



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

VALDIR MARIUCCI JUNIOR

**PREDIÇÃO DE VALORES GENOTÍPICOS PARA A
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA A *Hemileia vastatrix* E
Meloidogyne paranaensis EM CAFEEIROS ARÁBICA
SILVESTRES**

Londrina
2025

VALDIR MARIUCCI JUNIOR

**PREDIÇÃO DE VALORES GENOTÍPICOS PARA A
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA A *Hemileia vastatrix* E
Meloidogyne paranaensis EM CAFEEIROS ARÁBICA
SILVESTRES**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina - UEL, na área de concentração em Melhoramento Genético e Biotecnologia Aplicada.

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Inês Cristina de Batista Fonseca

Coorientador: Prof. Dr. Gustavo Hiroshi Sera

Londrina
2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Mariucci Junior, Valdir.

Predição de valores genotípicos para a caracterização da resistência a *Hemileia vastatrix* e *Meloidogyne paranaensis* em cafeeiros arábica silvestres / Valdir Mariucci Junior. - Londrina, 2025.
205 f.

Orientador: Inês Cristina de Batista Fonseca.

Coorientador: Gustavo Hiroshi Sera.

Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2025.

Inclui bibliografia.

1. Melhoramento genético de cafeeiros - Tese. 2. Recursos genéticos - Tese. 3. Ferrugem alaranjada - Tese. 4. Nematoides das galhas - Tese. I. Fonseca, Inês Cristina de Batista. II. Sera, Gustavo Hiroshi. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

CDU 63

VALDIR MARIUCCI JUNIOR

**PREDIÇÃO DE VALORES GENOTÍPICOS PARA A
CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA A *Hemileia vastatrix* E
Meloidogyne paranaensis EM CAFEEIROS ARÁBICA SILVESTRES**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina - UEL, na área de concentração em Melhoramento Genético e Biotecnologia Aplicada.

Prof. Dr. Gustavo Hiroshi Sera
Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná –
IAPAR-EMATER (IDR-Paraná)

Dr. Dhalton Shiguer Ito
IDR-Paraná

Prof. Dr. Deoclécio Domingos Garbuglio
IDR-Paraná

Dr.^a Juliana Costa de Rezende-Abrahão
Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas
Gerais - EPAMIG

Prof. Dr. André Sampaio Ferreira
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Londrina, 18 de março de 2025.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Londrina (UEL) e ao Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER (IDR-Paraná), pelo papel essencial no desenvolvimento de todas as atividades realizadas durante o doutorado. Além da infraestrutura oferecida, expresso minha gratidão pelo conhecimento acadêmico e pessoal transmitido por docentes e pesquisadores dessas instituições.

À Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Consórcio Pesquisa Café, responsáveis pela concessão de bolsas de fomento. Além de contribuir para minha formação, esse apoio, especialmente da CAPES, é essencial para a capacitação de novos doutores e o avanço da ciência no Brasil.

À Juliana Emília – minha amada companheira –, aos meus pais e meu irmão, que me apoiaram em diversos sentidos durante o meu doutorado. Minha gratidão também aos amigos que estiveram ao meu lado nessa jornada de quatro anos, especialmente àqueles que aturam comigo na área de melhoramento genético de cafeeiros do IDR-Paraná. Dedico todo o material produzido nesta tese a essas pessoas, bem como às futuras gerações que seguirão essa linha de pesquisa.

Aos professores e profissionais que contribuíram, direta ou indiretamente, para esta tese e para outros trabalhos desenvolvidos ao longo do doutorado. Em especial, minha gratidão a Gustavo Hiroshi Sera e Inês Cristina de Batista Fonseca, pelo suporte, pela disponibilização de materiais e pelo valioso conhecimento compartilhado.

Ao Londrina Esporte Clube, à Milk e à Shake, por proporcionarem momentos de alívio e descontração, ajudando-me a equilibrar a jornada acadêmica com as alegrias da vida.

per scientiam ad sapientiam.

RESUMO

MARIUCCI JUNIOR, Valdir. **Predição de valores genotípicos para a caracterização da resistência a *Hemileia vastatrix* e *Meloidogyne paranaensis* em cafeeiros arábica silvestres.** 2025. 205 p. Tese de Doutorado em Agronomia – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

Um dos principais critérios no desenvolvimento de cultivares de *Coffea arabica* é o melhoramento para a resistência a doenças. Germoplasmas de cafeeiros arábica com introgressão de diploides de *Coffea* spp. foram, historicamente, os mais explorados para essa finalidade. Contudo, acessos silvestres etíopes de *C. arabica* oferecem alta variabilidade à potencial utilização em programas de melhoramento, sobretudo à resistência para algumas das principais doenças, como a ferrugem alaranjada (CLR) – causada por *Hemileia vastatrix* – e aos nematoides de *Meloidogyne paranaensis* (MP). A caracterização de efeitos e valores genotípicos preditos para germoplasmas silvestres é fundamental à identificação de acessos com maiores ganhos genotípicos e livres de efeitos residuais. Diante disso, o estudo teve o objetivo identificar acessos silvestres com menores níveis de severidade a CLR e a MP com base em efeitos genotípicos preditos. Para a severidade à ferrugem alaranjada (SFA), 117 acessos silvestres de *C. arabica* e duas cultivares testemunhas foram avaliados nos anos de 2021, 2022 e 2023 em condições de campo. Enquanto, 54 acessos, juntamente de quatro cultivares testemunhas, foram avaliados para a resistência a MP por meio das variáveis de fator de reprodução (FR) e nematoides por grama de raiz (NEM.g⁻¹). As variáveis foram analisadas pela metodologia de modelos mistos - REML/BLUP para estimação de parâmetros genéticos e predição de valores genotípicos. Os efeitos genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹ foram padronizados em números percentuais, os quais foram utilizados para a aplicação de índice de seleção baseado na média de ganhos à resistência. A alta variabilidade genética entre os acessos silvestres etíopes foi confirmada pela elevada herdabilidade ao nível de médias, estimada para todas as variáveis analisadas. No entanto, para a herdabilidade ao nível de indivíduos, apenas a variável NEM.g⁻¹ apresentou alta magnitude, enquanto as demais foram classificadas como moderadas. Os maiores níveis de resistência à ferrugem foram encontrados em 14 dos 117 acessos avaliados para CLR, sendo os únicos com valores genotípicos inferiores a 3,00. Dos 54 acessos avaliados no estudo B, 40 apresentaram resistência à MP. Com a aplicação do índice de seleção, 10 acessos foram identificados com as maiores porcentagem de ganhos médios preditos, simultaneamente, para FR e NEM.g⁻¹. Dentre os acessos identificados nos estudos A e B, E046 foi o único classificado entre os mais resistentes para CLR e MP.

Palavras-chave: Melhoramento de cafeeiros; Recursos genéticos; REML/BLUP; Ferrugem alaranjada; Nematoides das galhas.

