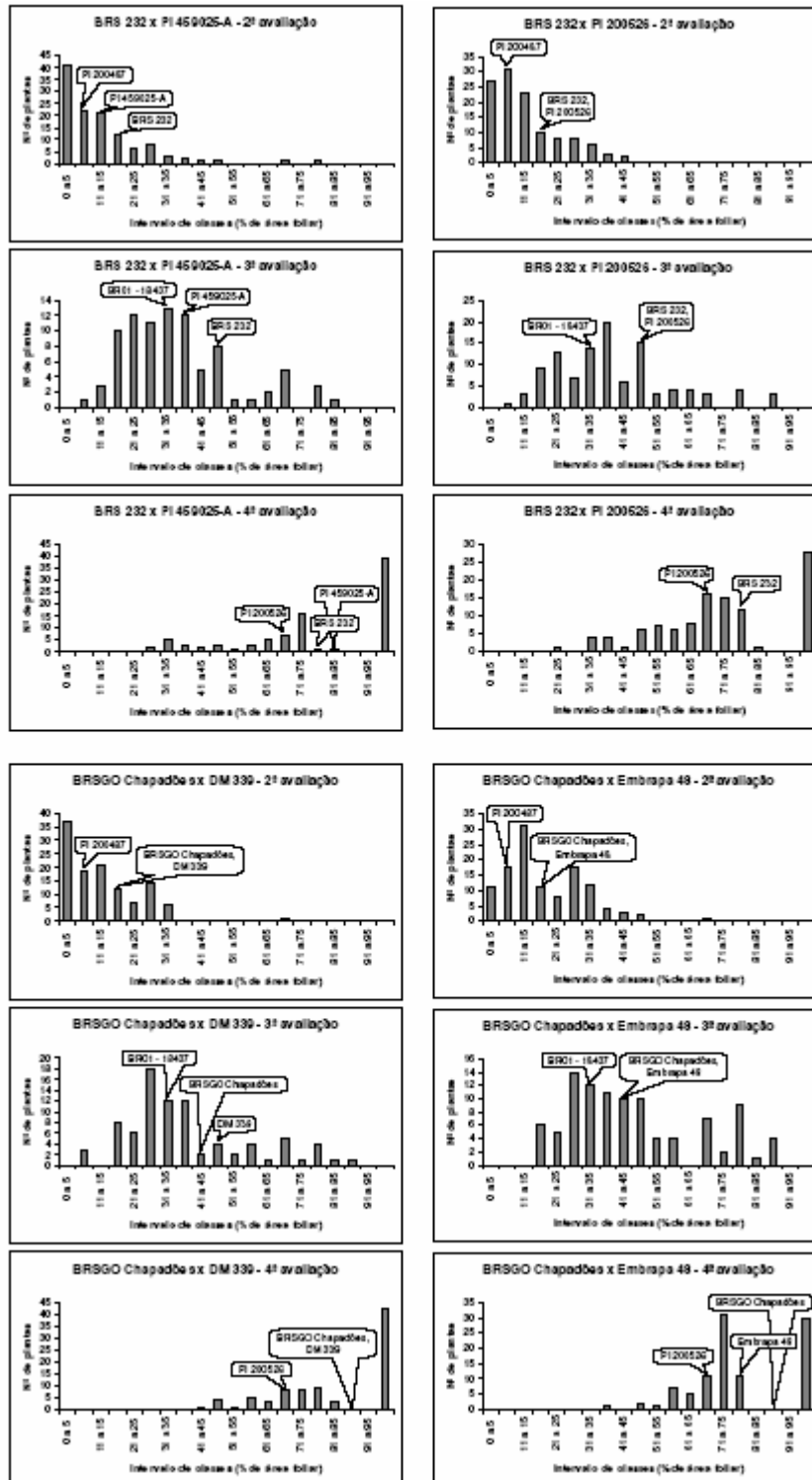
Quadro 11 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



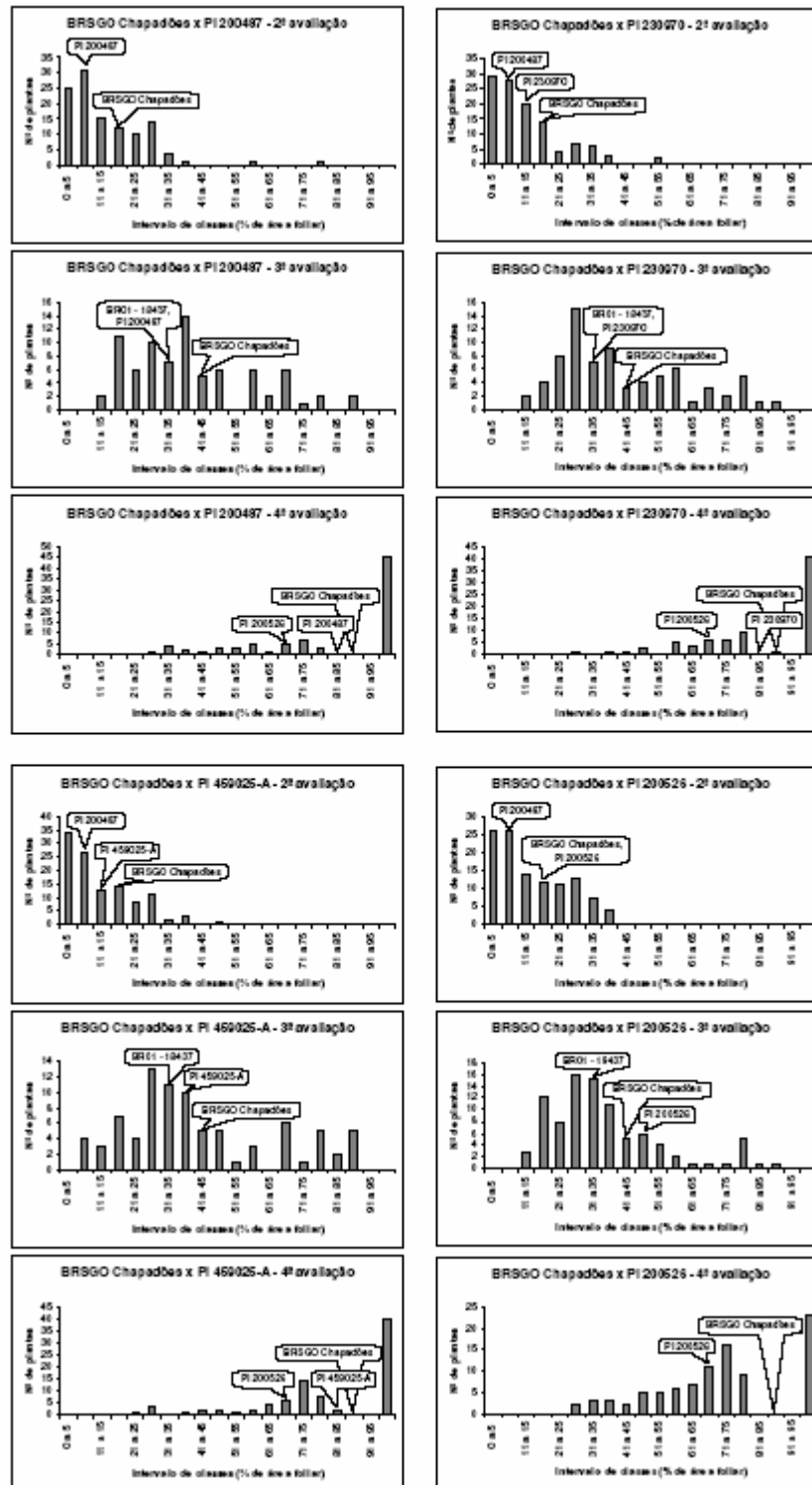
Quadro 12 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



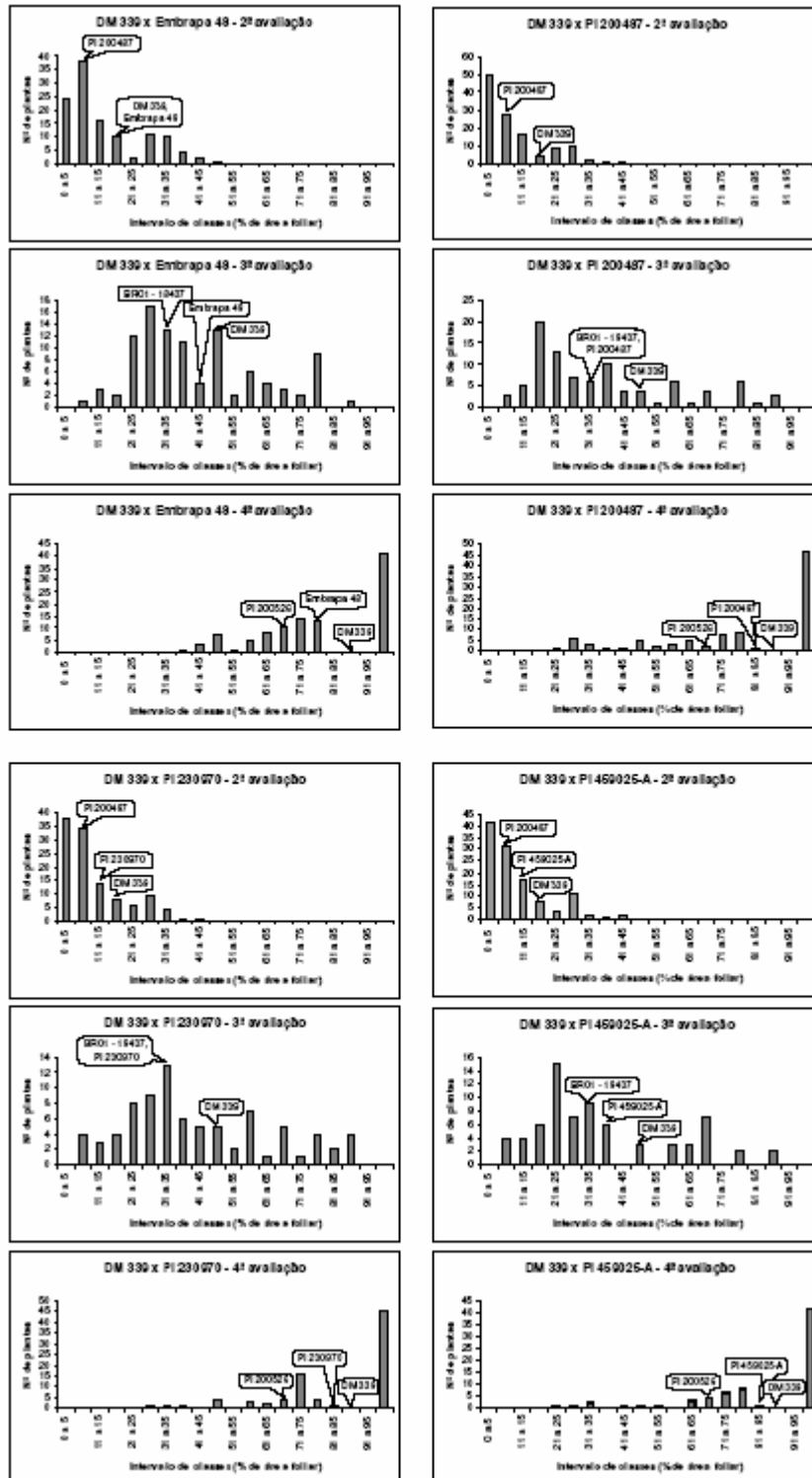
Quadro 13 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



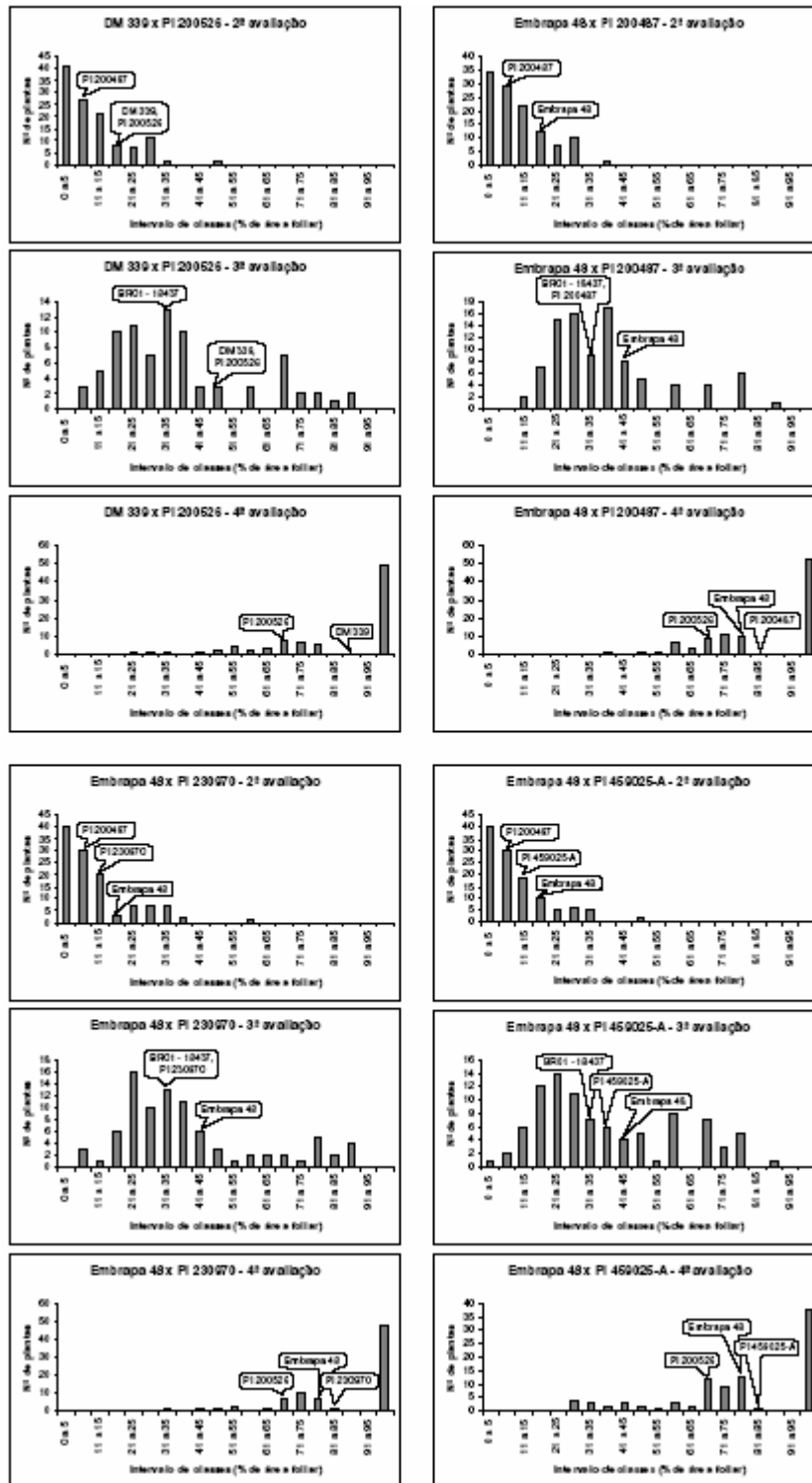
Quadro 14 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações



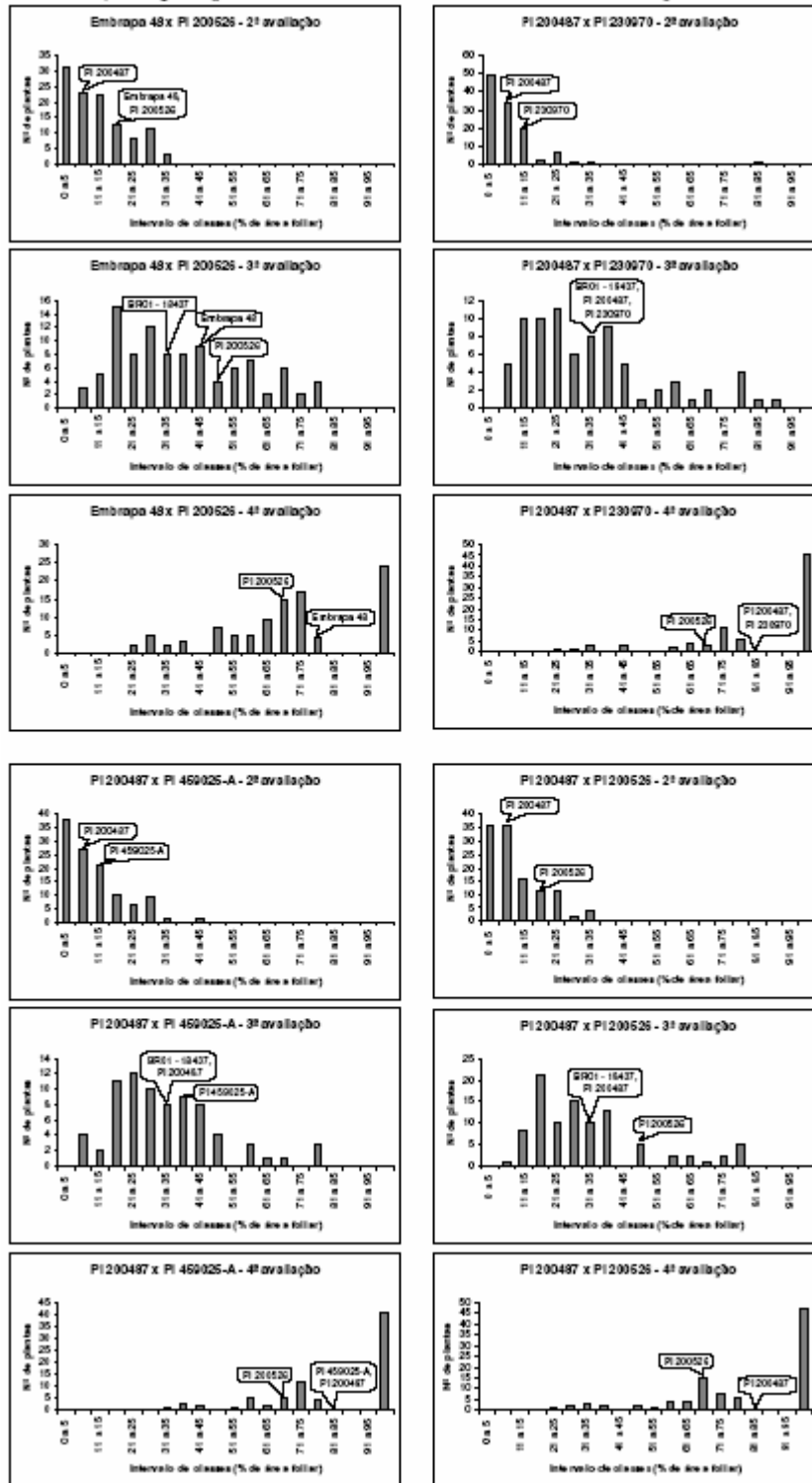
Quadro 15 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



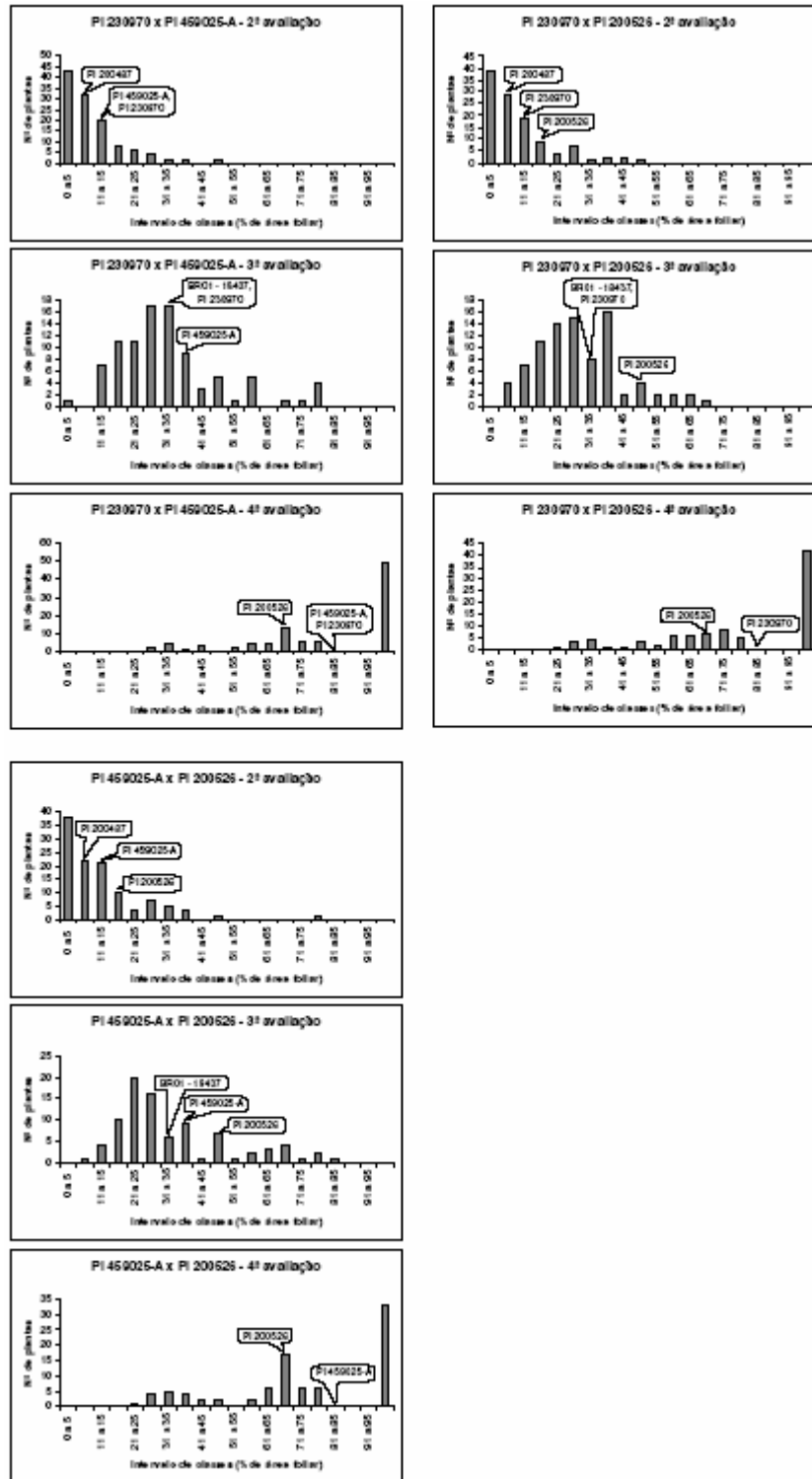
Quadro 16 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



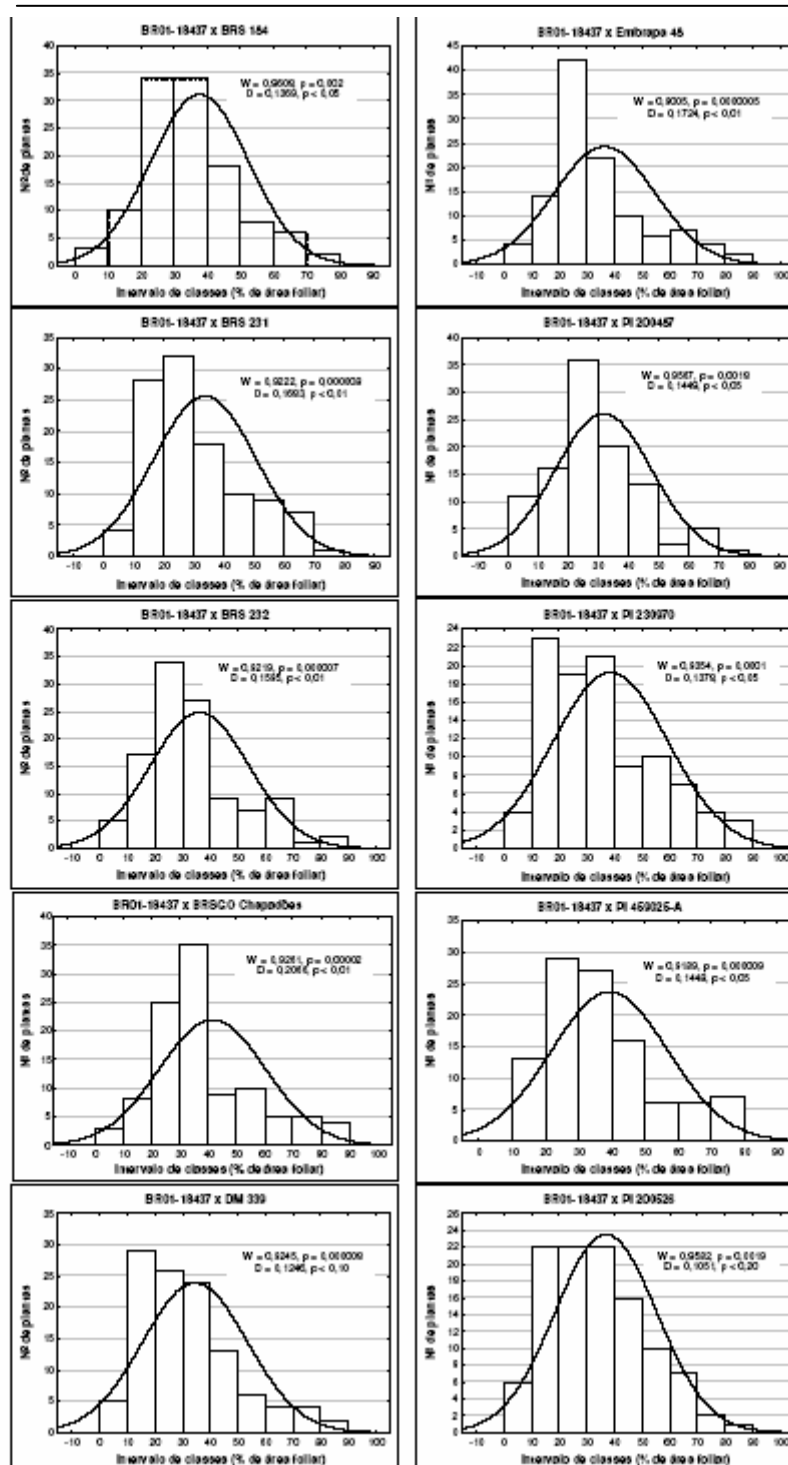
Quadro 17 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 4 cruzamentos nas 3 avaliações.



Quadro 18 – Gráficos da distribuição de freqüências de severidade (% de área foliar infectada) na geração F2 de 3 cruzamentos nas 3 avaliações.

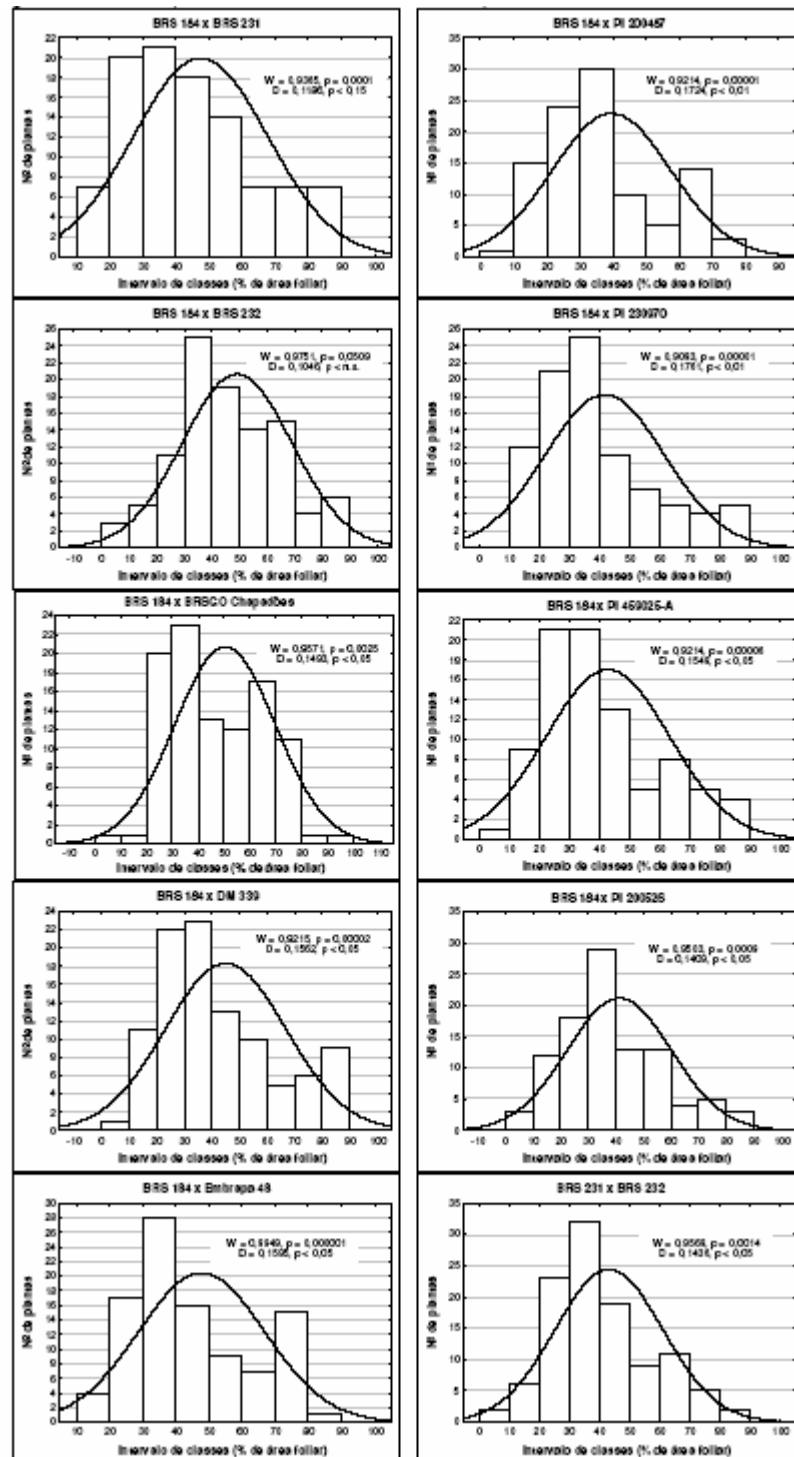


Quadro 19 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos.



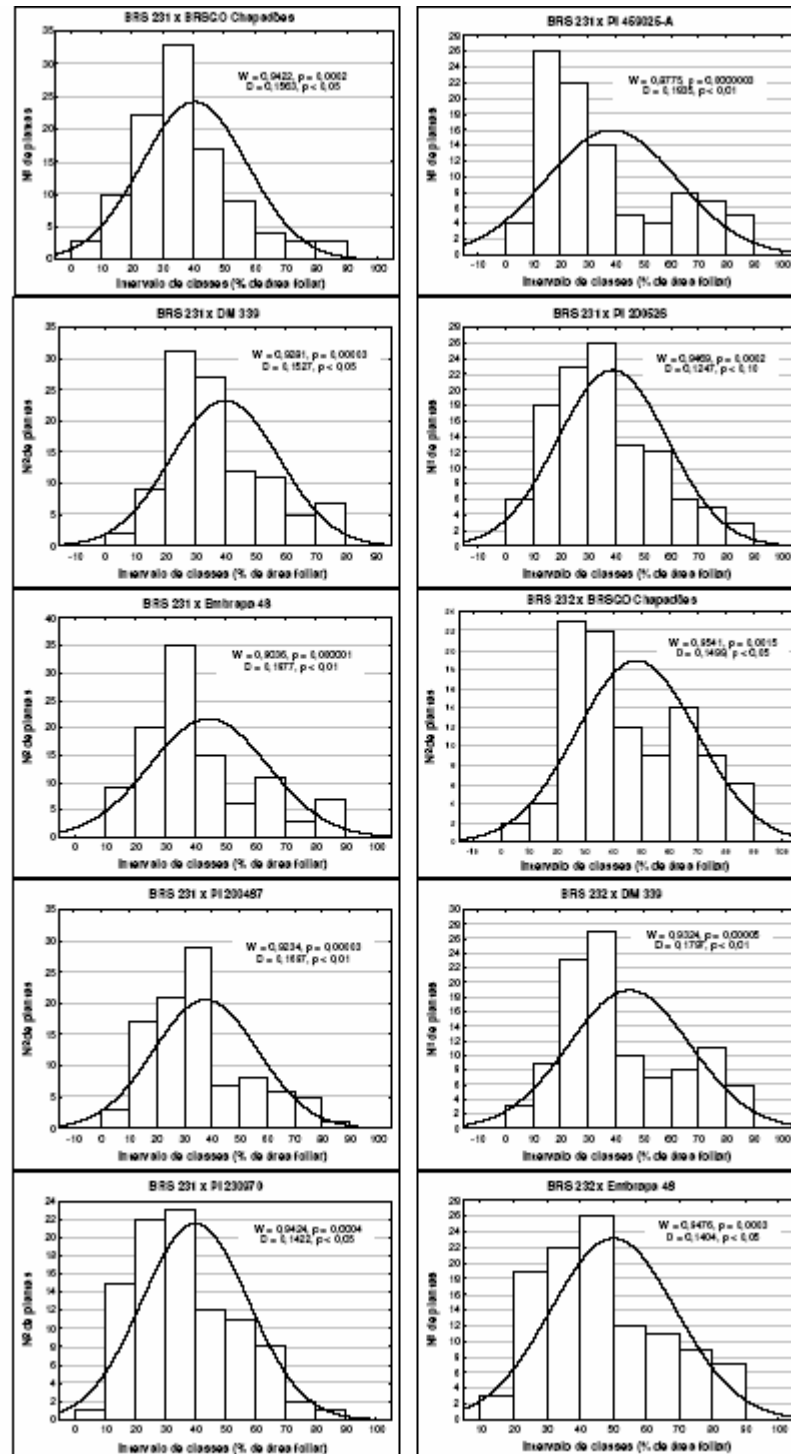
W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Quadro 20 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos.