ABSTRACT

MARIUCCI JUNIOR, Valdir. **Prediction of genotypic values for the characterization of resistance to *Hemileia vastatrix* and *Meloidogyne paranaensis* in wild Arabica coffee accessions.** 2025. 205 p. Tese de Doutorado em Agronomia – Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

One of the main criteria in the development of *Coffea arabica* cultivars is breeding for disease resistance. Germplasm of Arabica coffee with introgression from diploid *Coffea* species has historically been the most explored for this purpose. However, wild Ethiopian *C. arabica* accessions offer high genetic variability with potential use in breeding programs, particularly for resistance to some of the main diseases, such as coffee leaf rust (CLR) – caused by *Hemileia vastatrix* – and *Meloidogyne paranaensis* (MP) nematodes. The characterization of effects and predicted genotypic values for wild germplasm is essential for identifying accessions with greater genetic gains and free from residual effects. Accordingly, the aim of this study was to identify wild accessions with lower levels of severity to CLR and MP based on predicted genotypic effects. For coffee leaf rust severity (CLR), 117 wild *C. arabica* accessions and two control cultivars were evaluated in field conditions during the years 2021, 2022, and 2023. Meanwhile, 54 accessions, along with four control cultivars, were evaluated for resistance to MP using the variables reproduction factor (RF) and nematodes per gram of root (NEM.g⁻¹). The variables were analyzed using the mixed model methodology – REML/BLUP – for the estimation of genetic parameters and the prediction of genotypic values. The predicted genotypic effects for RF and NEM.g⁻¹ were standardized into percentage values, which were then used to apply a selection index based on the average resistance gain. High genetic variability among the Ethiopian wild accessions was confirmed by the high broad-sense heritability estimated at the mean level for all analyzed variables. However, at the individual level, only the NEM.g⁻¹ variable exhibited high heritability, while the others were classified as moderate. The highest levels of resistance to CLR were found in 14 out of the 117 evaluated accessions, being the only ones with genotypic values below 3.00. Among the 54 accessions assessed in study B, 40 showed resistance to MP. Through the application of the selection index, 10 accessions were identified as having the highest percentages of predicted average gains simultaneously for RF and NEM.g⁻¹. Among the accessions identified in studies A and B, accession E046 was the only one classified among the most resistant to both CLR and MP.

Key-words: Coffee breeding; Genetic resources; REML/BLUP; Coffee leaf rust; Root-Knot nematodes.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
2	REVISÃO DE LITERATURA.....	17
2.1	IMPORTÂNCIA ECONÔMICA DA PRODUÇÃO MUNDIAL DE CAFÉS.....	17
2.1.1	<i>Principais Países Produtores, Exportadores e Consumidores de Cafés</i>	<i>18</i>
2.1.2	<i>Incremento da Produtividade Brasileira de Cafés</i>	<i>21</i>
2.2	ESTUDOS EM GENÉTICA E MELHORAMENTO	22
2.2.1	<i>Controle Genético de Características em Melhoramento.....</i>	<i>25</i>
2.2.2	<i>Melhoramento às Características de Natureza Quantitativa.....</i>	<i>28</i>
2.2.2.1	Componentes de médias	29
2.2.2.2	Valores fenotípicos e genotípicos.....	31
2.2.2.2.1	Determinação do efeito médio.....	33
2.2.2.2.2	Componentes dos valores genotípicos.....	34
2.2.2.3	Componentes de variância.....	37
2.2.2.4	Estimativas de parâmetros genéticos.....	39
2.2.2.4.1	Estimativa de herdabilidade.....	40
2.2.2.4.2	Coefficiente de repetibilidade	49
2.2.2.4.3	Acurácia e confiabilidade de avaliação e seleção genética	52
2.3	MELHORAMENTO GENÉTICO DE CAFEEIROS ARÁBICA	55
2.3.1	<i>Origem, Domesticação e Início do Melhoramento de C. arabica.....</i>	<i>56</i>
2.3.2	<i>Intensificação dos Estudos de Desenvolvimento de Variedades.....</i>	<i>60</i>
2.3.2.1	Exploração de germoplasmas com introgressão de diploides de <i>Coffea</i> sp.	64
2.3.2.2	Diversidade genética em cafeeiros arábica silvestres.....	70
2.3.3	<i>Resultados das Pesquisas de Melhoramento Genético de C. arabica no Brasil..</i>	<i>76</i>
2.4	DESENVOLVIMENTO DE CAFEEIROS RESISTENTES ÀS PRINCIPAIS DOENÇAS	86
2.4.1	<i>Respostas da Interação Patógeno-Hospedeiro</i>	<i>89</i>
2.4.2	<i>Natureza Genética Qualitativa e Quantitativa da Resistência.....</i>	<i>93</i>
2.4.2.1	Aspectos relacionados à durabilidade da resistência.....	96
2.4.2.2	Métodos e estratégias de melhoramento à resistência a patógenos.....	97
2.4.3	<i>Resistência de Cafeeiros à Ferrugem Alaranjada</i>	<i>103</i>
2.4.3.1	Fatores <i>SH</i> para resistência qualitativa.....	104
2.4.3.2	Raças fisiológicas de <i>H. vastatrix</i>	106
2.4.3.3	Durabilidade da resistência à ferrugem em cafeeiros.....	109

2.4.4	<i>Resistência aos Nematoides Causadores de Galhas em Cafeeiros</i>	114
2.4.4.1	Caracterização e herança da resistência para <i>Meloidogyne</i> sp.	115
2.4.4.2	Fontes de resistência aos principais nematoides das galhas	120
2.5	DETERMINAÇÃO DO MODELOS ESTATÍSTICOS IDEAIS AO MELHORAMENTO.....	127
2.5.1	<i>Caracterização da Natureza dos Efeitos às Abordagens Genéticas</i>	129
2.5.2	<i>Modelos Mistos REML/BLUP na Avaliação e Seleção Genética</i>	132
3	ARTIGO A: IDENTIFICAÇÃO DE ACESSOS SILVESTRES DE <i>Coffea arabica</i>	
	COM MAIORES NÍVEIS DE RESISTÊNCIA À FERRUGEM POR MEIO DE	
	VALORES GENOTÍPICOS PREDITOS	139
3.1	RESUMO	139
3.2	INTRODUÇÃO	139
3.3	MATERIAL E MÉTODOS	141
3.4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	143
3.5	CONCLUSÃO	152
3.6	REFERÊNCIAS (ARTIGO A).....	152
4	ARTIGO B: ÍNDICE DE SELEÇÃO POR EFEITOS GENOTÍPICOS PREDITOS	
	À RESISTÊNCIA PARA <i>Meloidogyne paranaensis</i> EM ACESSOS SILVESTRES DE	
	CAFEEIROS ARÁBICA	157
4.1	RESUMO E ABSTRACT.....	157
4.2	INTRODUÇÃO	158
4.3	MATERIAL E MÉTODOS	159
4.3.1	<i>Material Genético</i>	159
4.3.2	<i>Condução e Instalação do Experimento</i>	160
4.3.3	<i>Obtenção, Quantificação e Inoculação dos Nematoides</i>	160
4.3.4	<i>Avaliações da Resistência para <i>M. paranaensis</i></i>	161
4.3.5	<i>Análise Estatística e Índice de Seleção</i>	161
4.4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	163
4.5	CONCLUSÃO	170
4.6	REFERÊNCIAS (ARTIGO B).....	170
5	CONCLUSÃO GERAL	175
	REFERÊNCIAS GERAIS	176

1 INTRODUÇÃO GERAL

A cafeicultura é uma das principais atividades do setor agrícola brasileiro. O país é responsável pela maior parcela de produção e exportação, no âmbito de commodities, às espécies arábica (*Coffea arabica*) e *C. canephora*. Os cafeeiros arábica possuem maior relevância econômica e social, devido a predominância em níveis de cultivo e produção. Conseqüentemente, diversas linhas de pesquisas têm sido desenvolvidas para tal espécie, ao longo de décadas, sobretudo no Brasil.