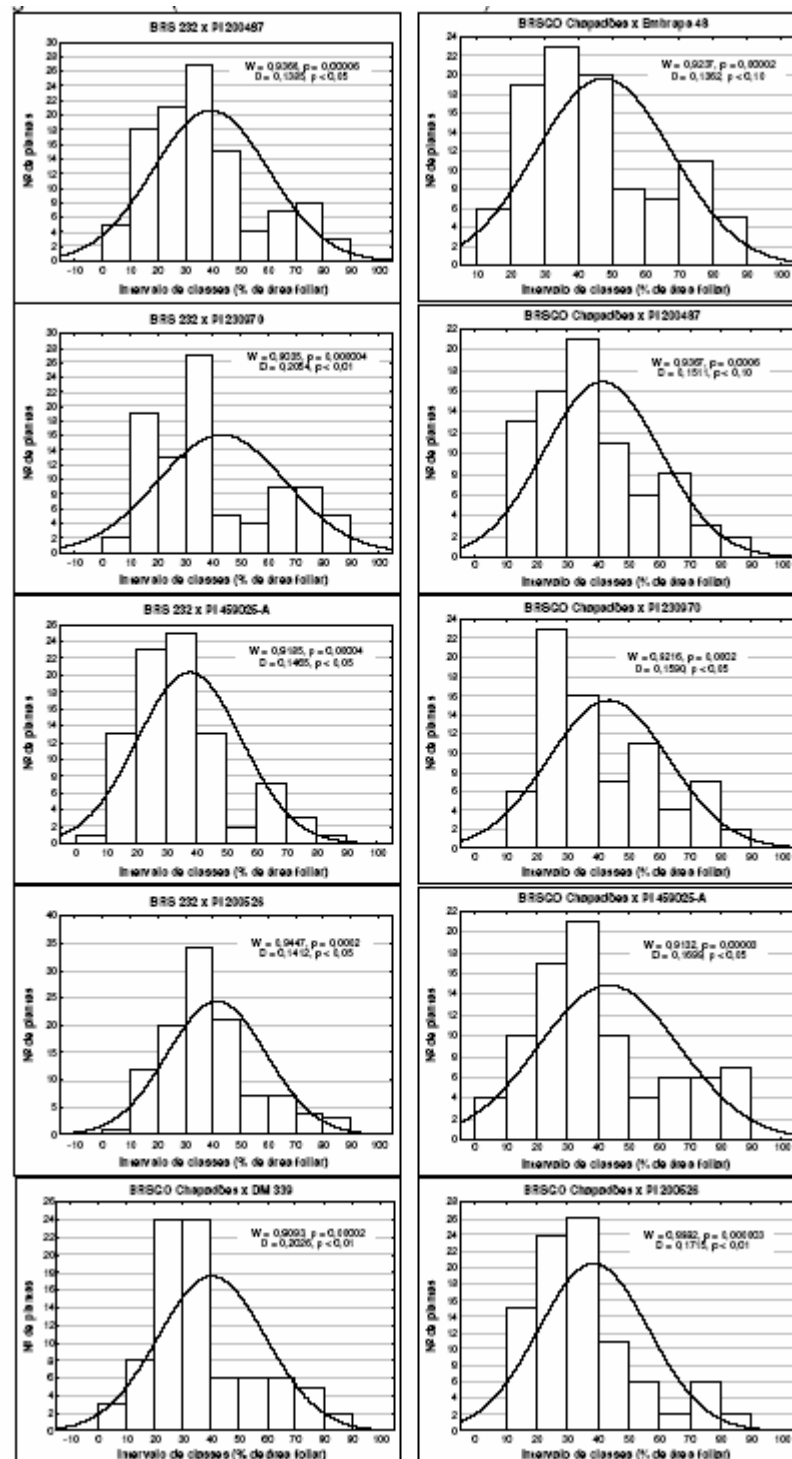
W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Quadro 21 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos



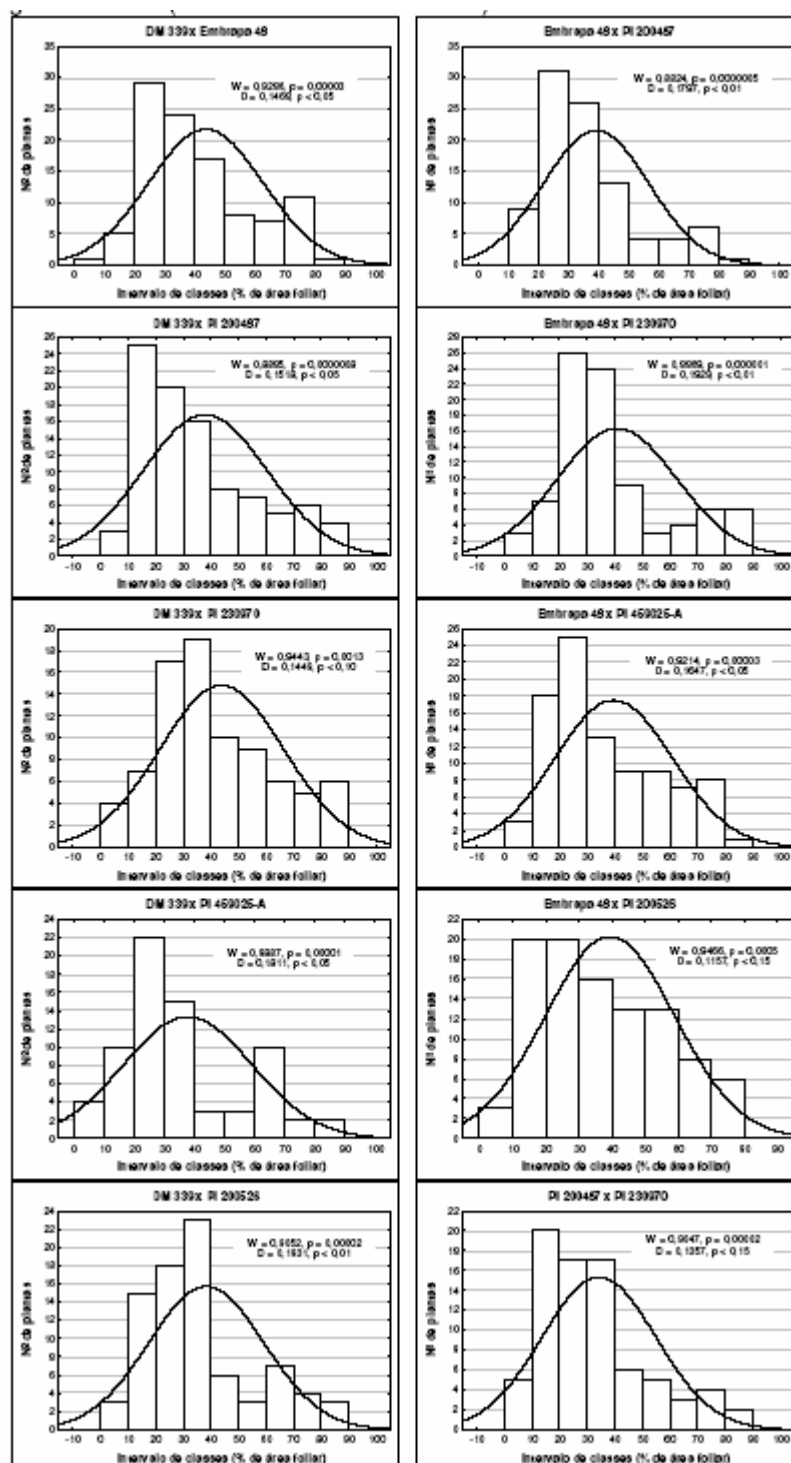
W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Quadro 22 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos.



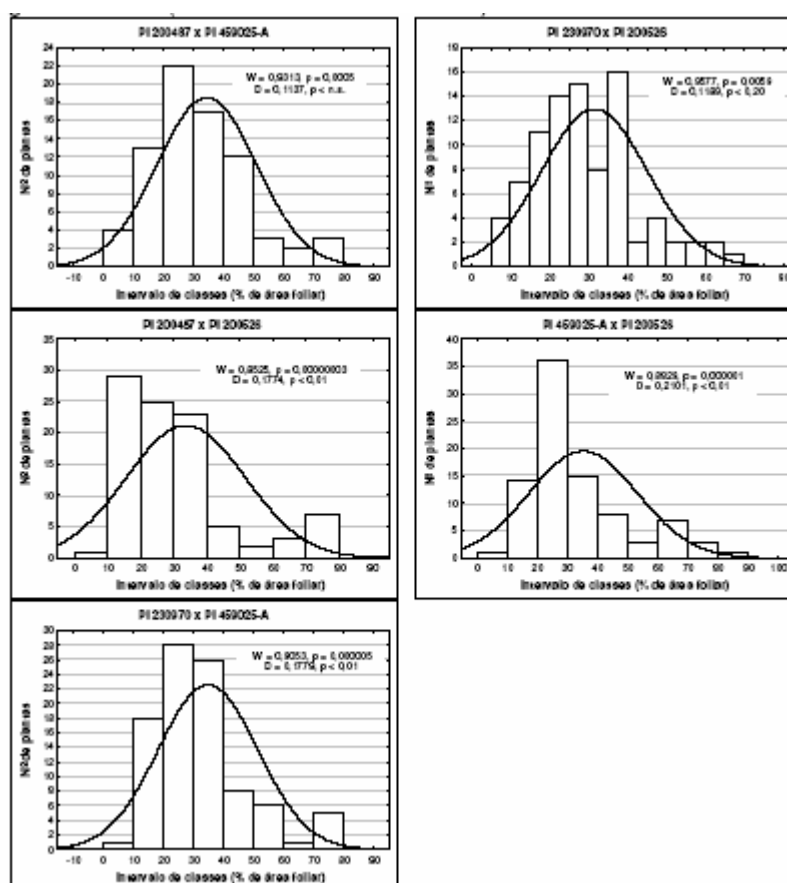
W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Quadro 23 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 10 cruzamentos.



W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Quadro 24 – Testes de Normalidade para os dados da 3ª avaliação de severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada) de 5 cruzamentos.



W representa o valor do teste de Shapiro-Wilk e D o valor do teste de Kolmogorov-Smirnov; p é a probabilidade

Tabela 6 – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 2ª avaliação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BR01-18437 x BRS 184	15,27 ± 0,79	5,02 ± 1,14	-	0,0194	1	0,8992	-	-	75,93 ± 14,76	199,37 ± 29,24	0,2989	1	0,5909
BR01-18437 x BRS 231	11,29 ± 0,65	-	-	0,8476	2	0,6546	-	-	93,62 ± 9,05	-	1,0415	2	0,5941
BR01-18437 x BRS 232	14,44 ± 0,72	4,55 ± 1,04	-	0,6534	1	0,4189	-	-	113,66 ± 10,93	-	5,0700	2	0,0793
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	15,26 ± 0,74	4,41 ± 1,11	-	1,0917	1	0,2961	-	-	169,54 ± 24,61	73,54 ± 14,16	1,0669	1	0,3017
BR01-18437 x DM 339	13,99 ± 1,07	3,66 ± 1,07	-7,40 ± 2,77	*	-	-	-	-	132,17 ± 20,46	72,19 ± 13,60	1,2919	1	0,2557
BR01-18437 x Embrapa 48	14,03 ± 0,71	3,23 ± 1,05	-	0,7872	1	0,3749	-	-	145,64 ± 21,94	75,09 ± 14,24	0,3435	1	0,5579
BR01-18437 x PI 200487	10,39 ± 0,57	-	-	1,2904	2	0,5246	-	-	76,71 ± 7,39	-	4,0041	2	0,1351
BR01-18437 x PI 230970	10,91 ± 0,62	-	-	1,4533	2	0,4935	-	-	105,46 ± 16,96	69,36 ± 12,65	3,1369	1	0,0765
BR01-18437 x PI 459025-A	12,73 ± 0,68	2,19 ± 0,98	-	0,1658	1	0,6939	-	-	101,33 ± 9,84	-	1,7051	2	0,4263
BR01-18437 x PI 200526	12,81 ± 0,69	3,23 ± 1,01	-	1,7729	1	0,1930	-	-	96,29 ± 9,06	-	1,2146	2	0,5448
BRS 184 x BRS 231	17,74 ± 0,89	4,95 ± 1,24	-	3,1104	1	0,0778	-	-	173,71 ± 16,91	-	5,3715	2	0,0682
BRS 184 x BRS 232	19,56 ± 0,93	-	-	0,3710	2	0,8307	-	-	192,92 ± 18,69	-	1,5757	2	0,4548
BRS 184 x BRSGO Chapadões	20,23 ± 0,98	-	-	1,2636	2	0,5316	-	-	209,31 ± 20,23	-	0,1513	2	0,9272
BRS 184 x DM 339	17,29 ± 0,84	-	-	3,1355	2	0,2095	-	-	159,61 ± 15,43	-	3,7797	2	0,1512
BRS 184 x Embrapa 48	18,27 ± 0,91	-	-	2,3741	2	0,3051	-	-	193,09 ± 17,69	-	1,2319	2	0,5401
BRS 184 x PI 200487	14,37 ± 0,75	5,07 ± 1,02	-	0,5039	1	0,4778	-	-	193,59 ± 25,46	49,53 ± 9,73	0,5046	1	0,4775
BRS 184 x PI 230970	14,71 ± 0,83	3,43 ± 1,31	-	3,2096	1	0,0732	-	-	149,69 ± 14,64	-	5,9515	2	0,0536
BRS 184 x PI 459025-A	15,79 ± 0,86	2,42 ^c ± 1,27	-	3,1437	1	0,0762	-	-	159,71 ± 15,56	-	5,0491	2	0,0901
BRS 184 x PI 200526	17,65 ± 0,98	-	-	2,2054	2	0,3320	-	-	169,34 ± 16,71	-	4,4344	2	0,1099
BRS 231 x BRS 232	16,02 ± 0,79	4,09 ± 1,12	-	0,0909	1	0,7761	-	-	137,10 ± 13,22	-	1,7426	2	0,4184

continua...

Tabela 6 – Continuação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BRS 231 x BRSGO Chapadões	14,73 ± 0,79	3,19 ± 1,20	-	0,0837	1	0,7724	-	-	170,65 ± 26,52	97,52 ± 18,47	1,0092	1	0,3151
BRS 231 x DM 339	13,33 ± 0,70	2,71 ± 1,12	-	2,3105	1	0,1285	-	-	111,12 ± 10,74	-	4,4495	2	0,1081
BRS 231 x Embrapa 48	15,40 ± 0,79	2,53 ± 1,13	-	2,7700	1	0,0960	-	-	136,61 ± 13,17	-	1,9035	2	0,3961
BRS 231 x PI 200487	11,25 ± 0,62	-	-	4,9036	2	0,0961	-	-	132,79 ± 19,16	54,60 ± 10,66	2,1082	1	0,1465
BRS 231 x PI 230970	13,24 ± 0,82	-	-	2,4697	2	0,2909	144,92 ± 59,81	-	117,26 ± 17,01	-	0,5337	1	0,4651
BRS 231 x PI 459025-A	11,76 ± 0,72	-	-	4,5904	2	0,1012	-	-	110,91 ± 10,79	-	0,0910	2	0,9555
BRS 231 x PI 200526	12,99 ± 0,70	2,62 ± 1,09	-	3,4093	1	0,0649	-	-	102,57 ± 10,15	-	0,0926	2	0,9595
BRS 232 x BRSGO Chapadões	19,92 ± 0,97	-	-	1,0517	2	0,5911	-	-	206,44 ± 20,19	-	2,9654	2	0,2270
BRS 232 x DM 339	17,90 ± 0,82	-	-	1,8544	2	0,3957	-	-	148,04 ± 14,26	-	0,0567	2	0,9721
BRS 232 x Embrapa 48	19,56 ± 0,84	-	-	4,6462	2	0,0990	-	-	156,05 ± 15,01	-	0,0302	2	0,9850
BRS 232 x PI 200487	14,43 ± 0,76	5,02 ± 0,95	-	0,1569	1	0,6920	122,76 ± 53,06	-	151,24 ± 30,55	49,90 ± 10,19	*	-	-
BRS 232 x PI 230970	16,27 ± 1,19	3,57 ± 1,19	-8,90 ± 3,01	*	-	-	-	-	117,81 ± 11,41	-	3,7078	2	0,1566
BRS 232 x PI 459025-A	17,20 ± 1,16	2,64 ± 1,16	-7,19 ± 3,36	*	-	-	-	-	157,32 ± 15,21	-	2,9221	2	0,2320
BRS 232 x PI 200526	18,50 ± 1,19	-	-8,81 ± 3,07	1,1054	1	0,2931	-	-	119,73 ± 11,82	-	2,2446	2	0,3255
BRSGO Chapadões x DM 339	17,92 ± 1,31	-	-7,75 ± 3,35	0,0596	1	0,8071	-	-	147,48 ± 14,29	-	3,5004	2	0,1737
BRSGO Chapadões x Embrapa 48	18,79 ± 0,87	-	-	3,1720	2	0,2047	-	-	167,05 ± 16,15	-	0,7850	2	0,6754
BRSGO Chapadões x PI 200487	14,56 ± 0,80	4,76 ± 1,02	-	0,6795	1	0,4101	-	-	231,95 ± 30,17	51,75 ± 10,41	1,0493	1	0,3057
BRSGO Chapadões x PI 230970	14,54 ± 0,82	2,60 ± 1,28	-	0,8919	1	0,3450	-	-	143,33 ± 14,12	-	3,7954	2	0,1499
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	14,27 ± 0,77	-	-	5,2977	2	0,0707	-	-	163,45 ± 25,99	100,19 ± 19,19	2,0129	1	0,1560
BRSGO Chapadões x PI 200526	16,40 ± 0,80	-	-	1,9158	2	0,3837	-	-	135,41 ± 13,61	-	5,9004	2	0,0523

continua...