Os resultados obtidos possibilitaram o incremento progressivo da produção brasileira de cafés, principalmente, pelo desenvolvimento de cultivares de *C. arabica*. Além de elevações diretas da produtividade, também foram relevantes os benefícios indiretos que contribuíram ao aumento da rentabilidade. Nesse sentido, destacam-se as diminuições de custos de produção proporcionadas pela disponibilidade de cultivares resistentes às principais doenças.

A ferrugem alaranjada, causada por *Hemileia vastatrix*, foi a primeira doença que motivou os estudos no melhoramento para resistência a patógenos em cafeeiros. Desde o final do século 18, diferentes países vivenciaram epidemias de ferrugem em seus cafezais. A estreita base genética dos cafeeiros cultivados foi um dos principais fatores que contribuíram com a ocorrência de epidemias em *C. arabica*. Por isso, diversos esforços foram realizados a fim de explorar e ampliar os recursos genéticos à resistência a *H. vastatrix*.

Nesse contexto, diversas expedições ocorreram na Etiópia, por ser o centro de origem da espécie. Uma das principais expedições foi realizada pela Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO) em meados da década de 1960. Por intermédio da FAO, pesquisadores de diferentes institutos realizaram estudos de coleta e identificação de acessos nos altiplanos do sudoeste etíope. Centenas de variantes silvestres foram coletadas em florestas nativas do sudoeste da Etiópia, além de *landraces* oriundas de pequenas áreas de cultivos locais.

Contudo, o desenvolvimento de cultivares brasileiras foi pouco focado na utilização de acessos etíopes. Diversos melhoristas do passado foram, provavelmente, desmotivados pelos aspectos fenotípicos desses cafeeiros. Entre os principais limitadores da exploração estão os baixos índices produtivos e de vigor, além da ausência da resistência completa à ferrugem. Por isso, os germoplasmas de cafeeiros arábica introgridos com diploides de *Coffea* foram os mais explorados por melhoristas, ao longo das décadas de pesquisa.

O fato de acessos silvestres não apresentarem resistência completa, porém, não elimina a possibilidade de serem importantes fontes de resistência. Diferentes níveis de reações podem ser constatados na ausência da resistência qualitativa, em consequência da ação de efeito

quantitativo. Estudos de caracterização dos acessos são fundamentais, nesse sentido, por permitirem a identificação de acessos com os maiores níveis de resistência quantitativa. Assim, estratégias de complementação das resistências qualitativa e quantitativa podem ser aplicadas para o desenvolvimento de cultivares com resistência completa e durável.

Na resistência à fatores bióticos, diferentes patógenos foram focadas em estudos de fontes de resistência no melhoramento genético. Inclusive, com relação às doenças que passaram a exercer prejuízos ascendentes, como *Coffee Berry Disease* (CBD) e os nematoides causadores de galhas. No Brasil, ainda não há relatos quanto a constatação ou estabelecimento de CBD. Por outro lado, os nematoides de *Meloidogyne* spp. estão entre os principais fatores limitantes na cafeicultura do país. Além da dificuldade no controle, pouquíssimas cultivares arábicas apresentam resistência às espécies mais agressivas, como *M. paranaensis* e *M. incognita*.

É conhecido que alguns cafeeiros arábica com introgressão de *C. liberica* apresentam alta resistência para ambas as espécies de nematoides. Níveis inferiores de resistência também são relatados aos germoplasmas com introgressão de *C. canephora*, enquanto os acessos silvestres da Etiópia podem apresentar resistência tanto em níveis intermediários como altos. Esses relatos indicam que, possivelmente, a resistência é governada por genes de herança qualitativa e quantitativa. Portanto, germoplasmas silvestres etíopes podem exercer um papel fundamental como fontes de resistência qualitativa e quantitativa para *M. paranaensis* e *M. incognita*.

Independentemente do patógeno em estudo, a identificação das fontes e herança da resistência é um fator decisivo à tomada de decisões no melhoramento genético. Esse contexto justifica a realização de estudos da caracterização de acessos silvestres para a resistência às principais doenças dos cafeeiros. Em vista da alta variabilidade genética desses materiais, diversos acessos podem ser identificados para essa finalidade. Além disso, a exploração de acessos silvestres pode possibilitar uma verdadeira ampliação da base genética do parque cafeeiro, por terem sido pouco utilizados na origem das cultivares brasileiras já desenvolvidas.

Em razão da heterogeneidade existente nas populações silvestres, diversos acessos tendem a segregar para determinadas características. Por isso, é importante considerar os acessos como membros aleatórios dentro de todo o germoplasma originário da Etiópia. Assumir os acessos como efeito aleatório de um modelo estatístico é um indicativo quanto a sua natureza amostral, visto que infinitas ou variadas respostas podem ser obtidas pela variabilidade existente em cafeeiros silvestres. Essa abordagem ainda possibilita que as estimativas e predições resultantes sejam bastante acuradas.

Além do contexto relatado, deve-se considerar a frequente ocorrência de dados desbalanceados e de medidas repetidas aos cafeeiros. Isso se deve as situações geradas pelo aspecto perene de *C. arabica* submetido às condições experimentais. É comum a ocorrência de dados desbalanceados em consequência aos diferentes números de plantas, parcelas, blocos e/ou repetições avaliadas. Os mesmos motivos também resultam em medidas repetidas, em razão de exigirem diversas avaliações aos mesmos indivíduos em experimentos com cafeeiros.

Em vista da forte influência ambiental proporcionada aos valores fenotípicos, priorizar resultados acerca dos efeitos genotípicos é uma tarefa essencial aos estudos em cafeeiros. Assim, os ganhos de natureza genética podem ser identificados e quantificados para favorecer a seleção de genótipos. Para tanto, o método da máxima verossimilhança restrita associada ao procedimento da melhor predição linear não-enviesada – denominado como REML/BLUP –, é bastante adequado. Além de lidar com dados desbalanceados e medidas repetidas, pode-se obter resultados acurados à estimação de parâmetros genéticos e à predição dos valores genotípicos.