Tabela 6 – Continuação.

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ ^a	E ₂	χ^2	gl	P
DM 339 x Embrapa 48	15,92 ± 0,82	-	-	1,5781	2	0,4543	-	-	149,75 ± 14,41	-	0,1119	2	0,9456
DM 339 x PI 200487	13,59 ± 1,01	4,05 ± 1,01	-5,62 ± 2,66	^a	-	-	-	-	141,69 ± 19,49	49,63 ± 9,60	0,2524	1	0,6154
DM 339 x PI 230970	15,17 ± 1,19	2,47 ± 1,19	-6,74 ± 3,03	^a	-	-	-	-	119,41 ± 11,59	-	3,3590	2	0,1865
DM 339 x PI 459025-A	15,91 ± 1,15	-	-8,46 ± 2,99	1,7486	1	0,1961	-	-	119,34 ± 11,49	-	2,6456	2	0,2664
DM 339 x PI 200526	17,47 ± 1,19	-	-12,27 ± 2,95	0,0168	1	0,8969	-	-	123,98 ± 20,23	88,77 ± 17,69	3,6804	1	0,0551
Embrapa 48 x PI 200487	12,35 ± 0,62	3,09 ± 0,93	-	0,4797	1	0,4895	-	-	125,47 ± 17,59	45,62 ± 8,98	3,0175	1	0,0824
Embrapa 48 x PI 230970	13,17 ± 0,78	-	-	3,9710	2	0,1444	-	-	133,43 ± 12,96	-	1,0333	2	0,5965
Embrapa 48 x PI 459025-A	15,30 ± 1,16	-	-6,85 ± 3,00	0,5418	1	0,4617	-	-	118,60 ± 11,54	-	3,4346	2	0,1795
Embrapa 48 x PI 200526	16,85 ± 1,20	-	-7,62 ± 2,97	0,1959	1	0,6664	-	-	-	-	-	-	^b
PI 200487 x PI 230970	9,69 ± 0,63	-	-	4,1979	2	0,1226	-	-	137,67 ± 19,63	50,95 ± 10,03	0,1465	1	0,7019
PI 200487 x PI 459025-A	11,55 ± 0,63	2,31 ± 0,88	-	0,5441	1	0,4607	-	-	116,90 ± 17,24	50,79 ± 9,88	0,0816	1	0,7751
PI 200487 x PI 200526	12,14 ± 0,62	3,31 ± 0,90	-	3,0797	1	0,0793	-	-	104,47 ± 16,36	49,44 ± 9,60	0,0218	1	0,8827
PI 230970 x PI 459025-A	13,69 ± 1,12	-	-7,04 ± 2,81	0,6903	1	0,4095	-	-	99,41 ± 9,74	-	4,3272	2	0,1149
PI 230970 x PI 200526	15,01 ± 1,16	2,31 ± 1,16	-7,23 ± 3,03	^a	-	-	-	-	114,98 ± 11,46	-	0,5403	2	0,7633
PI 459025-A x PI 200526	14,52 ± 0,81	-	-	4,5550	2	0,1025	-	-	137,81 ± 13,92	-	3,1496	2	0,2072

^a Não sobraram graus de liberdade para testar a adequação do ajuste do modelo

^b Não foi possível ajustar o modelo com os dados das gerações disponíveis

^c P = 0,0548

^d Lê-se E onde houve apenas uma estimativa para o erro

Nota: Todas as estimativas são estatisticamente significativas a 5% de probabilidade a menos que seja especificado

Tabela 7 – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 3ª avaliação.

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BR01-18437 x BRS 184	43,19 ± 2,05	10,84 ± 2,05	-11,36 ± 4,93	^a	-	-	-	-	-	-	-	-	^b
BR01-18437 x BRS 231	33,70 ± 1,23	-	-	0,7745	2	0,6799	-	-	312,53 ± 31,17	-	0,7429	2	0,6899
BR01-18437 x BRS 232	41,25 ± 2,02	8,91 ± 2,02	-10,72 ± 5,27	^a	-	-	-	-	343,34 ± 34,33	-	0,8994	2	0,6410
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	40,30 ± 1,45	7,07 ± 2,25	-	0,5173	1	0,4720	-	-	394,40 ± 40,09	-	2,4977	2	0,2968
BR01-18437 x DM 339	41,22 ± 2,23	8,89 ± 2,23	-13,85 ± 5,70	^a	-	-	-	-	371,22 ± 37,79	-	1,0397	2	0,5946
BR01-18437 x Embrapa 48	36,52 ± 1,31	4,66 ± 2,01	-	0,1175	1	0,7317	-	-	349,97 ± 34,99	-	0,5352	2	0,7652
BR01-18437 x PI 200487	32,29 ± 1,24	-	-	1,0461	2	0,5927	-	-	297,75 ± 31,04	-	2,6178	2	0,2710
BR01-18437 x PI 230970	35,69 ± 1,42	-	-	3,3333	2	0,1889	-	-	379,40 ± 40,10	-	2,2919	2	0,3179
BR01-18437 x PI 459025-A	38,14 ± 1,36	4,49 ± 2,18	-	0,9904	1	0,3196	-	-	326,03 ± 34,65	-	0,5102	2	0,7749
BR01-18437 x PI 200526	38,17 ± 1,35	7,61 ± 2,09	-	1,7456	1	0,1864	-	-	350,59 ± 35,97	-	0,4173	2	0,8117
BRS 184 x BRS 231	46,03 ± 1,42	9,40 ± 2,01	-	0,7396	1	0,3901	-	-	398,59 ± 39,97	-	0,5831	2	0,7471
BRS 184 x BRS 232	50,29 ± 1,44	-	-	2,0264	2	0,3630	-	-	394,92 ± 40,91	-	0,0295	2	0,9959
BRS 184 x BRSGO Chapadões	50,31 ± 1,49	-	-	3,0063	2	0,2224	-	-	407,42 ± 43,43	-	1,6176	2	0,4454
BRS 184 x DM 339	52,35 ± 2,32	-	-15,21 ± 6,36	0,6957	1	0,4042	-	-	452,87 ± 48,27	-	0,3472	2	0,8407
BRS 184 x Embrapa 48	47,69 ± 1,43	6,12 ± 2,13	-	0,0157	1	0,9003	-	-	378,59 ± 39,69	-	0,2753	2	0,8714
BRS 184 x PI 200487	41,41 ± 1,37	9,53 ± 2,21	-	3,4279	1	0,0641	-	-	345,70 ± 36,64	-	1,0370	2	0,5954
BRS 184 x PI 230970	42,91 ± 1,47	9,66 ± 2,07	-	0,8233	1	0,3642	-	-	370,24 ± 40,76	-	1,3919	2	0,4996
BRS 184 x PI 459025-A	44,71 ± 1,59	7,17 ± 2,33	-	2,1171	1	0,1457	-	-	403,37 ± 45,67	-	0,1531	2	0,9263
BRS 184 x PI 200526	51,31 ± 2,22	-	-20,63 ± 5,83	1,6545	1	0,1983	-	-	375,10 ± 39,76	-	0,3361	2	0,9453
BRS 231 x BRS 232	42,91 ± 1,29	7,29 ± 1,98	-	0,0007	1	0,9797	-	-	340,21 ± 34,11	-	0,9365	2	0,6273

continua...

Tabela 7 – Continuação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BRS 231 x BRSGO Chapadões	40,29 ± 1,36	4,92 ± 2,21	-	0,0306	1	0,9611	-	-	346,96 ± 36,07	-	5,2739	2	0,0716
BRS 231 x DM 339	40,79 ± 1,37	6,68 ± 2,15	-	1,3920	1	0,2381	-	-	347,54 ± 36,13	-	2,0220	2	0,3639
BRS 231 x Embrapa 48	38,31 ± 1,97	-	11,65 ± 5,47	2,4155	1	0,1201	-	-	374,06 ± 37,78	-	0,3530	2	0,8382
BRS 231 x PI 200487	36,55 ± 1,39	-	-	0,5922	2	0,7437	-	-	350,72 ± 37,17	-	0,0699	2	0,9657
BRS 231 x PI 230970	37,53 ± 1,31	-	-	3,1925	2	0,2027	-	-	310,43 ± 33,19	-	0,3567	2	0,8367
BRS 231 x PI 459025-A	37,72 ± 1,60	-	-	1,2786	2	0,5277	435,51 ± 200,01	-	347,11 ± 56,68	-	0,0695	1	0,7920
BRS 231 x PI 200526	40,12 ± 1,39	5,99 ± 2,06	-	1,3701	1	0,2418	-	-	390,42 ± 38,52	-	0,4313	2	0,8060
BRS 232 x BRSGO Chapadões	48,15 ± 1,57	-	-	0,9052	2	0,6360	-	-	453,11 ± 47,89	-	0,6223	2	0,7326
BRS 232 x DM 339	47,22 ± 1,56	-	-	3,0993	2	0,2134	-	-	455,44 ± 47,74	-	0,4685	2	0,7912
BRS 232 x Embrapa 48	48,25 ± 1,36	4,21 ± 2,10	-	2,0470	1	0,1525	-	-	373,05 ± 37,69	-	0,3797	2	0,8275
BRS 232 x PI 200487	40,69 ± 1,47	7,61 ± 2,17	-	1,5295	1	0,2162	-	-	413,71 ± 42,90	-	0,4309	2	0,8062
BRS 232 x PI 230970	42,53 ± 1,59	7,86 ± 2,05	-	0,0286	1	0,8657	492,34 ± 207,01	-	346,47 ± 55,48	-	1,2273	1	0,2679
BRS 232 x PI 459025-A	45,29 ± 2,32	4,87 ± 2,32	-15,61 ± 5,92	*	-	-	-	-	388,95 ± 38,00	-	1,4296	2	0,4893
BRS 232 x PI 200526	49,29 ± 2,19	-	-16,24 ± 5,55	0,1808	1	0,6707	-	-	352,39 ± 36,25	-	1,2349	2	0,5393
BRSGO Chapadões x DM 339	48,02 ± 2,58	-	-16,02 ± 6,63	0,7434	1	0,3886	-	-	417,74 ± 47,76	-	1,9066	2	0,4052
BRSGO Chapadões x Embrapa 48	45,64 ± 1,53	-	-	2,5038	2	0,2960	-	-	423,30 ± 44,99	-	1,0232	2	0,5995
BRSGO Chapadões x PI 200487	40,89 ± 1,60	5,31 ± 2,45	-	0,0644	1	0,7997	-	-	395,92 ± 45,87	-	2,0669	2	0,3559
BRSGO Chapadões x PI 230970	41,75 ± 1,62	6,09 ± 2,30	-	0,9935	1	0,3189	-	-	388,95 ± 45,84	-	3,2690	2	0,1950
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	43,11 ± 1,79	-	-	1,0331	2	0,5966	-	-	488,71 ± 57,12	-	1,0967	2	0,5779
BRSGO Chapadões x PI 200526	47,17 ± 2,45	-	-17,50 ± 6,17	0,2838	1	0,5943	-	-	379,82 ± 42,07	-	3,3447	2	0,1878

continua...

Tabela 7 – Continuação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
DM 339 x Embrapa 48	44,20 ± 1,44	-	-	3,5812	2	0,1669	-	-	388,29 ± 40,61	-	0,7904	2	0,6736
DM 339 x PI 200487	40,06 ± 1,65	7,71 ± 2,37	-	2,2730	1	0,1316	-	-	458,78 ± 50,82	-	1,0811	2	0,5824
DM 339 x PI 230970	42,92 ± 1,66	7,97 ± 2,23	-	0,1722	1	0,6792	-	-	438,68 ± 50,49	-	3,1389	2	0,2082
DM 339 x PI 459025-A	45,27 ± 2,51	-	-15,50 ± 7,11	3,7318	1	0,0534	-	-	433,46 ± 53,15	-	0,4238	2	0,8090
DM 339 x PI 200526	49,11 ± 2,38	-	-22,03 ± 6,63	0,1439	1	0,7045	-	-	428,69 ± 49,01	-	0,1601	2	0,9231
Embrapa 48 x PI 200487	38,88 ± 1,38	-	-	2,2952	2	0,3174	-	-	338,42 ± 36,60	-	1,2490	2	0,5355
Embrapa 48 x PI 230970	39,10 ± 1,52	-	-	3,9557	2	0,1384	-	-	406,31 ± 44,73	-	2,5563	2	0,2786
Embrapa 48 x PI 459025-A	40,24 ± 1,58	-	-	0,4314	2	0,8060	-	-	421,85 ± 46,58	-	0,5323	2	0,7663
Embrapa 48 x PI 200526	41,65 ± 1,46	-	-	5,8150	2	0,0546	-	-	387,18 ± 40,88	-	0,0471	2	0,9767
PI 200487 x PI 230970	34,47 ± 1,55	-	-	0,0770	2	0,9622	-	-	374,47 ± 43,68	-	1,8091	2	0,4047
PI 200487 x PI 459025-A	35,45 ± 1,47	-	-	2,4185	2	0,2984	-	-	312,05 ± 37,56	-	1,8551	2	0,4371
PI 200487 x PI 200526	41,74 ± 2,26	6,55 ± 2,26	-16,66 ± 5,83	^a	-	-	-	-	346,31 ± 38,01	-	0,7096	2	0,7013
PI 230970 x PI 459025-A	35,39 ± 1,35	-	-	2,3296	2	0,3120	-	-	288,01 ± 32,93	-	1,2352	2	0,5392
PI 230970 x PI 200526	41,37 ± 2,14	6,91 ± 2,14	-20,07 ± 5,16	^a	-	-	-	-	-	-	-	-	^b
PI 459025-A x PI 200526	44,72 ± 2,39	-	-19,26 ± 6,13	2,6900	1	0,1010	-	-	348,46 ± 40,08	-	0,6100	2	0,7371

^a Não sobraram graus de liberdade para testar a adequação do ajuste do modelo

^b Não foi possível ajustar o modelo com os dados das gerações disponíveis

* L_A-se E onde houve apenas uma estimativa para o erro

Nota: Todas as estimativas são estatisticamente significativas a 5% de probabilidade

Tabela 8 – Parâmetros genéticos ajustados para os modelos de médias e variâncias do caráter severidade da ferrugem asiática (% área foliar infectada). Modelos ajustados a partir dos dados das gerações genitoras e F2 da 4ª avaliação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BR01-18437 x BRS 184	76,92 ± 1,07	6,09 ± 1,93	-	0,1880	1	0,6646	-	-	-	-	-	-	b
BR01-18437 x BRS 231	73,57 ± 1,23	-	-	0,3414	2	0,8431	-	-	144,43 ± 26,76	214,68 ± 34,12	0,1354	1	0,7129
BR01-18437 x BRS 232	75,96 ± 1,24	-	-	2,4244	2	0,2975	-	-	175,39 ± 30,37	190,52 ± 30,92	1,5911	1	0,2096
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	81,45 ± 1,33	9,39 ± 2,05	-	0,0166	1	0,8975	-	-	309,69 ± 49,12	199,19 ± 36,69	0,1715	1	0,6788
BR01-18437 x DM 339	78,92 ± 1,32	7,45 ± 2,07	-	0,0502	1	0,8227	-	-	-	-	-	-	b
BR01-18437 x Embrapa 48	75,46 ± 1,27	-	-	1,6747	2	0,4329	-	-	169,01 ± 29,51	196,54 ± 31,51	0,7930	1	0,3762
BR01-18437 x PI 200487	76,75 ± 1,54	6,96 ± 2,29	-	0,2212	1	0,2691	-	-	449,91 ± 46,99	-	0,9266	2	0,6292
BR01-18437 x PI 230970	80,69 ± 1,53	6,69 ± 2,31	-	1,5764	1	0,2093	-	-	433,34 ± 45,90	-	1,0650	2	0,5971
BR01-18437 x PI 459025-A	77,94 ± 1,54	6,96 ± 2,22	-	0,2263	1	0,6343	-	-	451,65 ± 49,01	-	3,0353	2	0,2192
BR01-18437 x PI 200526	70,32 ± 1,46	-	-	0,4170	2	0,8118	-	-	422,00 ± 43,29	-	2,0136	2	0,3654
BRS 184 x BRS 231	78,74 ± 1,59	4,76 ± 1,59	10,31 ± 4,43	a	-	-	-	-	235,52 ± 24,22	-	0,0762	2	0,9626
BRS 184 x BRS 232	81,36 ± 1,04	-	-	4,5111	2	0,1048	-	-	209,89 ± 21,71	-	0,5696	2	0,7525
BRS 184 x BRSGO Chapadões	84,91 ± 1,12	3,36 ^c ± 1,73	-	2,7145	1	0,0994	-	-	224,91 ± 23,96	-	0,1767	2	0,9154
BRS 184 x DM 339	86,15 ± 1,18	-	-	1,7952	2	0,4075	-	-	251,69 ± 26,83	-	0,1963	2	0,9065
BRS 184 x Embrapa 48	81,81 ± 1,11	-	-	5,4085	2	0,0669	-	-	227,66 ± 23,96	-	0,3279	2	0,8489
BRS 184 x PI 200487	84,17 ± 1,98	-	-14,67 ± 5,39	0,2377	1	0,6259	-	-	344,21 ± 36,49	-	2,9235	2	0,2318
BRS 184 x PI 230970	84,76 ± 1,31	-	-	0,4242	2	0,9099	-	-	292,14 ± 32,26	-	2,1061	2	0,3499
BRS 184 x PI 459025-A	83,83 ± 1,42	-	-	0,4566	2	0,7959	392,38 ± 158,08	-	243,63 ± 41,19	-	0,1143	1	0,7353
BRS 184 x PI 200526	77,96 ± 1,35	6,15 ± 1,83	-	0,2565	1	0,6126	-	-	333,19 ± 35,32	-	2,9717	2	0,2263
BRS 231 x BRS 232	76,44 ± 1,04	-	-	1,9006	2	0,4064	-	-	223,24 ± 22,39	-	0,9071	2	0,6354

continua...

Tabela 8 – Continuação.

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
BRS 231 x BRSGO Chapadões	80,32 ± 1,21	8,01 ± 1,67	-	2,9263	1	0,0871	-	-	276,46 ± 29,74	-	1,9395	2	0,3792
BRS 231 x DM 339	81,73 ± 1,22	6,56 ± 1,68	-	1,5074	1	0,2195	-	-	279,76 ± 29,08	-	1,9108	2	0,3847
BRS 231 x Embrapa 48	77,62 ± 1,09	-	-	4,6577	2	0,0974	-	-	226,97 ± 23,89	-	0,1088	2	0,9470
BRS 231 x PI 200487	78,26 ± 1,42	5,19 ± 1,87	-	1,2163	1	0,2701	-	-	360,55 ± 39,22	-	4,7429	2	0,0933
BRS 231 x PI 230970	80,62 ± 1,33	6,01 ± 1,87	-	0,5001	1	0,4795	-	-	300,16 ± 32,09	-	2,4496	2	0,2940
BRS 231 x PI 459025-A	79,59 ± 1,45	5,74 ± 1,81	-	0,0295	1	0,8636	579,45 ± 172,66	-	239,90 ± 39,99	-	0,1875	1	0,6650
BRS 231 x PI 200526	74,10 ± 1,35	-	-	1,9553	2	0,3762	496,34 ± 161,11	-	267,31 ± 41,24	-	1,2992	1	0,2564
BRS 232 x BRSGO Chapadões	83,79 ± 1,15	6,36 ± 1,61	-	0,1419	1	0,7064	-	-	237,93 ± 25,15	-	1,5772	2	0,4545
BRS 232 x DM 339	82,37 ± 1,22	4,45 ± 1,63	-	0,0366	1	0,8482	257,20 ± 116,77	-	212,77 ± 33,85	-	0,9976	1	0,3461
BRS 232 x Embrapa 48	78,35 ± 1,08	-	-	0,8033	2	0,6692	-	-	251,72 ± 25,43	-	2,2766	2	0,3204
BRS 232 x PI 200487	79,30 ± 1,20	-	-	4,3945	2	0,1117	-	-	287,73 ± 29,91	-	4,4252	2	0,1094
BRS 232 x PI 230970	79,94 ± 1,72	-	17,83 ± 4,71	3,8008	1	0,0512	-	-	251,59 ± 27,37	-	5,4700	2	0,0649
BRS 232 x PI 459025-A	80,47 ± 1,45	3,46 ± 1,76	-	1,2399	1	0,2657	614,32 ± 173,39	-	214,02 ± 35,67	-	1,0999	1	0,2967
BRS 232 x PI 200526	73,85 ± 1,29	3,59 ± 1,72	-	0,1611	1	0,6981	289,43 ± 131,49	-	246,33 ± 39,71	-	3,0514	1	0,0807
BRSGO Chapadões x DM 339	86,62 ± 1,31	-	-	3,7509	2	0,1533	-	-	273,39 ± 31,26	-	0,7364	2	0,6920
BRSGO Chapadões x Embrapa 48	81,49 ± 1,14	6,62 ± 1,74	-	3,1728	1	0,0749	-	-	234,69 ± 24,94	-	0,1520	2	0,9269
BRSGO Chapadões x PI 200487	88,62 ± 2,01	-	-13,06 ± 6,52	1,6297	1	0,2022	442,56 ± 196,66	-	304,99 ± 51,55	-	1,5910	1	0,2086
BRSGO Chapadões x PI 230970	86,91 ± 1,46	-	-	3,1483	2	0,2072	-	-	323,07 ± 39,07	-	1,6249	2	0,4439
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	88,51 ± 1,95	-	-13,29 ± 5,96	1,6809	1	0,1975	380,34 ± 159,54	-	249,29 ± 44,41	-	0,0527	1	0,8184
BRSGO Chapadões x PI 200526	80,80 ± 1,94	9,89 ± 1,94	-16,81 ± 5,72	*	-	-	-	-	350,95 ± 39,67	-	3,0119	2	0,2218

continua...

Tabela 8 – Continuação

Cruzamentos / Parâmetros	m	[d]	[h]	χ^2	gl	P	D	H	E ₁ *	E ₂	χ^2	gl	P
DM 339 x Embrapa 48	80,99 ± 1,26	4,69 ± 1,76	-	0,4042	1	0,5249	-	-	300,34 ± 31,57	-	2,0685	2	0,3555
DM 339 x PI 200487	86,11 ± 2,03	-	-13,22 ± 6,47	0,0730	1	0,7870	576,66 ± 204,04	-	309,17 ± 52,26	-	1,3480	1	0,2460
DM 339 x PI 230970	85,52 ± 1,46	-	-	0,2292	2	0,8917	-	-	334,52 ± 38,63	-	1,5296	2	0,4657
DM 339 x PI 459025-A	86,05 ± 1,52	-	-	0,0637	2	0,9698	-	-	334,03 ± 40,96	-	3,4516	2	0,1790
DM 339 x PI 200526	78,74 ± 1,95	7,82 ± 1,95	13,00 ± 5,95	*	-	-	-	-	352,67 ± 40,32	-	2,9516	2	0,2403
Embrapa 48 x PI 200487	81,22 ± 1,98	4,22 ± 1,98	11,22 ± 5,19	*	-	-	-	-	290,98 ± 30,29	-	2,2368	2	0,3268
Embrapa 48 x PI 230970	83,24 ± 1,42	4,79 ± 1,95	-	2,2473	1	0,1338	-	-	327,32 ± 36,14	-	1,7713	2	0,4124
Embrapa 48 x PI 459025-A	80,19 ± 1,46	4,03 ± 1,98	-	0,8161	1	0,3663	480,91 ± 165,80	-	253,48 ± 42,20	-	0,0185	1	0,8919
Embrapa 48 x PI 200526	72,91 ± 1,40	-	-	4,6936	2	0,0967	378,59 ± 161,54	-	281,41 ± 44,22	-	0,6426	1	0,4228
PI 200487 x PI 230970	84,91 ± 1,64	-	-	0,0718	2	0,9647	-	-	406,77 ± 47,44	-	0,5274	2	0,7682
PI 200487 x PI 459025-A	84,77 ± 1,56	-	-	0,2395	2	0,8971	-	-	354,34 ± 42,66	-	1,2414	2	0,5376
PI 200487 x PI 200526	79,77 ± 1,54	7,41 ± 2,15	-	1,1099	1	0,2921	-	-	412,99 ± 45,33	-	1,8920	2	0,3893
PI 230970 x PI 459025-A	83,75 ± 1,59	-	-	1,2185	2	0,5438	-	-	421,82 ± 48,23	-	3,5042	2	0,1734
PI 230970 x PI 200526	78,35 ± 1,64	7,18 ± 2,17	-	0,0381	1	0,8453	410,90 ± 202,03	-	344,21 ± 57,77	-	0,1900	1	0,6629
PI 459025-A x PI 200526	76,79 ± 1,62	7,29 ± 2,08	-	1,2539	1	0,2628	571,71 ± 204,06	-	294,48 ± 51,65	-	0,3241	1	0,5691

* Não sobraram graus de liberdade para testar a adequação do ajuste do modelo

^b Não foi possível ajustar o modelo com os dados das gerações disponíveis

^c P = 0,0530

* Lê-se E onde houve apenas uma estimativa para o erro

Nota: Todas as estimativas são estatisticamente significativas a 5% de probabilidade a menos que seja especificado

Tabela 9 – Herdabilidade no sentido amplo (h^2_a) para o caráter severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)

2ª Avaliação	
Cruzamentos	h^2_a
BRS 231 x PI 230970	0,38 ± 0,08
BRS 232 x PI 200487	0,38 ± 0,08
3ª Avaliação	
Cruzamentos	h^2_a
BRS 231 x PI 459025-A	0,39 ± 0,09
BRS 232 x PI 230970	0,42 ± 0,09
4ª Avaliação	
Cruzamentos	h^2_a
BRS 184 x PI 459025-A	0,45 ± 0,08
BRS 231 x PI 459025-A	0,55 ± 0,07
BRS 231 x PI 200526	0,48 ± 0,07
BRS 232 x DM 339	0,38 ± 0,09
BRS 232 x PI 459025-A	0,59 ± 0,06
BRS 232 x PI 200526	0,37 ± 0,09
BRSGO Chapadões x PI 200487	0,42 ± 0,09
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	0,42 ± 0,09
DM 339 x PI 200487	0,48 ± 0,08
Embrapa 48 x PI 459025-A	0,48 ± 0,08
Embrapa 48 x PI 200526	0,40 ± 0,09
PI 230970 x PI 200526	0,37 ± 0,09
PI 459025-A x PI 200526	0,49 ± 0,08

Tabela 10 – Valores de Z calculados segundo Toledo *et al.* (1984) e probabilidades (P) da população F2 dos cruzamentos produzir híbridos F1 de segundo ciclo com média inferior à da cultivar BRS 231, considerando o caráter severidade da ferrugem asiática (% de área foliar infectada)

3ª Avaliação		
Cruzamentos	Z	P
BRS 231 x PI 459025-A	- 0,15	0,4404
BRS 232 x PI 230970	- 0,44	0,3300
4ª Avaliação		
Cruzamentos	Z	P
BRS 184 x PI 459025-A	- 0,70	0,2420
BRS 231 x PI 459025-A	- 0,33	0,3707
BRS 231 x PI 200526	- 0,01	0,4960
BRS 232 x DM 339	- 0,74	0,2296
BRS 232 x PI 459025-A	- 0,37	0,3557
BRS 232 x PI 200526	0,01	0,5040
BRSGO Chapadões x PI 200487	- 0,41	0,3409
BRSGO Chapadões x PI 459025-A	- 0,59	0,2776
DM 339 x PI 200487	- 0,33	0,3707
Embrapa 48 x PI 459025-A	- 0,41	0,3409
Embrapa 48 x PI 200526	0,08	0,5319
PI 230970 x PI 200526	- 0,30	0,3821
PI 459025-A x PI 200526	- 0,17	0,4325

6. ARTIGO

Novas fontes de resistência qualitativa à ferrugem
asiática da soja em condições de campo

Artigo a ser submetido à Revista *Genetics and Molecular Biology*

NOVAS FONTES DE RESISTÊNCIA QUALITATIVA À FERRUGEM ASIÁTICA DA SOJA EM CONDIÇÕES DE CAMPO

Pedro Henrique Braga Pierozzi

Resumo

A ferrugem asiática da soja é caracterizada por causar perdas marcantes nas localidades onde ocorre, tendo sido confirmada no território brasileiro em maio de 2001. A literatura descreve quatro genes qualitativos dominantes que conferem resistência à doença – Rpp1, Rpp2, Rpp3 e Rpp4. O presente trabalho teve como objetivo identificar novas fontes de resistência à ferrugem asiática através de avaliações dos tipos de lesão, realizadas em condições de campo. Para isso foram analisados os cruzamentos entre onze genótipos: BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339, Embrapa 48, PI 200487, PI 230970, PI 459025-A, PI 200526. Os resultados revelam que a PI 200487 e a PI 200526 possuem alelos diferentes do mesmo gene de resistência, sendo que esse gene é diferente de Rpp2 e Rpp4. Além disso, constata-se que a linhagem BR01-18437 possui resistência genética à ferrugem asiática controlada por gene recessivo, diferente da série Rpp1 a Rpp4 e diferente do gene das PI 200487 e PI 200526.

Palavras-chaves: Genes qualitativos. *Phakopsora pachyrhizi*. *Glycine max*. Herança genética. Resistência à doença.

Introdução

A ferrugem asiática da soja é uma doença causada pelo fungo *Phakopsora pachyrhizi* e desde que foi constatada no Continente Americano, chegando ao território dos três maiores produtores mundiais dessa oleaginosa (Estados Unidos, Brasil e Argentina), vem causando perdas consideráveis em algumas localidades, trazendo grande preocupação aos pesquisadores e produtores da cultura.

A ferrugem asiática foi confirmada no Continente Americano em 5 de março de 2001, na localidade de Pirapó (Itapúa), no Paraguai (Morel Paiva, 2001). Nesse mesmo ano, no período de 26 a 28 de maio, a doença foi

constatada no Brasil, no Estado do Paraná, estando presente em toda a região oeste (de Foz do Iguaçu a Guaíra) e em Londrina (Yorinori *et al.*, 2002).

Ela é considerada a mais devastadora das doenças foliares da soja, causando importantes perdas econômicas em praticamente todas as localidades onde está presente. Seu dano é causado por provocar uma rápida deterioração do tecido foliar, fazendo com que as folhas sequem e caiam prematuramente, prejudicando a plena formação dos grãos. Quanto mais cedo ocorrer a desfolha, menor será o tamanho do grão e, conseqüentemente, maior a perda de rendimento e de qualidade (Yang *et al.*, 1991). Sinclair e Hartman (1999) citam que a doença causa danos de 10-40% na Tailândia, 10-90% na Índia, 10-50% no sul da China, 23-90% em Taiwan e 40% no Japão. Na Austrália foram registradas perdas de 60-70% em campo e de 95% em casa de vegetação (OGLE *et al.*, 1979). Perdas de 40-80% foram constatadas no Zimbábue (Levy, 2004).

Algumas estratégias podem ser aplicadas visando o controle da ferrugem asiática, mas o plantio de cultivares resistentes constitui o método mais apropriado, pois sua adoção pelos agricultores é simples, barata e permite que estes continuem explorando a cultura de seu interesse apenas substituindo a cultivar suscetível por outra resistente.

Quatro genes qualitativos dominantes de resistência à ferrugem asiática já foram descritos: Rpp1, Rpp2, Rpp3 e Rpp4. Esses genes apresentam resistência a diferentes raças do fungo, estando presentes em diferentes locos e em diferentes genótipos. O gene Rpp1 foi identificado por McLean e Byth (1980) na PI 200492. Bromfield e Hartwig (1980) publicaram dados de estudo de resistência à ferrugem asiática da soja, mostrando a provável existência de um outro gene qualitativo dominante na PI 230970 e na PI 230971. Em 1983, Hartwig e Bromfield confirmaram a presença de mais um gene, totalizando três genes qualitativos dominantes para resistência à doença. Esses genes foram denominados como Rpp1, Rpp2 e Rpp3 e estão presentes na PI 200492, PI 230970 e PI 462312, respectivamente. Em 1986, Hartwig identificou um quarto gene de resistência, presente na PI 459025 e denominado Rpp4.

O desenvolvimento de cultivares resistentes à doença tem sido um desafio, pois o fungo possui alta variabilidade genética, já tendo sido identificadas diversas raças de *Phakopsora pachyrhizi* (Yamaoka *et al.*, 2002; Poonpolgul, 2004). Por esse motivo, alguns genótipos inicialmente identificados como resistentes

acabaram tendo sua resistência quebrada, tal como ocorreu com as fontes portadoras dos genes Rpp1 e Rpp3 quando expostas aos isolados Taiwan-72-1 (Hatwig, 1986) e ao novo isolado brasileiro proveniente do Estado de Mato Grosso (Yorinori *et al.*, 2004).

A quebra de algumas fontes de resistência e o recente avanço da doença para áreas comerciais brasileiras tornam essencial a busca por novos genes de resistência, visando o desenvolvimento de cultivares que possam ser lançadas comercialmente. Desse modo, o presente trabalho teve como objetivo identificar novas fontes de resistência à ferrugem asiática através de avaliações dos tipos de lesão, realizadas em condições de campo.

Materiais e Métodos

Genitores e Obtenção das gerações segregantes

Para o presente estudo foram escolhidos onze genótipos de soja (uma linhagem, seis cultivares e quatro introduções): BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339, Embrapa 48, PI 200487, PI 230970, PI 459025-A, PI 200526. Todas as possíveis combinações de cruzamentos simples (num total de 55 cruzamentos) entre os 11 genitores, desconsiderando recíprocos, foram realizadas artificialmente em casa-de-vegetação, sob condições controladas de temperatura e irrigação.