As predições acuradas dos efeitos genotípicos são relevantes, principalmente, para a eliminação de efeitos ambientais embutidos aos valores fenotípicos. Isso permite que seleção seja direcionada aos acessos que oferecem maiores ganhos de genotípicos preditos, para que sejam explorados em programas de melhoramento. Assim, o objetivo do presente estudo foi caracterizar acessos silvestres de *C. arabica*, por meio dos ganhos genotípicos preditos à resistência a ferrugem alaranjada e nematoides de *M. paranaensis*.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 IMPORTÂNCIA ECONÔMICA DA PRODUÇÃO MUNDIAL DE CAFÉS

O café é uma das principais *commodities* agrícolas mundiais, cultivado em mais de 70 países de regiões tropicais e subtropicais (USDA, 2023). De acordo com ICO (2024), níveis significativos de produção e exportação são verificados em cerca de 50 países. O cultivo de café é realizado, principalmente, pelas espécies denominadas arábica (*Coffea arabica*) e *C. canephora*, também chamada de robusta ou conilon (USDA, 2023; ICO, 2024). Na média anual da última década, essas duas espécies responderam por uma produção superior a 2,5 milhões de toneladas em todo o mundo (ICO, 2024).

O café arábica corresponde em, aproximadamente, 60% da totalidade de café produzido mundialmente (FAO, 2015; Davis et al., 2019). Os dados de ICO (2023) apontam que 38,89% dos países produtores realizam o cultivo exclusivo da espécie *C. arabica*. Outros 27,77% dos países realizam o cultivo apenas de *C. canephora*, enquanto o restante são produtores de ambas as espécies (ICO, 2023). Desse modo, além de ser a espécie com maior parcela produzida, o cultivo da espécie arábica corresponde à 72,22% de todos os países produtores.

A escolha no cultivo de *C. arabica* e *C. canephora* se deve, principalmente, a aptidão referente às condições edafoclimáticas da região de cultivo (Descroix; Snoeck, 2009). Destacam-se também os fatores econômicos relacionados à precificação dos grãos das duas espécies. Segundo as informações da FAO (2015), o café arábica tende a apresentar superioridade de 67,59% a 100% dos valores de robusta. Os valores mais elevados de *C. arabica*, em modo geral, são resultantes da qualidade de bebida potencialmente superior dessa espécie (FAO, 2015).

Sabe-se que, por predisposição genética, *C. arabica* e *C. canephora* apresentam perfis sensoriais bastante distintos. Ao contrário do robusta, o café arábica tende a originar bebidas naturalmente suaves, doces, saborosas e equilibradas (Borém et al., 2023). Consequentemente, embora haja variações na preferência consumidora, o café arábica costuma ser optado pela maioria dos países importadores (Van der Vossen, 1985; Slavova; Georgieva, 2019).

O comércio é impulsionado, principalmente, pelo consumo da bebida, na qual cresce em média de 2,2% anualmente, devido ao sabor agradável e efeito estimulante (Gökçen; Şanlıer, 2019; ICO, 2023). Conforme ICO (2023), na segunda metade da década de 2010, a média anual de consumo mundial de café foi de 161.948,50 milhões de sacas (60 kg). Isso

equivale a 9.716,72 milhões de toneladas consumidas mundialmente por ano.

Tanto no âmbito econômico quanto social, a cafeicultura é considerada como uma das atividades agrícolas mais importantes mundialmente (Bruinsma, 2003). Estima-se que, em toda a cadeia produtiva, cerca de 100 milhões de pessoas são beneficiadas de maneira direta e indireta (Vega; Rosenquist; Collins, 2003). Em termos econômicos, o comércio de cafés exerce um papel relevante em diversos países em desenvolvimento, por serem os principais produtores e exportadores da *commodity* (Slavova; Georgieva, 2019; ICO, 2024).

2.1.1 Principais Países Produtores, Exportadores e Consumidores de Cafés

Embora mais de 50 países cultivem café em níveis significativos (ICO, 2024), a maioria apresenta produtividade relativamente pequena. Entre os anos de 1991 e 2020, conforme os dados históricos de ICO (2023), apenas 18 países apresentaram valores superiores a um milhão de sacas (60 kg) na produtividade média anual. Ao longo dessas três décadas, os maiores índices produtivos de café foram verificados, respectivamente, pelo Brasil, Vietnã, Colômbia, Indonésia, Etiópia, Índia, México, Guatemala, Honduras, Uganda, Peru, Costa do Marfim, Costa Rica, El Salvador, Nicarágua, Venezuela, Equador e Papua-Nova Guiné.

Contudo, países como El Salvador, Venezuela, Papua-Nova Guiné e Equador apresentaram reduções na produção total de café ao longo das décadas, conforme os dados de ICO (2023). Ao considerar a média de produtividade na última década, referente ao período de 2011 a 2020, 14 países mantiveram a produtividade superior a um milhão de sacas anuais. Além disso, somente o Brasil, Vietnã, Colômbia, Indonésia apresentaram produtividade acima de 10 milhões de sacas nesse mesmo período. Na atualidade, esses quatro países são responsáveis por, aproximadamente, 68,24% de toda a produção mundial de café (ICO, 2023).

Embora a produção de fosse superior a um milhão de sacas nas décadas de 1990 e 2000, El Salvador, Venezuela e Papua-Nova Guiné apresentaram médias de, respectivamente, 881,28; 733,59 e 892,89 mil de sacas (60 kg) na década de 2010. No Equador, a diminuição na produtividade foi observada logo na década de 2000 e, recentemente, a produtividade média é de 815,43 mil sacas de café (ICO, 2023). Reduções gradativas em produtividade ao longo das décadas também têm sido verificadas para o México, Guatemala, Costa do Marfim e Costa Rica. Em caso de continuidade, é possível que esses países passem a produzir menos que um milhão de sacas na década de 2020.

A produção de café no Vietnã, o qual é o segundo maior produtor de café no mundo, foi correspondente à 17,85% da parcela mundial durante os anos de 2011 a 2020 (ICO, 2023).

Nesse período, a produtividade vietnamita em sacas de 60 kg foi, em média, de 27,79 milhões, baseado nos dados de ICO (2023). É importante destacar que, nas duas décadas anteriores, a média de produtividade do país era de 15,51 e 4,71 milhões de sacas anuais. Esses dados demonstram um incremento de produtividade de 3,2 vezes entre a década de 1990 e de 2000. Além disso, a produtividade média de cafés vietnamitas, entre 2011 e 2020, foi 79,17% superior ao período de 2001 a 2010 (ICO, 2023).

Mais de 95% de toda a produção de café vietnamita é correspondente ao cultivo de cafeeiros robusta (USDA, 2022). A produção predominante de *C. canephora* também ocorre na Indonésia. Essa espécie é cultivada em, aproximadamente, 75% de todo o parque cafeeiro indonésio, conforme USDA (2022). Na média anual referente a década de 2010, a Indonésia foi responsável pela produção de 10,89 milhões de sacas (ICO, 2023), equivalente a 7% de toda a produção mundial. Embora o país também tenha aumentado a produtividade ao longo das décadas, ainda há uma carência de políticas que visem a expansão da cafeicultura (Prajanti; Pramono; Adzim, 2020).

Os números referentes a Indonésia são bastante próximos aos relatados à produção de cafés colombianos, conforme os dados relatados à última década por ICO (2023). Anualmente, a Colômbia foi responsável pela parcela de 7,84% de toda a produção mundial, com média de 12,19 milhões de sacas produzidas. Ao contrário dos outros três países, a produção de café colombiano é composta, exclusivamente, pela espécie arábica (USDA, 2022; ICO, 2023). Entretanto, há indícios de que o país possa, também, passar a produzir café robusta nos próximos anos (Campuzano-Duque et al., 2021; Campuzano-Duque; Blair, 2022).

No Brasil, a cafeicultura é praticada tanto pelo cultivo da espécie arábica quanto por *C. canephora*. Cerca de 79,02% do parque cafeeiro em produção é composto por *C. arabica* (CONAB, 2023; 2021; 2019; 2017; 2015). Essa espécie foi responsável por, aproximadamente, 75,86% de todo o café produzido pelo país na última década (CONAB, 2020; 2018; 2016; 2014; 2013). De acordo com dados da década de 2010 (ICO, 2023), produção média anual para ambas as espécies foi de 55,32 milhões de sacas (60 kg) por ano. Esse número correspondente a 35,55% de todo o café produzido no mundo e, portanto, caracteriza o Brasil como maior produtor de café (USDA, 2023; ICO, 2023).

O Brasil também se destaca como o maior exportador entre todos os países produtores de café (USDA, 2023). As exportações contribuem de maneira significativa à balança comercial e, conseqüentemente, proporciona divisas e incremento econômico ao país (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017; Ferreira et al., 2023). Apenas no ano de 2023, de acordo com o Conselho dos Exportadores de Café do Brasil – CECAFÉ (2024), as exportações brasileiras

resultaram em um total de US\$ 8,05 bilhões correspondente à 39,25 milhões de sacas exportadas. Os principais concorrentes comerciais das exportações brasileiras *in natura* são Vietnã, Colômbia e Indonésia (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017; Slavova; Georgieva, 2019; USDA, 2023). Porém, outros países também costumam ser listados como fortes exportadores em menores quantidades, como Etiópia, Uganda, Honduras e Guatemala (Slavova; Georgieva, 2019; USDA, 2023).

As exportações tendem a contribuir positivamente ao desenvolvimento socioeconômico e à redução da pobreza em diversos países em desenvolvimento (Bruinsma, 2003; Vega; Rosenquist; Collins, 2003; Slavova; Georgieva, 2019). Isso pode ser verificado pela geração de empregos, renda em diferentes setores de produção, comércio, indústria e serviços, além da arrecadação de taxas e impostos (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017). No caso do Brasil, além da relevância ao agronegócio, o café proporcionou transformações estruturais e econômicas em diversas microrregiões (Volsi, et al., 2019).

No entanto, a exportação de café industrializado é bastante pequena no Brasil. Cerca de 90% das exportações são realizadas como *commodity* pelo café *in natura* (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017). Em 2023, respectivamente, 78,55% e 12,05% corresponderam a *C. arabica* e *C. canephora*, as quais totalizaram 90,60% de todo café exportado *in natura* (CECAFÉ, 2024). A União Europeia (UE) é o principal mercado de importação de cafés *in natura*, tanto no Brasil quanto aos demais países produtores, conforme os boletins da USDA (2022; 2023). Sobretudo na UE, a preferência pelo produto *in natura* ocorre em função dos países realizarem a reexportação do café com valor agregado após a industrialização (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017).

As exportações da Alemanha, Suíça e Itália arrecadam, respectivamente, 57,39%; 47,83% e 34,78% em relação às brasileiras (Slavova; Georgieva, 2019). Além disso, ao considerar os principais exportadores listados por Slavova e Georgieva (2019), verifica-se que a soma dos valores de exportações alemãs, italianas, suíças, francesas, belgas e neerlandesas foram de US\$ 9,20 bilhões. Desse modo, apenas seis países da UE corresponderam ao dobro das exportações brasileiras, as quais foram de US\$ 4,60 bilhões no período de 2017 e 2018.

Entre os países da UE, os principais importadores de cafés brasileiros são Alemanha, Itália e Suíça (Conceição; Ellery Junior; Conceição, 2017; CECAFÉ, 2024). No entanto, em termos de países, as importações alemãs e italianas se caracterizam, respectivamente, como segundo e terceiro destino das exportações brasileiras, atrás dos Estados Unidos (CECAFÉ, 2024). Além de se caracterizar como um dos maiores mercados de importação, os Estados Unidos também é o maior consumidor mundial de café (Conceição; Ellery Junior; Conceição,

2017; Slavova; Georgieva, 2019; ICO, 2023).

De acordo com os dados de consumo mundial da segunda metade da década de 2010 (ICO, 2023), os Estados Unidos foram responsáveis pelo consumo médio anual de 1.610,67 milhões de toneladas de café. Isso corresponde a mais de 80% à média anual de 1.985,51 milhões de toneladas consumida na América do Norte. Por outro lado, em níveis continentais, a Europa lidera como maior consumidor de café (ICO, 2023; USDA, 2023). Atrás dos índices de consumo europeu estão os continentes da Ásia e Oceania, América do Norte, América do Sul, África e América Central (ICO, 2023).

Embora os países desenvolvidos detenham os maiores índices de consumo, o Brasil se caracteriza como o segundo maior consumidor de café. Conforme ICO (2020), entre os anos de 2016 e 2020, o Brasil consumiu uma média anual de 21,87 milhões de sacas (60 kg). Essa quantidade corresponde ao consumo médio de 1.312,64 milhões de toneladas anuais do grão. Desse modo, o consumo brasileiro equivale a 81,73% de todo o continente sul-americano, o qual é de 26,76 milhões de sacas (60 kg), segundo ICO (2020).

Em comparação aos Estados Unidos, o consumo anual brasileiro se diferenciou em, aproximadamente, 297,99 milhões de toneladas. Ao considerar os dados de produtividade (ICO, 2023), observa-se que cerca de 39,53% de todo o café produzido no Brasil é, em média, destinado ao consumo interno. Entre dez maiores produtores mundiais, apenas o Brasil, a Indonésia, o México e a Etiópia apresentam consumo superior à um terço do café produzido no país. Por outro lado, o consumo de café na Colômbia, Vietnã, Honduras, Uganda e Peru são inferiores a 15% da média produzida anualmente em cada um dos países.

2.1.2 Incremento da Produtividade Brasileira de Cafés

Os relatos apresentados com relação à produção mundial e brasileira de cafés, demonstram a maior importância econômica de *C. arabica*. Por esse motivo, essa espécie foi alvo de diversas linhas de pesquisas desenvolvidas no Brasil. As décadas de estudos resultaram no aumento dos índices de produtividade ao longo dos anos. Isso pode ser verificado ao considerar a produção total brasileira, relatada por ICO (2023), nos períodos de 1991-2000; 2001-2010; e 2011-2020. Respectivamente, cerca de 303,3; 394,9; e 553,2 milhões de sacas foram produzidas no Brasil no total de cada década (ICO, 2023).