As sementes dos genitores foram obtidas a partir de plantas únicas, sendo que para a obtenção da geração F1 a semeadura das mesmas foi realizada em casa-de-vegetação de maneira escalonada para que houvesse coincidência da data de floração. A semeadura iniciou-se em Dezembro de 2004 e entre os meses de Dezembro de 2004 e Fevereiro de 2005 foram realizados os cruzamentos. Durante o inverno de 2005, as sementes dos genitores e da geração F1 foram semeadas em casa-de-vegetação, gerando através de autopolinização natural as sementes dos genitores e da geração F2, utilizadas na experimentação.

Delineamento e procedimentos experimentais

O experimento foi instalado em campo no ano agrícola de 2005/2006, na fazenda experimental do Centro Nacional de Pesquisa de Soja (CNPSO) –

Embrapa Soja, localizada no município de Londrina, Estado do Paraná, a 23º 22' de latitude sul.

A semeadura do experimento foi realizada em delineamento inteiramente casualizado no dia 10/11/2005. Foi utilizada a metodologia de semeadura em covas, sendo a parcela experimental constituída de uma cova com somente uma planta.

Como área experimental foi utilizado um terreno plano e uniforme. O preparo do solo envolveu aração e gradagens. Os fertilizantes e corretivos foram aplicados a lanço nas quantidades recomendadas pela pesquisa no Estado do Paraná e de acordo com os resultados das análises realizadas nas amostras de solo. As condições de campo foram mantidas próximas do ótimo para que ocorresse o desenvolvimento normal da planta, incluindo irrigações suplementares.

O número de repetições por geração foi proporcional à variabilidade esperada: 50 repetições (parcelas) para os genitores e 120 repetições (parcelas) para a geração F2, totalizando 7150 covas. A casualização das parcelas e geração das cadernetas de campo foi feita utilizando-se o programa de computador SGQ (Sistema de Genética Quantitativa), desenvolvido na Embrapa Soja (Toledo, 1991).

Para diminuir a possibilidade de perda de parcelas por problemas de germinação ou outros imprevistos, no momento do plantio foram distribuídas de 3 a 4 sementes por cova, de acordo com o sorteio, sendo feito um desbaste aleatório após a emergência das plântulas e antes da emissão da primeira folha trifoliolada, para que cada cova ficasse com apenas uma planta. Evitaram-se, desse modo, problemas de falhas no estande dos experimentos.

A distância entre covas nas linhas úteis foi de 20 cm, e a distância entre as linhas úteis de 1,5 m. No intervalo entre duas linhas úteis do experimento foram semeadas duas linhas de bordadura, utilizando uma mistura de sementes remanescentes dos genótipos em experimentação (cultivares BRS 184, BRS 231 e BRSMS Bacuri). O espaçamento das linhas de bordadura era de 0,5 m entre si e de 0,5 m de cada linha útil. A densidade de semeadura nessas linhas de bordadura foi semelhante à utilizada em uma situação de lavoura, visando garantir uma população próxima a 250.000 plantas/ha para o experimento. A bordadura foi utilizada para simular as condições de competição encontradas nas

lavouras e também para evitar o pisoteio das parcelas de covas durante as avaliações.

Preparação do inóculo e inoculação

Para a preparação da solução do inóculo da ferrugem asiática foram coletadas folhas infectadas e com abundante esporulação de plantas da cultivar BRSMS Bacuri, cultivadas em casa-de-vegetação. A retirada dos esporos (uredosporos) infectantes foi feita utilizando-se pincel esterilizado e água destilada. Para garantir a presença do novo isolado, proveniente do Estado de Mato Grosso e que quebrou as fontes de resistências portadoras dos genes Rpp1 e Rpp3, foi utilizada a cultivar BRSMS Bacuri como filtro. Isso porque BRSMS Bacuri é resistente ao isolado antigo, mas suscetível a esse novo isolado.

Obtida a suspensão com os esporos, realizou-se a contagem dos mesmos em câmara de contagem de células (Neubauer), sendo feita a diluição necessária para obtenção de uma concentração de 1×10^4 esporos/mL. A diluição foi feita com água destilada e para tal foi adicionado o espalhante adesivo Tween 20 na proporção de 0,5 mL/L de solução.

Duas inoculações foram realizadas, ambas em condição de ausência de sol para evitar a inviabilização dos esporos pela falta de água livre nas folhas e baixa umidade do ambiente. A 1ª inoculação ocorreu no dia 30/11/2005, quando todas as plantas já tinham atingido o estágio de desenvolvimento V2 ou V3 (FEHR *et al.*, 1971), e a 2ª inoculação no dia 06/12/2005.

Para a inoculação utilizou-se um pulverizador manual, sendo a solução de esporos aplicada somente nas linhas de bordaduras localizadas entre as linhas úteis e ao redor do experimento. Esse procedimento visou simular uma infecção natural da doença, na qual os esporos foram levados às plantas das linhas úteis pelo vento. Além disso, para proporcionar condições ótimas e assegurar o desenvolvimento da doença, duas irrigações suplementares por semana foram realizadas.

Avaliações

As plantas do experimento foram avaliadas levando-se em consideração o tipo de lesão que apresentavam, sendo classificadas como TAN ou RB. As características de cada tipo de lesão são bem descritas por Bromfield *et al.*

(1980), sendo o tipo RB a lesão de resistência e o tipo TAN a lesão de suscetibilidade.

As plantas foram avaliadas em seu terço médio, tendo sido realizadas três avaliações, com intervalo de cerca de 7 dias entre elas. A 1ª avaliação ocorreu nos dias 11 e 12/01/2006, a 2ª avaliação no dia 18/01/2006 e a 3ª avaliação no dia 25/01/2006.

Análise estatística

Para a análise dos dados foi utilizado o teste de Qui-Quadrado (χ^2), levando-se em consideração o padrão de segregação (RB ou TAN) das populações F2 dos cruzamentos. Dessa maneira, para todos os cruzamentos, nas 3 avaliações, foram testadas as proporções de segregação de 3:1, 9:7, 13:3, 15:1 e 63:1, sempre sendo considerado o fenótipo RB como o representante da primeira proporção (3 RB: 1 TAN, por exemplo) e sendo aceitas as hipóteses com valores de χ^2 calculado menores que o χ^2 tabelado a 5% de probabilidade e 1 grau de liberdade. Somente para alguns cruzamentos envolvendo a linhagem BR01-18437 testou-se a proporção de 1 RB: 3 TAN.

Resultados

A Tabela 1 mostra o tipo de lesão de cada um dos genitores, sendo possível notar que todas as cultivares comerciais não possuem genes qualitativos de resistência à ferrugem asiática, apresentando lesão do tipo TAN. A linhagem e as introduções possuem lesão do tipo RB.

Os padrões de segregação aceitos (ou que ficaram muito próximos do limite) nas avaliações de cada um dos cruzamentos são expostos na Tabela 2. Para alguns casos nenhuma proporção foi aceita pelo teste de Qui-Quadrado e para certos cruzamentos envolvendo a linhagem BR01-18437, pelo fato de nenhuma das cinco proporções terem sido aceitas, foi testada a hipótese da resistência ser controlada por um gene em recessividade, havendo uma inversão da proporção de 3 RB: 1 TAN, para 1 RB : 3TAN.

Discussão

O tipo de lesão da geração parental foi utilizado para avaliar o tipo de cruzamento realizado: resistente (RB) x suscetível (TAN), suscetível (TAN) x resistente (RB), resistente (RB) x resistente (RB) ou suscetível (TAN) x suscetível (TAN) (Tabela 1). Por não serem de interesse do melhoramento, já que não existem genes de resistência envolvidos, a segregação dos cruzamentos suscetível (TAN) x suscetível (TAN) não foi analisada.

As análises provam o fato já descrito na literatura (Hartwig e Bromfield, 1983; Hartwig, 1986) que a PI 230970 e a PI 459025-A possuem genes de resistência em locos diferentes, sendo a primeira portadora de Rpp2 e a segunda de Rpp4. Dessa maneira, a segregação do cruzamento PI 230970 x PI 459025-A foi de 13:3, 15:1 e 13:3 na 1ª, 2ª e 3ª avaliações, respectivamente (Tabela 2), revelando a segregação independente dos genes. Quando realizados os cruzamentos PI 200487 x PI 230970, PI 200487 x PI 459025-A, PI 230970 x PI 200526 e PI 459025-A x PI 200526 os resultados mostram que os genes segregam independentemente, tendo sido observadas as proporções de 13:3, 15:1 e 15:1 em todos os casos (Tabela 2). Dessa maneira, tanto a PI 200487, quanto a PI 200526 são portadoras de genes de resistência em locos diferentes dos locos Rpp2 e Rpp4. Para o cruzamento PI 200487 x PI 200526, foi observada a segregação de 15:1, 63:1 e 15:1 (Tabela 2), sugerindo a presença de genes segregando independentemente. Entretanto, a proporção de 63:1 é um indicativo de que estas PIs possuem o mesmo gene de resistência, já que ela aproxima-se muito de 1:0, que por motivos de não aplicabilidade do teste de Qui-Quadrado não pôde ser testada. Além disso, experimentos envolvendo teste de alelismo realizados em casa-de-vegetação, na própria Embrapa Soja, também detectaram que essas PIs têm o mesmo gene de resistência (Breno Rachid, comunicação pessoal), levando a crer que as plantas da F2 desse cruzamento consideradas como TAN foram avaliadas de maneira errada. Tal erro tem grandes chances de acontecer em condições de campo, onde nem todas as variantes ambientais podem ser controladas.

Tanto a segregação de 13:3 como a de 15:1 indicam a ocorrência de epistasia, sendo que no caso de 15:1 a interação ocorre entre genes de efeito duplicado e em 13:3 a segregação indica que, na ausência do alelo dominante (RppX) de algum dos genes de resistência, são necessários dois alelos

dominantes (RppZ RppZ) do outro gene para que o genótipo apresente a reação RB. Assim, temos que os genótipos rppX rppX rppZ rppZ e rppX rppX RppZ rppZ são suscetíveis, sendo que para o último caso o mesmo seria resistente se esta interação não estivesse presente.

Para os cruzamentos da PI 459025-A com BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48, conclui-se a presença de somente um gene de resistência, já que prevaleceu a proporção de 3:1, apesar de em alguns casos outras proporções terem sido aceitas (Tabela 2).

Um fato a ser reparado são os resultados dos cruzamentos BRS 184 x PI 230970, BRS 231 x PI 230970, BRS 232 x PI 230970, BRSGO Chapadões x PI 230970 e Embrapa 48 x PI 230970, nos quais sempre foram aceitas somente a proporção de 9:7 (Tabela 2). Isso é curioso, pois de um cruzamento de suscetível x resistente seria esperada a proporção de 3:1, indicativa da presença de somente um gene de resistência (localizado na PI 230970, para este caso). No entanto, como tal proporção ocorreu para tantos cruzamentos pode-se inferir que esteja ocorrendo algum tipo de interação gênica, levando a supor que o gene Rpp2 localizado na PI 230970 interage com algum outro gene do *background* genético das cultivares suscetíveis, de modo que sempre que os indivíduos possuem o genótipo Rpp2_Y_ (Rpp2 com pelo menos um dos alelos dominantes e um outro gene qualquer das cultivares suscetíveis também com pelo menos um dos alelos dominantes) são resistentes. A proporção de 7 surge do fato dos indivíduos rpp2 rpp2 Y_ e rpp2 rpp2 yy não apresentarem resistência e também de que em indivíduos Rpp2_yy, a presença do gene y em recessividade inibe, de alguma forma, a expressão da resistência. Essa epistasia só não foi constatada no cruzamento DM 339 x PI 230970, cuja proporção foi de 3:1 na 2ª avaliação (Tabela 2). Nas outras duas avaliações realizadas para esse mesmo cruzamento, nenhuma proporção foi aceita, não devendo ser excluída a possível ocorrência de epistasia.

A análise dos cruzamentos entre a PI 200487 e a PI 200526 com BRS 184, BRS 231, BRS 232, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48 mostram que quando a PI 200487 está presente, confirma-se a existência de somente um gene de resistência, prevalecendo a proporção de 3:1 (Tabela 2). A única exceção foi para o cruzamento DM 339 x PI 200487, no qual por motivos difíceis de serem explicados a proporção de 3:1 foi aceita na 1ª avaliação e de 13:3 nas 2ª e 3ª

avaliações (Tabela 2). Todavia, quando a PI 200526 é um dos genitores observa-se que a proporção de 13:3 é aceita na maioria das vezes (apesar dos casos em que 3:1 também não é rejeitada), indicando a ocorrência de dois genes que interagem entre si (Tabela 2). Como a PI 200487 e a PI 200526 possuem o mesmo gene de resistência, pode-se inferir que a segregação divergente observada quando essas PIs são cruzadas com as mesmas cultivares suscetíveis indica que elas são portadoras de alelos diferentes.

Os cruzamentos da linhagem BR01-18437 com umas das 5 PIs confirmou que ela possui um gene qualitativo de resistência. Tal gene está em loco diferente de Rpp2 (segregação de 13:3, nas 2ª e 3ª avaliações do cruzamento com a PI 230970), em loco diferente de Rpp4 (segregação de 13:3 nas 1ª e 2ª avaliações, e próximo do limite de 13:3 na 3ª avaliação do cruzamento com a PI 459025-A) e em loco diferente do gene da PI 200487 e da PI 200526 (segregação de 15:1 na 2ª avaliação, 13:3 na 3ª avaliação e próximo do limite de 13:3 na 1ª avaliação do cruzamento com a PI 200487; segregação de 13:3, 15:1 e 15:1, nas 1ª, 2ª e 3ª avaliações do cruzamento com a PI 200526) (Tabela 2).

Além disso, quando essa linhagem foi cruzada com uma das cinco cultivares suscetíveis observou-se uma inversão do número de lesões do tipo RB e TAN, deixando de ocorrer dominância das lesões de resistência e fazendo com que as proporções de 3 RB: 1TAN ou mesmo 13 RB: 3 TAN e 15 RB: 1 TAN não fossem aceitas para nenhum caso. Por esse motivo, foi testada a hipótese da BR01-18437 possuir um gene recessivo, sendo que a resistência só é expressa para o genótipo portador de duas cópias do mesmo alelo. Essa hipótese foi aceita para os cruzamentos com BRS 184, BRS 231, BRSGO Chapadões, DM 339 e Embrapa 48, não tendo sido aceita nenhuma hipótese para o cruzamento com BRS 232 (Tabela 2).

O fato da linhagem BR01-18437 ser portadora de um gene recessivo que confere resistência à ferrugem asiática vai de encontro com a proporção de 13:3 que prevaleceu nos cruzamentos entre a mesma e as PIs, pois trata-se de um cruzamento que leva à segregação de dois genes, um com interação alélica dominante e outro com interação alélica recessiva. Dessa maneira, somente as classes genotípicas $rppX rppX RppZ RppZ$ e $rppX rppX RppZ rppZ$ originarão plantas suscetíveis.

A partir desses resultados conclui-se que a PI 200487 e a PI 200526 possuem alelos diferentes do mesmo gene de resistência, sendo que esse gene é diferente de Rpp2 e Rpp4. Além disso, constata-se que a linhagem BR01-18437 possui resistência genética à ferrugem asiática controlada por gene recessivo, diferente da série Rpp1 a Rpp4 e diferente do gene das PI 200487 e PI 200526.

Agradecimentos

Ao CNPq, pelo auxílio financeiro ao projeto.

Tabela 1. Avaliações dos tipos de lesão e lesão predominante (conclusão) dos genótipos genitores.

Genitores	1ª avaliação		2ª avaliação		3ª avaliação		Conclusão
	RB	TAN	RB	TAN	RB	TAN	
BR01-18437	46	4	47	1	49	1	RB
BRS 184	2	46	7	41	11	37	TAN
BRS 231	3	46	21	28	18	31	TAN
BRS 232	3	47	7	41	10	40	TAN
BRSGO Chapadões	4	45	11	36	8	41	TAN
DM 339	2	48	21	26	15	34	TAN
Embrapa 48	-	50	9	39	18	32	TAN
PI 200487	46	4	47	2	45	4	RB
PI 230970	47	1	45	1	47	1	RB
PI 459025-A	49	1	44	2	48	-	RB
PI 200526	46	2	44	-	42	2	RB

RB e TAN representam o número de plantas avaliadas para cada tipo de reação

Tabela 2. Proporções aceitas pelo teste de Qui-Quadrado (χ^2) para a segregação das populações F2 dos cruzamentos nas 3 avaliações dos tipos de lesão.