Desse modo, observa-se um incremento médio de, aproximadamente, 35,15% na produção brasileira ao longo das últimas três décadas. O aumento da produção é visível também ao considerar os números brasileiros ao final da década de 1970. De acordo dados de Ghilardi

e Matsunaga (1979), a média de sacas produzidas no Brasil era de 21,57 milhões. Isso significa que, em média, a produção brasileira de café aumentou em 156,47% em relação à última década.

Uma parcela significativa da elevação de produtividade se deve aos resultados obtidos pelo melhoramento genético de cafeeiros arábica. Alguns autores consideram, inclusive, os ganhos em produtividade de *C. arabica* como um dos maiores entre todos os programas de melhoramento vegetal (Carvalho, 1981; 1985; Carvalho; Fazuoli, 1993; Fazuoli et al., 2005; 2008; Mendes et al., 2008a).

Dezenas de cultivares foram desenvolvidas no Brasil, a fim de explorar o potencial da cultura em diferentes aspectos. Isso fica evidenciado em questão do número de variedades de arabica representarem 72,94% de todas às registradas no país (Brasil, 2024). Atualmente, no Brasil, constam 124 cultivares de café arábica no Registro Nacional de Cultivares (RNC) (Brasil, 2024). Entretanto, é importante considerar que recentemente, 25 cultivares foram descadastradas do RNC (Brasil, 2022). Carvalho et al. (2022) também lista várias cultivares que ainda não estão cadastradas ou estão com o registro em andamento.

Desse modo, o número de variedades desenvolvidas no Brasil pode ser até 25% maior que ao disponível no RNC. A vasta quantidade de cultivares em disposição é fundamental para auxiliar a tomada de decisão de agricultores. Além disso, favorece à adaptação à diferentes regiões e ao aumento de produtividade, como relatado anteriormente. Assim, prejuízos com o plantio de materiais inadequados podem ser evitados (Guerreiro Filho et al., 2008b; Matiello, 2008).

2.2 ESTUDOS EM GENÉTICA E MELHORAMENTO

Atualmente, o melhoramento genético é conceituado como um processo de alterações genéticas, os quais envolvem a ciência, arte e negócios para atender beneficentemente à humanidade (Bernardo, 2010). Borém; Fritsche-Neto (2021) enfatiza também o papel científico no estabelecimento de hipóteses e avaliações pelo método científico. Para Pinto (2009), o melhoramento genético pode ser conceituado como uma ciência aplicada à modificação de determinadas características vegetais herdáveis, a fim de satisfazer as necessidades humanas.

Embora a definição de Pinto (2009) seja semelhantemente à relatada por Bernardo (2010), a diferença ocorre ao enfatizar que a característica em melhoramento seja herdável. A hereditariedade, para a fundamentação da base genética no melhoramento genético, é um fator determinante para o sucesso (Cruz, 2005; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). No século 19, Mendel (1866) foi o primeiro a estabelecer as bases genéticas da hereditariedade. Mendel foi

capaz de reconhecer a ideia de dominância e recessividade em genótipos heterozigotos (Pinto, 2009; Moreira, 2017). Assim, os pesquisadores passaram a compreender e manipular os fatores hereditários ao longo de gerações (Pinto, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Os conceitos mendelianos passaram a ser, de fato, apreciados e aplicados após a redescoberta do estudo de Mendel em 1900 (Brown; Caligari; Campos, 2014; Snustad; Simmons, 2020). Porém, muitos debates passaram a ser levantados (Fairbanks; Rytting, 2001), sobretudo entre os pesquisadores do século 20 (Pinto, 2009). Devido a contemporaneidade das ideias propostas por Mendel e Darwin, muitos estudiosos interpretavam as teorias mendelianas e darwinistas como antagônicas (Walsh; Lynch, 2018).

Nos trabalhos conduzidos por Mendel, cada fenótipo era expresso pela ação de um único gene, com segregação independente, além de não serem afetadas por fatores ambientais (Pinto, 2009). Isso levava a crer, por parte dos mendelianos, que a evolução era “saltacional”, por mutações que conduziam a modificações fenotípicas bem definidas (Walsh; Lynch, 2018). Entretanto, muitas características não apresentam a mesma simplicidade no padrão de herança, como as estudadas por Mendel (1866). Isso foi observado por alguns pesquisadores que não obtiveram sucesso ao tentar validar as leis de Mendel (Pinto, 2009).

Em determinadas características e espécies, eram verificadas a expressão de inúmeras classes fenotípicas e variáveis conforme o efeito do ambiente. Em meio aos fenótipos, praticamente, indistinguíveis entre si, os estudos de validação das leis de Mendel em resultaram em diversos fracassos (Pinto, 2009). Para as características métricas, não eram verificadas distribuições discretas que obedeciam às proporções sugeridas por Mendel (1866). Inclusive, Mendel (1870) considerou que sua teoria poderia ser contraditória em alguns casos (Nogler, 2006; Moreira, 2017).

Embora os conceitos mendelianos não pudessem ser validados, os pesquisadores não descartavam o caráter genético acerca de seus estudos. A base genética dessas características era evidente, devido a capacidade de modificar fenótipos por cruzamentos seletivos (Snustad; Simmons, 2020). Por meio de conceitos estatísticos que conduziram à estatística moderna, os biométricos verificavam que a variação entre genótipos apresentava continuidade. Ao contrário do que acreditavam os mendelianos, os biométricos relatavam que a evolução era causada por um processo gradual de pequenas modificações (Walsh; Lynch, 2018).

Estudos com base estatística aplicados às características métricas contribuíram para que novas interpretações pudessem relacionar os conceitos de Mendel e Darwin para toda a genética. Yule (1906) é considerado como um dos primeiros responsáveis em minimizar os impasses entre os pesquisadores da época (Pinto, 2009; Walsch; Lynch, 2018). Segundo Yule

(1906), citado por Pinto (2009), as leis de Mendel eram válidas para as características métricas controladas pela ação similar de muitos genes de efeito pequeno na expressão fenotípica. A ideia da aditividade genética de Yule (1906) e, posteriormente, os estudos de Nilsson-Ehle (1909) e East (1916) foram fundamentais para a aceitação da teoria mendeliana, independentemente do número de genes envolvidos.

O estudo de Nilsson-Ehle (1909) demonstrava que os fenótipos eram expressos conforme a proporção de alelos presentes no genótipo. Entretanto, para características governadas por muitos genes, não eram verificados fenótipos semelhantes aos genitores em gerações segregantes. Assim, o reaparecimento de fenótipos parentais, ao longo da descendência, não era totalmente esclarecido nos estudos do início do século 20 (Pinto, 2009).

Baseado nas leis de Mendel para um caráter monogênico com dois alelos (A e a), a segregação na geração F_2 é dada por: $\frac{1}{4}AA + \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{4}aa$. Ao considerar a adição de mais um gene com dois alelos (B e b), tem-se: $\frac{1}{16}AABB + \frac{2}{16}AABb + \frac{1}{16}AAbb + \frac{2}{16}AaBB + \frac{4}{16}AaBb + \frac{2}{16}Aabb + \frac{1}{16}aaBB + \frac{2}{16}aaBb + \frac{1}{16}aabb$. Portanto, conforme o número de genes envolvidos (N), o número de genótipos obtidos na geração F_2 é de 3^N , enquanto a probabilidade de ocorrência de genótipos igual aos dos genitores é dada por: $\left(\frac{1}{4}\right)^N$.