CRUZAMENTOS	1ª AVALIAÇÃO					2ª AVALIAÇÃO					3ª AVALIAÇÃO				
	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.
BR01-18437 x BRS 184	21	99	1:3	3,6000	0,0578	55	62	*	-	-	50	70	*	-	-
BR01-18437 x BRS 231	23	95	1:3	1,9096	0,1670	65	52	*	-	-	49	70	*	-	-
BR01-18437 x BRS 232	13	106	*	-	-	49	70	*	-	-	42	77	*	-	-
BR01-18437 x BRSGO Chapadões	14	105	*	-	-	47	70	*	-	-	39	90	1:3	3,8347	0,0502
BR01-18437 x DM 339	31	89	1:3	0,0444	0,8330	80	39	*	-	-	65	55	*	-	-
BR01-18437 x Embrapa 48	11	107	*	-	-	37	78	1:3	3,1565	0,0756	36	82	1:3	1,9096	0,1670
BR01-18437 x PI 200487	89	31	3:1 13:3	0,0444 3,9521	0,8330 0,0468	107	9	15:1	0,4506	0,5021	102	18	13:3	1,1077	0,2926
BR01-18437 x PI 230970	81	36	3:1	2,0769	0,1495	94	20	3:1 13:3	3,3801 0,1089	0,0660 0,7414	91	26	3:1 13:3	0,4815 0,9259	0,4878 0,3359
BR01-18437 x PI 459025-A	98	22	3:1 13:3	2,8444 0,0137	0,0917 0,9069	97	18	13:3	0,7244	0,3947	106	14	13:3	3,9521	0,0468
BR01-18437 x PI 200526	103	16	13:3	2,1980	0,1382	113	5	15:1	0,8158	0,3664	110	9	15:1	0,3501	0,5540
BRS 184 x PI 200487	81	38	3:1	3,0504	0,0807	89	25	3:1 13:3	0,5731 0,7566	0,4490 0,3844	87	32	3:1	0,2269	0,6338
BRS 184 x PI 230970	53	66	*	-	-	72	41	9:7	2,5601	0,1090	69	50	9:7	0,1453	0,7031
BRS 184 x PI 459025-A	88	32	3:1	0,1778	0,6733	82	27	3:1 13:3	0,0031 2,5935	0,9559 0,1073	87	31	3:1	0,1017	0,7498
BRS 184 x PI 200526	91	29	3:1 13:3	0,0444 2,3111	0,8330 0,1285	99	17	13:3	1,2767	0,2585	99	19	13:3	0,5432	0,4611
BRS 231 x PI 200487	79	38	3:1	3,4900	0,0617	91	22	3:1 13:3	1,8437 0,0383	0,1745 0,8447	90	26	3:1 13:3	0,4138 1,0221	0,5201 0,3120
BRS 231 x PI 230970	38	82	*	-	-	66	48	9:7	0,1253	0,7233	61	58	9:7	1,2038	0,2726
BRS 231 x PI 459025-A	78	41	*	-	-	91	23	3:1 13:3	1,4152 0,1520	0,2342 0,6966	85	34	3:1	0,8095	0,3683
BRS 231 x PI 200526	88	32	3:1	0,1778	0,6733	104	14	13:3	3,6723	0,0553	103	16	13:3	2,1980	0,1382
BRS 232 x PI 200487	53	67	*	-	-	80	39	3:1	3,8347	0,0502	83	37	3:1	2,1778	0,1400
BRS 232 x PI 230970	27	92	*	-	-	61	50	9:7	0,0756	0,7833	48	71	*	-	-

continua...

Tabela 2. Continuação.

CRUZAMENTOS	1ª AVALIAÇÃO					2ª AVALIAÇÃO					3ª AVALIAÇÃO				
	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.	RB	TAN	Proporção	χ^2	Prob.
BRS 232 x PI 459025-A	71	49	9:7	0,4148	0,5195	76	37	3:1	3,6136	0,0573	79	41	*	-	-
BRS 232 x PI 200526	89	31	3:1 13:3	0,0444 3,9521	0,8330 0,0468	99	18	13:3	0,8698	0,3510	103	16	13:3	2,1980	0,1382
BRS GO Chapadões x PI 200487	71	49	9:7	0,4148	0,5195	95	21	3:1 13:3	2,9425 0,0318	0,0863 0,8584	96	33	3:1	0,4734	0,4914
BRS GO Chapadões x PI 230970	29	87	*	-	-	55	54	9:7	1,4855	0,2229	53	64	*	-	-
BRS GO Chapadões x PI 459025-A	74	41	9:7	3,0643	0,0800	81	24	3:1 13:3	0,2571 1,1626	0,6121 0,2809	98	27	3:1 13:3	0,1420 1,6976	0,7063 0,1939
BRS GO Chapadões x PI 200526	84	35	3:1	1,2353	0,2664	92	23	3:1 13:3	1,5333 0,1179	0,2156 0,7313	96	23	3:1 13:3	2,0420 0,0261	0,1530 0,8717
DM 339 x PI 200487	83	37	3:1	2,1778	0,1400	102	16	13:3	2,0969	0,1486	103	16	13:3	2,1980	0,1382
DM 339 x PI 230970	49	68	*	-	-	80	34	3:1	1,4152	0,2342	77	40	*	-	-
DM 339 x PI 459025-A	88	31	3:1	0,1778	0,6733	91	21	3:1 13:3	2,3333 0,0000	0,1266 1,0000	91	27	3:1 13:3	0,2825 1,3220	0,5951 0,2502
DM 339 x PI 200526	84	36	3:1	1,6000	0,2059	97	17	13:3	1,1021	0,2938	99	21	3:1 13:3	3,6000 0,1231	0,0578 0,7257
Embrapa 48 x PI 200487	54	64	*	-	-	90	23	3:1 13:3	1,3009 0,1908	0,2541 0,6622	90	28	3:1 13:3	0,1017 1,9200	0,7298 0,1659
Embrapa 48 x PI 230970	37	82	*	-	-	56	57	9:7	2,0566	0,1515	53	64	*	-	-
Embrapa 48 x PI 459025-A	84	35	3:1	1,2353	0,2664	87	28	3:1 13:3	0,0261 2,3654	0,8717 0,1240	87	32	3:1	0,2269	0,6338
Embrapa 48 x PI 200526	78	40	*	-	-	89	24	3:1 13:3	0,8525 0,4595	0,3558 0,4979	95	21	3:1 13:3	2,9425 0,0318	0,0863 0,8584
PI 200487 x PI 230970	99	19	13:3	0,5432	0,4611	101	7	15:1	0,0099	0,9208	108	10	15:1	0,9966	0,3181
PI 200487 x PI 459025-A	104	15	13:3	2,9496	0,0859	102	8	15:1	0,1964	0,6577	111	9	15:1	0,2208	0,6394
PI 200487 x PI 200526	115	5	15:1	0,8889	0,3458	112	2	63:1	0,0273	0,8688	114	5	15:1	0,8521	0,3560
PI 230970 x PI 459025-A	94	23	3:1 13:3	1,7806 0,0633	0,1821 0,8013	101	8	15:1	0,2208	0,6394	102	14	13:3	3,3988	0,0652
PI 230970 x PI 200526	103	15	13:3	2,8240	0,0929	104	7	15:1	0,0006	0,9804	110	9	15:1	0,0565	0,8121
PI 459025-A x PI 200526	104	16	13:3	2,3111	0,1285	102	10	15:1	1,3714	0,2416	109	9	15:1	0,3819	0,5366

* Nenhuma das proporções testadas foi aceita pelo teste de Qui-Quadrado

Nota: Para algumas avaliações de certos cruzamentos, probabilidades próximas ao limite de 5% e que de alguma forma ajudariam a explicar a segregação são mostradas

Referências

- BROMFIELD, K. R.; HARTWIG, E. E. Resistance to soybean rust and mode of inheritance. **Crop Science**, v.20, n.2, p.254-255, 1980.
- BROMFIELD, K. R.; MELCHING, J. S.; KINGSOLVER, C. H. Virulence and aggressiveness of *Phakopsora pachyrhizi* isolates causing soybean rust. **Phytopathology**, v.70, n.1, p.17-21, 1980.
- FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E.; BURMOOD, D. T.; PENNINGTON, J. S. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merril. **Crop Science**, v.11, n.6, p.929-931, 1971.
- HARTWIG, E. E. Identification of a fourth major gene conferring resistance to soybean rust. **Crop Science**, v.26, n.6, p.1135-1136, 1986.
- HARTWIG, E. E.; BROMFIELD, K. R. Relationships among three genes conferring specific resistance to rust in soybeans. **Crop Science**, v.23, n.2, p.237-239, 1983.
- LEVY, C. Zimbabwe – a country report on soybean rust control. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.340-347.
- McLEAN, R. J.; BYTH, D. E. Inheritance of resistance to rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in soybeans. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.31, n.5, p.951-956, 1980.
- MOREL PAIVA, W. **Roya de la soja**. Itapúa: Ministerio de Agricultura y Ganadería, Subsecretaría de Agricultura, Dirección de Investigación Agrícola: Centro Regional de Investigación Agrícola – CRIA, 2001. (Comunicado Técnico – Reporte Oficial, Série Fitopatología, 1).
- OGLE, H. J.; BYTH, D. E.; McLEAN, R. Effect of rust (*Phakopsora pachyrhizi*) on soybean yield and quality in south-eastern Queensland. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.30, p.883-893, 1979.
- POONPOLGUL, S. Country report: how soybean is managed in Thailand. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.335-339.

- SINCLAIR, J. B.; HARTMAN, G. L. Soybean rust. In: HARTMAN, G. L.; SINCLAIR, J. B.; RUPE, J. C. (Eds.). **Compendium of soybean diseases**. 4th ed. St. Paul: American Phytopathological Society Press, 1999. p.25-26.
- TOLEDO, J. F. F. de. Programa de computador para estimar parâmetros genéticos, componentes de médias e variâncias, pelo método dos quadrados mínimos ponderados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.26, n.7, p.1023-1039, 1991.
- 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**, v.68, p.52-56, 2002.
- YANG, X. B.; TSCHANZ, A. T.; DOWLER, W. M.; WANG, T. C. Development of yield loss models in relation to reductions of components of soybean infected with *Phakopsora pachyrhizi*. **Journal of Phytopathology**, v.81, p.1420-1426, 1991.
- YORINORI, J. T.; JUNIOR, J. N.; LAZZAROTTO, J. J. **Ferrugem “asiática” da soja no Brasil: evolução, importância econômica e controle**. Londrina: Embrapa Soja, 2004. 36p. (Embrapa Soja. Documentos, 247).
- YORINORI, J. T.; PAIVA, W. M.; FREDERICK, R. D.; COSTAMILAN, L. M.; BERTAGNOLLI, P. F. Epidemia da ferrugem da soja (*Phakopsora pachyrhizi*) no Brasil e no Paraguai, em 2001 e 2002. **Fitopatologia Brasileira**, v.27, p.S178-179, 2002. Suplemento.

7 CONCLUSÕES

- É viável a busca por fontes com herança quantitativa para a resistência à ferrugem asiática da soja.
- A resistência genética quantitativa à ferrugem asiática é controlada por genes de ação predominantemente aditiva e que estão dispersos nos genitores.
- A cultivar BRS 231 e a linhagem BR01-18437 tiveram desempenho marcante, devendo ser exploradas para fins de melhoramento.
- BRS 231 realmente possui genes quantitativos de resistência à ferrugem asiática e BRS 184 é tolerante à doença.
- A PI 200487 e a PI 200526 possuem alelos diferentes do mesmo gene de resistência, sendo que esse gene é diferente de Rpp2 e Rpp4. A linhagem BR01-18437 possui resistência genética à ferrugem asiática controlada por gene recessivo, diferente da série Rpp1 a Rpp4 e diferente do gene das PI 200487 e PI 200526.
- A herdabilidade do caráter severidade da ferrugem asiática possibilita que a seleção seja realizada a partir de plantas individuais da geração F2.
- Na busca por fontes portadoras de genes quantitativos de resistência à ferrugem asiática, avaliações realizadas entre 15 e 20 dias após a detecção da doença são as que proporcionam dados de maior qualidade e confiabilidade.

REFERÊNCIAS

AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. 4th ed. California: Academic Press, 1997.

AGROLINK. **Vazio sanitário retarda o aparecimento da ferrugem**. Disponível em: <http://www.agrolink.com.br/ferrugem/artigos_pg_detalhe_noticia.asp?cod=48932>. Publicado em: 10 dez. 2006. Acesso em: 8 jan. 2007.

AHRENT, D. K.; CAVINESS, C. E. Natural cross-pollination of twelve soybean cultivars in Arkansas. **Crop Science**, n.34, p.376-378, 1994.

ALLIPRANDINI, L. F. Proposta de nova classificação das cultivares de soja segundo grupos de maturação. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 27., 2005, Cornélio Procópio. **Ata...** Londrina: Embrapa Soja, 2005. p.116-123. (Embrapa Soja. Documentos, 265).

ARIAS, C. A. A.; RIBEIRO, A. S.; YORINORI, J. T.; BROGIN, R. L.; OLIVEIRA, M. F.; TOLEDO, J. F. F. de. Inheritance of resistance of soybean to rust (*Phakopsora pachyrhizi* Sidow). In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Abstracts of contributed papers and posters**. Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p. 100. (Embrapa Soja. Documentos, 228).

BASAVARAJA, G. T.; PATIL, P. V.; NAIDU, G. K.; SALIMATH, P. M. Induced mutations for enhancing resistance to rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in soybean (*Glycine max*). **Indian Journal of Agricultural Sciences**, v.74, n.11, p.620-622, 2004.

BERGAMIN FILHO, A. Epidemiologia comparativa: ferrugem da soja e outras doenças. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **Ferrugem asiática da soja**. 1ª ed. Viçosa: UFV, 2006. p.15-35.

BONDE, M. R.; NESTER, S. E.; PETERSEN, G. L. Temperature effects on urediniospore germination and germ tube growth of *Phakopsora pachyrhizi* and *P. meibomia*. **Phytopathology**, v. 87, p.S10, 1997. Supplement.

BONDE, M. R.; PETERSON, G. L. Research at the USDA, ARS containment facility on soybean rust and its causal agent. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Environmental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1995. p.12-17. (Publication Number 1).

BONETTI, L. P.; VIEIRA, R. E. Melhoramento de cultivares no Brasil pelo Centro de Experimentação e Pesquisa – FECOTRIGO. In: MIYASAKA, S.; MEDINA, J. C. (Eds.). **A soja no Brasil**. Campinas: Instituto de Tecnologia de Alimentos, 1981. p.292-294.

BORÉM, A.; ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A. S. Hibridação em Soja. In: BORÉM, A. (Ed.). **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa: UFV, 1999. p.443-462.

BROMFIELD, K. R. **Soybean rust**. Monography No 11. St. Paul: American Phytopathological Society Press, MN. 1984. 65p.

BROMFIELD, K. R.; HARTWIG, E. E. Resistance to soybean rust and mode of inheritance. **Crop Science**, v.20, n.2, p.254-255, 1980.

BROMFIELD, K. R.; MELCHING, J. S.; KINGSOLVER, C. H. Virulence and aggressiveness of *Phakopsora pachyrhizi* isolates causing soybean rust. **Phytopathology**, v.70, n.1, p.17-21, 1980.

CALDWELL, P. M.; McLAREN, N. W. Soybean rust research in South Africa. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.354-359.

CANTERI, M. G.; GODOY, C. V. Escala diagramática para avaliação da severidade da ferrugem da soja. **Summa Phytopathologica**, v.29, n.1, p.89, 2003.

CARUSO, R. **Soja: uma caminhada sem fim**. Campinas: Fundação Cargill, 1997. 95p.

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

CHUNWONGSE, J.; CHUNWONGSE, C.; RAXSAPAN, A.; POKEPRASET, A.; PANITCHAYATHUM, N.; PHUMICHA, C.; NUNTAPUNT, M.; DANGPRADUB, S.; TEPJUN, V.; SRISOMBUN, S. Identification of DNA Marker associated with soybean rust resistance. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Abstracts of contributed papers and posters**. Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p. 318. (Embrapa Soja. Documentos, 228).

CONAB (Companhia Nacional de Abastecimento). **Central de informações agropecuárias**. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conabweb/index.php?PAG=101>>. Acesso em: 2 dez. 2006.

COSTA, J. A. **Cultura da soja**. Porto Alegre: Gráfica Evangraf, 1996. 233p.

COSTAMILAN, L. M.; BERTAGNOLLI, P. F.; YORINORI, J. T. Perda de rendimento de grãos de soja causada por ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi*). **Fitopatologia Brasileira**, v.27, p.S100, 2002. Suplemento.

COSTAMILAN, L. M.; GODOY, C. V.; MACIEL, J. L. N.; SOARES, R. M.; YORINORI, J. T.; ALMEIDA, M. R. Soybean rust studies in southern Brazil. In: PROCEEDINGS OF THE NATIONAL SOYBEAN RUST SYMPOSIUM, 2006, St. Louis, Missouri. **Poster Presentations...** Online. Disponível em: <<http://www.plantmanagementnetwork.org/infocenter/topic/soybeanrust/2006/posters/33.asp>>. Acesso em: 29 dez. 2007.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. vol. 2. Viçosa: UFV, 2003. 585 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**, v.96, n.7, p.797-803, 2006.

DESLANDES, J. A. Ferrugem da soja e de outras leguminosas causadas por *Phakopsora pachyrhizi* no Estado de Minas Gerais. **Fitopatologia Brasileira**, v.4, p.337-339, 1979.

FEHR, W. R.; CAVINESS, C. E.; BURMOOD, D. T.; PENNINGTON, J. S. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merril. **Crop Science**, v.11, n.6, p.929-931, 1971.

FREDERICK, R. D.; SNYDER, C.; PETERSON, J.; BONDE, M. R. Polymerase chain reaction assays for the detection and discrimination of the soybean rust pathogens *Phakopsora pachyrhizi* and *P. meibomia*. **Phytopathology**, v.92, n.2, p.217-227, 2002.