Pela lógica das leis de Mendel, devido ao valor elevado de N ser proporcional ao alto número de genes envolvidos, a quantidade de genótipos existentes é excessivamente alta. Conseqüentemente, a identificação de fenótipos iguais aos dos genitores é dificultada, principalmente em populações relativamente pequenas. Nesse contexto, East (1916) realizou seleções disruptivas para fenótipos extremos em gerações segregantes, oriundas do cruzamento de linhagens contrastantes para o tamanho das flores. Como resultado de sucessivas gerações, houve um aumento da probabilidade de encontro de alelos idênticos. Assim, East (1916) foi capaz de identificar plantas com os fenótipos de seus genitores na geração F_7 (Pinto, 2009).

Além de Nilsson-Ehle (1909) e de East (1916), Fischer (1918) foi um dos maiores responsáveis pela integração aprofundada das áreas de genética e estatística (Mather; Jinks, 1971; Resende, 2002a; Walsh; Lynch, 2018). Para Bos e Caligari (2008), os estudos de Fisher (1918), junto aos de Wright (1921) e Haldane (1932), foram a base inicial para a teoria genética biométrica. Nesses estudos, foram definidos parâmetros de grande importância à genética como, por exemplo, o efeito genético aditivo, grau de dominância e a correlação genética (Bos; Caligari, 2008). A aplicação de conceitos matemáticos-estatísticos para explicar os eventos biológicos foram um marco para a definição de características denominadas como quantitativas

(Mather; Jinks, 1971; Resende, 2002a).

Presentemente, são conhecidas as diferenças apresentadas por características quantitativas e àquelas estudadas por Mendel, denominadas como qualitativas. Os conceitos de Mendel (1866) forneceram uma base de conceitos à compreensão subjacente da genética qualitativa (Brown; Caligari; Campos, 2014). Por outro lado, os caracteres com distribuição contínua são abordados pela genética quantitativa, por meio de metodologias estatísticas (Resende, Silva e Azevedo, 2014). Nesse ramo da genética, são abordados os parâmetros estatísticos de médias, variâncias e covariâncias de progênies em estudo (Brown; Caligari, 2008).

Ao contrário empirismo abordado nos primórdios da agricultura, atualmente, o melhoramento genético possui diversas áreas baseadas no conhecimento científico (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Além da genética qualitativa e quantitativa, deve-se enfatizar os estudos realizados na genética de populações, a citogenética e a genética molecular (Brown; Caligari, 2008). Apesar das diferenças de abordagens entre as cinco áreas, é importante considerar que as aplicações dos conceitos mendelianos são válidas para toda a base de conhecimento (Brown; Caligari; Campos, 2014; Snustad; Simmons, 2020).

2.2.1 Controle Genético de Características em Melhoramento

No estudo de uma determinada característica, o controle genético ocorre em função de unidades hereditárias, as quais são denominadas como genes (Ramalho et al., 2012b). Para o melhoramento genético de uma determinada espécie, é fundamental o conhecimento do controle genético ou base genética da característica alvo. O controle genético é definido por todos os mecanismos genéticos responsáveis pela herança do caráter (Resende, 2002a).

Assim como nos trabalhos de Mendel (1866), os estudos genéticos devem ser baseados, primeiramente, na escolha de genótipos parentais bastante divergentes (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Nota-se, conseqüentemente, a exigência de variabilidade na escolha de genitores (Ramalho et al., 2012b). Compreende-se, desse modo, o conhecimento da característica em função do número de genes envolvidos, as ações e efeitos gênicos, os parâmetros genéticos e as correlações com outros caracteres (Resende, 2002a).

O número de genes envolvidos na expressão fenotípica é um dos aspectos mais relevantes no controle genético (Resende, 2002a). De modo geral, essa informação permite auxiliar na classificação das características como qualitativas ou quantitativas (Fehr, 1991). Outras informações também são determinantes para classificar a natureza das características

em estudo. Destacam-se, principalmente, a influência ambiental exercida na expressão fenotípica e a distribuição de fenótipos segregantes. Por meio da identificação dos caracteres qualitativos e quantitativos, são definidas as abordagens ideais aos estudos genéticos (Falconer; Mackay, 1996).

Características qualitativas são governadas por um ou poucos genes de efeito maior (*major genes*), chamados também de genes principais ou mendelianos (Falconer; Mackay, 1996; Resende, 2002a; Ramalho et al., 2012a). Em outras palavras, a herança é controlada por alelos presentes em um ou poucos *loci* (Brown; Caligari, 2008). A expressão condicionada por genes de efeito marcante (Ramalho et al., 2012a) é sujeita a pouca ou nenhuma influência ambiental (Falconer; Mackay, 1996; Cruz, 2005; Brown; Caligari, 2008). Esses fatores refletem em uma quantidade limitada de genótipos e fenótipos, com classes fenotípicas distintas, bem definidas e facilmente separadas uma das outras. Por isso, a distribuição de fenótipos é dita como discreta ou descontínua (Pinto, 2009; Ramalho et al., 2012b).

Assim, a expressão fenotípica (F) de características qualitativas tende a ser determinada pelo próprio genótipo (G) constituinte, ou seja: $F = G$. As diferenças na relação entre genótipos e fenótipos ocorrem, na maioria das vezes, devido aos efeitos de interações entre alelos (Brown; Caligari, 2008; Ramalho et al., 2012b). Esses aspectos se relacionam ao padrão simplificado de herança e a segregação com distribuição discreta, anteriormente mencionada (Ramalho et al., 2012b; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Na genética qualitativa, os estudos de herança e variação se baseiam na análise de gerações, distinção de classes fenotípicas e avaliação de suas proporções (Cruz, 2005). Na maioria das vezes, utiliza-se testes de chi-quadrado (χ^2) baseados na observação e esperança das proporções fenotípicas (Brown; Caligari, 2008; Ramalho et al., 2012b; Snustad; Simmons, 2020).

Em características quantitativas, o efeito de muitos genes de efeito pequeno, secundário ou menor (*minor genes*) é que condicionam a expressão fenotípica (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Nesses casos, os caracteres são controlados por um sistema poligênico de alelos presentes em vários *loci* (Brown; Caligari, 2008). Ramalho et al. (2012a) relatam também que, em alguns casos, os *minor genes* podem ser chamados de genes modificadores. Isso ocorre em função do efeito genético pouco pronunciado e ação conjunta em grande número, os quais tendem a causar pequenas modificações na expressão fenotípica (Ramalho et al., 2012a).

Caracteres quantitativos são altamente influenciados por causas não-genéticas, denominadas como efeito ambiental (Fehr, 1991; Falconer; Mackay, 1996). Conforme o aumento no número de genes e a influência ambiental envolvidos na expressão fenotípica, o

efeito da ação dos genes menores tende a ser reduzido (Ramalho et al., 2012a). Cruz (2005) destaca também que mesmo em características controladas por um mesmo número de genes, a influência ambiental pode ser em maior ou menor grau. Baseado nessa afirmação, o número de genes que governam uma característica não pode ser determinado pela magnitude do efeito ambiental à expressão fenotípica.