GODOY, C. V.; CANTERI, M. G.; SEIXAS, C. D. S.; YORINORI, J. T.; SOARES, R. M. Brazilian strategies for soybean rust management. **Phytopathology**, v.95, n.6, p.S144, 2005. Suplemento.

GOMES, F. P. O teste de χ^2 e algumas de suas aplicações. In: GOMES, F. P. (Ed.). **Curso de estatística experimental**. 7ª ed. Piracicaba: Esalq/USP, 1977. p.368-384.

HARTMAN, G. L. Highlights of soybean rust research at the Asian Vegetable Research and Development Center. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Environmental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1995. p.19-28. (Publication Number 1).

HARTMAN, G. L.; BONDE, M. R.; MILES M. M.; FREDERICK, R. D. Variation of *Phakopsora pachyrhizi* isolates on soybean. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguaçu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.440-445.

HARTMAN, G. L.; MILES, M. R.; FREDERICK, R. D. Breeding for resistance to soybean rust. **Plant Disease**, v.89, n.6, p.664-666, 2005.

HARTMAN, G. L.; WANG, T. C.; TSCHANZ, A. T. Soybean rust development and quantitative relationship between rust severity and soybean yield. **Plant Disease**, v.75, n.6, p.596-600, 1991.

HARTWIG, E. E. Identification of a fourth major gene conferring resistance to soybean rust. **Crop Science**, v.26, n.6, p.1135-1136, 1986.

HARTWIG, E. E.; BROMFIELD, K. R. Relationships among three genes conferring specific resistance to rust in soybeans. **Crop Science**, v.23, n.2, p.237-239, 1983.

HAYMAN, B. I. Maximun likelihood estimation of genetic components of variation. **Biometrics**, v.16, p.369-381, 1960.

HENNEN, J. F. The taxonomy of the rusts. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Enviromental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1996. p.29-32 (Publication Number 1).

KAWUKI, R. S.; TUKAMUHABWA, P.; ADIPALA, E. Soybean rusy severity, rate of rust development, and tolerance as influenced by maturity period and season. **Crop Protection**, v.23, p.447-455, 2004.

KILEN, T. C. Identification of soybean breeding line resistance to rust in the Philippines. **Soybean Genetics Newsletter**, v.24, p.199, 1997.

KILLGORE, E.; HEU, R.; GARDNER, D. E. First report of soybean rust in Hawaii. **Plant Disease**, v.78, n.12, p.1216, 1994.

KIRITANI, K.; INOUE, Y. Studies on soybean rust and its control measure. Part 1. Studies on the soybean rust. **Shikoku Agric. Exp. Stn. (Zentsuj, Japan) Bull.**, v.5, p. 319-342, 1960. (Japanese text English summary).

KUCHLER, F.; DUFFY, M.; SHRUM, R. D.; DOWLER, W. M. Potencial economic consequences of the entry of an exotic fungal pest: the case of soybean rust. **Phytopathology**, v.74, p.916-920, 1984.

LAL, S. K.; HEGDE, V.; RANA, V. K. S. Screening and utilization of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) genotypes for improving resistance against rust. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, v.61, n.3, p.287-288, 2001.

LEVY, C. Zimbabwe – a country report on soybean rust control. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.340-347.

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

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Biometrical Genetics**. 3rd ed. London: Chapman and Hall, 1982. 396p.

MATHER, K.; JINKS, J. L. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.

McLEAN, R. J.; BYTH, D. E. Inheritance of resistance to rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in soybeans. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.31, n.5, p.951-956, 1980.

McLEAN, R. J.; BYTH, D. E. Resistance of soybean to rust in Australia. **Australian Plant Pathology Society Newsletter**, v. 5, n. 3, p. 34-36, 1976.

MELCHING, J. S.; BROMFIELD, K. R.; KINGSOLVER, C. H. Infection, colonization, and uredospore production on Wayne soybean by four cultures of *Phakopsora pachyrhizi*, the cause of soybean rust. **Phytopathology**, v.69, p.1262-1265, 1979.

MILES, M. R.; FREDERICK, R. D.; HARTMAN, G. L. Soybean rust: Is the U.S. soybean crop at risk? Online. **APSnet Feature**, American Phytopathological Society, June 2003.

MILES, M. R.; FREDERICK, R. D.; HARTMAN, G. L. Evaluation of soybean germplasm for resistance to *Phakopsora pachyrhizi*. Online. Disponível em: <<http://www.plantmanagementnetwork.org/php/elements/sum2.asp?id=5140>>. **Plant Health Progress**, Jan. 2006.

MIYASAKA, S. **Contribuição para o melhoramento da soja no Estado de São Paulo**. 1958, 47f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento), USP-Esalq, Piracicaba, 1958.

MOREL PAIVA, W. **Roya de la soja**. Itapúa: Ministerio de Agricultura y Ganaderia, Subsecretaria de Agricultura, Dirección de Investigación Agrícola: Centro Regional de Investigación Agrícola – CRIA, 2001. (Comunicado Técnico – Reporte Oficial, Série Fitopatologia, 1).

MOREL PAIVA, W.; SCHEID, N.; AMARILLA, V.; CUBILLA, L. E. Soybean rust in Paraguay, evolution in the past three years. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.361-364.

NUNTAPUNT, M.; SRISOMBUM, S.; CHUNWONGSE, J. Soybean breeding for rust resistance in Thailand and extent of rust resistant cultivars used. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.423-430.

OGLE, H. J.; BYTH, D. E.; McLEAN, R. Effect of rust (*Phakopsora pachyrhizi*) on soybean yield and quality in south-eastern Queensland. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.30, p.883-893, 1979.

OLIVEIRA, A. C. B.; GODOY, C. V.; MARTINS, M. C. Avaliação da tolerância de cultivares de soja à ferrugem asiática no oeste da Bahia. **Fitopatologia Brasileira**, v.30, n.6, p.658-662, 2005.

OLIVEIRA, M. F. **Análise e previsão do potencial genético de um cruzamento de soja usando vários delineamentos em três épocas de semeadura.** 1994, 114f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento), UEL, Londrina, 1994.

ONO, Y.; BURITICA, P.; HENNEN, J. F. Delimitation of *Phakopsora*, *Physopella* and *Cerotellium* and their species on Leguminosae. **Micology Research**, v.98, p.825-850, 1992.

POONPOLGUL, S. Country report: how soybean is managed in Thailand. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.335-339.

PUPIPAT, U. Soybean rust research in Thailand. **Soybean Rust Newsletter**, v.1, n.1, p.11-12, 1977.

RAHANGDALE, S. R.; RAUT, V. M. Evaluation of soybean germplasm lines rust (*Phakopsora pachyrhizi*) resistance. **Indian Journal of Agricultural Sciences**, v.73, n.2, p.120-121, 2003.

RAMTEKE, R.; GUPTA, G. K.; JOSHI, O. P. Evaluation of rust resistance in soybean (*Glycine max*) under field condition. **Indian Journal of Agricultural Sciences**, v.74, n.11, p.623-624, 2004.

REIS, E. M. **Doenças na cultura da soja.** Passo Fundo: Aldeia Norte, 2004. 177p.

REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL, 26., 2004, Ribeirão Preto. **Ata...** Londrina: Embrapa Soja: Fundação Meridional, 2004. 272 p. (Embrapa Soja. Documentos, 238).

RIBEIRO, A. S. **Controle genético da produtividade de grãos da soja em presença e ausência da ferrugem asiática.** 2006, 71f. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento), UEM, Maringá, 2006.

RIBEIRO, A. S.; MOREIRA, J. U. V.; PIEROZZI, P. H. B.; RACHID, B. F.; TOLEDO, J. F. F. de; ARIAS, C. A. A.; SOARES, R. M.; GODOY, C. V. Genetic control of Asian rust in soybean. Submetido para publicação na revista **Euphytica** em Fevereiro de 2006.

ROBINSON, R. A. Disease resistance terminology. **Review of Applied Mycology**, v. 48, p.593-606, 1969.

ROESSING, A. C. **Impacto econômico da ocorrência da ferrugem asiática na soja**. Disponível em: <http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/ver_alerta.php?cod_pagina_sa=142>. Publicado em: 20 abr. 2006. Acesso em: 2 dez. 2006.

SCONYERS, L. E.; KEMERAIT, R. C.; BROCK, J.; PHILLIPS, D. V.; JOST, P. H.; SIKORA, E. J.; GUTIERREZ-ESTRADA, A.; MUELLER, J. D.; MAROIS, J. J.; WRIGHT, D. L.; HARMON, C. L. Asian soybean rust development in 2005: A perspective from the southeastern United States. Online. **APSnet Feature**, American Phytopathological Society, Jan. 2006.

SEDIYAMA, T.; ALMEIDA, L. A.; MIYASAKA, S.; KIIHL, R A. S. Genética e Melhoramento. In: **A soja no Brasil Central**. Campinas: Fundação Cargill, 1982. p.21-74.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R. C.; REIS, M. S. Melhoramento da Soja. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV, 2005. p.553-603.

SEIXAS, C. D. S.; GODOY, C. V. (Orgs.). **Cartilha – palestra sobre ferrugem asiática da soja**. [S.l.]: Consórcio Anti-Ferrugem, [2005]. 44p.

SHANMUGASUNDARAM, S.; YAN, M. R.; WANG, T. C. Breeding for soybean rust resistance in Taiwan. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.456-462.

SILVA, D. C. G. da; YAMANAKA, N.; BROGIN, R. L.; ARIAS, C. A. A.; NEPOMUCENO, A. L.; DI MAURO, A. O.; NOGUEIRA, L. M.; PASSIANOTTO, A. L. de L.; PEREIRA, S. dos S.; ABDELNOOR, R. V. Mapeamento do gene Rpp2 que confere resistência à ferrugem asiática da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 4., 2006, Londrina. **Resumos...** Londrina: Embrapa Soja, 2006a. p. 45.

SILVA, D. C. G. da; YAMANAKA, N.; BROGIN, R. L.; ARIAS, C. A. A.; NEPOMUCENO, A. L.; DI MAURO, A. O.; NOGUEIRA, L. M.; PASSIANOTTO, A. L. de L.; PEREIRA, S. dos S.; ABDELNOOR, R. V. Mapeamento do gene Rpp4 que confere resistência à ferrugem asiática da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 4., 2006, Londrina. **Resumos...** Londrina: Embrapa Soja, 2006b. p. 45.

SINCLAIR, J. B.; HARTAMAN, G.L. Management of soybean rust. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Environmental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1995. p.6-10. (Publication Number 1).

SINCLAIR, J. B.; HARTMAN, G. L. Soybean rust. In: HARTMAN, G. L.; SINCLAIR, J. B.; RUPE, J. C. (Eds.). **Compendium of soybean diseases**. 4th ed. St. Paul: American Phytopathological Society Press, 1999. p.25-26.

SINGH, M.; CECCARELLI, S.; HAMBLIN, J. Estimation of heritability from varietal trials data. **Theoretical and Applied Genetics**, v.86, p.437-441, 1993.

SISTEMA de Alerta Embrapa. **Ministério da Agricultura indica interrupção do plantio por 90 dias**. Publicado em: 6 jul. 2005a. Disponível em: <http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/ver_alerta.php?cod_pagina_sa=81&cultura=1>. Acesso em: 8 jan. 2007.

SISTEMA de Alerta Embrapa. **Primavera do Leste: pressão da ferrugem deve ser menor no verão**. Publicado em: 21 set. 2005b. Disponível em: <http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/ver_alerta.php?cod_pagina_sa=92&cultura=1>. Acesso em: 8 jan. 2007.

SISTEMA de Alerta Embrapa. **Reunião de Soja aprova fungicidas para ferrugem e oídio**. Publicado em: 22 ago. 2005c. Disponível em: <http://www.cnpso.embrapa.br/alerta/ver_alerta.php?cod_pagina_sa=90&cultura=1>. Acesso em: 8 jan. 2007.

SMUTKUPTS, S.; WONGPIYASATID, A.; LAMSEEJAN, S. A report on induced mutations for soybean rust resistance. **Soybean Genetics Newsletter**, v.8, p.122-125, 1981.

SMUTKUPTS, S.; WONGPIYASATID, A.; LAMSEEJAN, S. A second report on induced mutations for soybean rust resistance. **Soybean Genetics Newsletter**, v.9, p.103-107, 1982.

SOBE e desce. **Anuário Brasileiro da Soja**. Santa Cruz do Sul: Gazeta Santa Cruz, 2006. p.23-24.

TECNOLOGIAS de Produção de soja – Região Central do Brasil 2005. Londrina: Embrapa Soja: Embrapa Cerrados: Embrapa Agropecuária Oeste: Fundação Meridional, 2004. 239 p. (Embrapa Soja. Sistemas de Produção, 6).

TICHAGWA, J. S. Breeding for resistance to soybean rust in Zimbabwe. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.349-353.

TOLEDO, J. F. F. de. Programa de computador para estimar parâmetros genéticos, componentes de médias e variâncias, pelo método dos quadrados mínimos ponderados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.26, n.7, p.1023-1039, 1991.

TOLEDO, J. F. F. de; POONI, H. S.; JINKS, J. L. Predicting the properties of second cycle hybrids produced by intercrossing random samples of recombinant inbred lines. **Heredity**, v.53, n.2, p.283-292, 1984.

TSCHANZ, A. T.; TSAI, M. C. Evidence of tolerance to soybean rust in soybeans. **Soybean Rust Newsletter**, v.6, n.1, p. 28-33, 1983.

VAKILI, N. G.; BROMFIELD, K. R. *Phakopsora* rust on soybean and other legumes in Puerto Rico. **Plant Disease Report**, v.60, p.995-999, 1976.

VANDERPLANK, J. E. **Plant diseases: epidemics and control**. New York: Academic Press. 1963. 349p.

VERNETTI, F. J. Origem da espécie, introdução e disseminação no Brasil. In: VERNETTI, F. J. (Ed.). **Soja – Planta, Clima, Pragas, Moléstias e Invasoras**. Campinas: Fundação Cargill, 1983. p.3-13.

WRATHER, J. A.; ANDERSON, T. R.; ARSYAD, D. M.; GAI, J.; PLOPER, L. D.; PORTA-PUGLIA, A.; RAM, H. H.; YORINORI, J. T. Soybean disease loss estimates for the top 10 soybean producing countries in 1994. **Plant Disease**, v.81, n.1, p.107-110, 1997.

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**, v.68, p.52-56, 2002.

YANG, X. B.; DOWLER, W. M.; ROYER, M. H. Assessing the risk and the potencial impact of an exotical plant disease. **Plant Disease**, v.75, n.10, p.976-982, 1991a.

YANG, X. B.; TSCHANZ, A. T.; DOWLER, W. M.; WANG, T. C. Development of yield loss models in relation to reductions of components of soybean infected with *Phakopsora pachyrhizi*. **Journal of Phytopathology**, v.81, p.1420-1426, 1991b.

YEH, C. C. Differential reactions of *Phakopsora pachyrhizi* on soybean in Taiwan. In: SHANMUGASUNDARAM, S.; SULZBERGER, E. W. (Eds.). SYMPOSIUM [ON] SOYBEAN IN TROPICAL AND SUBTROPICAL CROPPING SYSTEMS, 1983, Tsukuba. **Proceedings...** Shanhua: AVRDC, 1985. p.247-250.

YORINORI, J. T. Country report and rust control strategies in Brazil. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4.; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p. 447-455.

YORINORI, J. T. Epidemiologia e controle de *Phakopsora pachyrhizi*, safra 1987/88. In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Resultados de pesquisa de soja 1988/89**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1989. p.164-180.

YORINORI, J. T.; JUNIOR, J. N.; LAZZAROTTO, J. J. **Ferrugem “asiática” da soja no Brasil: evolução, importância econômica e controle**. Londrina: Embrapa Soja, 2004. 36p. (Embrapa Soja. Documentos, 247).

YORINORI, J. T.; PAIVA, W. M.; COSTAMILAN, L. M.; BERTAGNOLLI, P. F. **Ferrugem da soja: identificação e controle**. Londrina: Embrapa Soja, 2003. 26p. (Embrapa Soja. Documentos, 204).

YORINORI, J. T.; PAIVA, W. M.; FREDERICK, R. D.; COSTAMILAN, L. M.; BERTAGNOLLI, P. F. Epidemia da ferrugem da soja (*Phakopsora pachyrhizi*) no Brasil e no Paraguai, em 2001 e 2002. **Fitopatologia Brasileira**, v.27, p.S178-179, 2002. Suplemento.

YORINORI, J.T. A ferrugem “asiática” da soja no continente americano: evolução, importância econômica e estratégias de controle. In: JULIATTI, F. C.; POLIZEL, A. C.; HAMAWAKI, O. T. (Orgs.). **I Workshop Brasileiro sobre Ferrugem Asiática**. Uberlândia: UDUFU, p.21-37, 2005.

YORINORI, J. T.; DESLANDES, J. A. The status of soybean rust in Brazil. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 3., 1984, Ames. **Program and abstracts**. Ames: Iowa State University, 1984. p.43.

ZAMBOLIM, L.; VALE, F. X. R.; CHAVES, G. M. Partial resistance of soybean cultivars to *Phakopsora pachyrhizi*. **Fitopatologia Brasileira**, v.8, n.1, p.117-122, 1983.