Probabilisticamente, números elevados de genes em segregação refletem em uma grande quantidade de combinações genotípicas (Ramalho et al., 2012a). Desse modo, a segregação e a ação simultânea poligênica, somada à influência ambiental, resulta em inúmeros fenótipos (Mather; Jinks, 1971; Fehr, 1991). Classes fenotípicas distintas podem ser nitidamente observadas em certos ambientes, mas podem ser dificilmente diferenciadas em outros (Allard, 1971). Do mesmo modo, genótipos idênticos situados em diferentes condições ambientais podem apresentar diferentes fenótipos (Allard, 1971; Cruz, 2005).

Por isso, um dos principais prejuízos causados pela influência ambiental é no reconhecimento de genótipos superiores (Cruz, 2005). A existência de uma gama de manifestações fenotípicas com pouquíssimas diferenças entre si, caracterizada como distribuição contínua (Mather; Jinks, 1971; Falconer; Mackay, 1996; Cruz, 2005; Ramalho et al., 2012a). As variações contínuas de causas não-genéticas atuam em superposição às genéticas. Conseqüentemente, quaisquer casos de descontinuidade genética são mascarados pela superposição e a distribuição de fenótipos também se torna descontínua (Falconer; Mackay, 1996).

Falconer e Mackay (1996) descrevem que, graficamente, a variação é representada pela distribuição de frequências das mensurações, em proporção de indivíduos em diferentes classes, igualmente espaçadas, em escala vertical. Conforme o aumento indefinidamente do número de indivíduos, menores são os intervalos entre classes. Conseqüentemente, a curva apresenta formato mais suavizado, o que caracteriza a distribuição contínua dos dados mensurados para a característica. Para a maioria das características quantitativas, a distribuição de frequências tende a apresentar curva normal, traçadas uniformemente por meio de histogramas (Falconer; Mackay, 1996).

Em alguns casos, modificações acerca da escala de medida são suficientes para que a obter distribuição, aproximadamente, normal. A transformação de dados em escala logarítmica é uma das estratégias que possibilita verificar uma escala simétrica na distribuição de frequências. Assim, os estudos são realizados pela utilização das propriedades da distribuição normal, expressas pelas frequências gênica e genotípica (Falconer; Mackay, 1996).

Em resumo, as características quantitativas são caracterizadas pela segregação em

distribuição contínua, pelo efeito pronunciado de natureza ambiental e pela ação poligênica de *minor genes* (Ramalho et al., 2012a). Entretanto, algumas considerações da literatura são relevantes para auxiliar em eventuais questões acerca da ação de genética. Frequentemente, podem ser identificados casos de caracteres quantitativos governados por genes maiores quanto menores (Mather; Jinks, 1971; Ramalho et al., 2012a).

Falconer e Mackay (1996) relatam que um mesmo gene pode ser considerado *major* e *minor* para características diferentes como resultado da pleiotropia. Outros genes podem não ser classificados dessa forma, por apresentarem todos os graus intermediários são denominados como *bad genes* (genes maus) na genética mendeliana (Falconer; Mackay, 1996). Existem, também, características governadas por muitos genes e que, porém, não apresentam variação contínua. Nesses casos, denominados como características de limiar, a expressão fenotípica ultrapassa determinado nível ou limiar esperado (Snustad; Simmons, 2020).

2.2.2 Melhoramento às Características de Natureza Quantitativa

Seja para espécies vegetais ou animais, a maioria das características de valor econômico e de interesse agrônomo são àquelas de natureza quantitativa (Falconer; Mackay, 1996; Resende, 2002a). No entanto, a complexidade de herança e a variação contínua dificultam e impactam na abordagem dos estudos, o que exige a realização de mensurações ao invés da contagem de fenótipos. As diferenças entre os fenótipos são tão pequenas quanto ao próprio erro de mensuração (Falconer; Mackay, 1996). Portanto, o procedimento de proporções fenotípicas, utilizado na genética qualitativa, não pode ser empregado no estudo de caracteres quantitativos (Ramalho et al., 2012b).

Comumente, são utilizados conceitos matemáticos e estatísticos para obtenção de informações ao melhoramento genético em características quantitativas (Fehr, 1991). Para características quantitativas, todas as informações obtidas são baseadas no valor fenotípico dos indivíduos (Falconer; Mackay, 1996). Falconer e Mackay (1996) definem o genótipo como um conjunto particular de genes presentes num indivíduo, enquanto o ambiente se refere à todas as causas não genéticas. Ao considerar todas as causas não genéticas sob o termo de “ambiente”, os únicos fatores que determinam o valor fenotípico são o próprio ambiente e o genótipo (Falconer; Mackay, 1996).

Em vista da expressão fenotípica (F) ser dependente dos fatores ambientais (E) que modificam a expressão gênica (G), o modelo genético é, inicialmente, estabelecido por: $F = G + E$ (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto,

2021). Esse caso, porém, exige a casualização experimental dos genótipos, a fim de admitir que a covariância entre o genótipo e o ambiente seja nula (Resende, 2002a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Em vários ambientes, alterações no desempenho relativo da população às diferenças ambientais exigem considerar a interação genótipo x ambiente (GxE) (Falconer; Mackay, 1996; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Ao determinar o efeito proporcionado por GxE , o valor fenotípico passa a ser expresso por: $F = G + E + (GxE)$.

A conexão entre as propriedades de uma população e as características métricas são dadas pelas médias, variâncias, covariâncias, além de frequências alélicas e genotípicas (Falconer; Mackay, 1996; Bernardo, 2010). Sequencialmente, as propriedades genéticas passam a ser conhecidas ao decompor as partes atribuídas à expressão fenotípica (Ramalho et al., 2012a). Assim, são determinados como componentes de média, de variância e covariância fenotípica (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Esses componentes de diferentes causas, presentes nos valores fenotípicos, permitem que uma população tenha suas propriedades genéticas analisadas (Falconer; Mackay, 1996). Isso é fundamental para identificar a distribuição contínua dos fenótipos e a influência ambiental pela estimação de parâmetros genéticos (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2005).

2.2.2.1 Componentes de médias

Para a genética quantitativa, o indivíduo tem uma importância transitória dentro de sua população (Pinto, 2009). O que importa, de fato, são os alelos que o indivíduo possui e que serão herdáveis às gerações seguintes (Pinto, 2009; Ramalho et al., 2012b). Por isso, os estudos são baseados nas informações de uma série de indivíduos que, em conjunto, formam uma população (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Entretanto, essas populações assumem caráter amostral, devido às avaliações populacionais serem impossibilitadas na prática (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2012).

Nas inferências estatísticas, as informações obtidas por meio de constantes inerentes à população, denominadas como parâmetros (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2012). Em um conjunto de n elementos amostrais de uma população, é possível a obtenção de média amostral pelo estimador: $\bar{X} = \sum_{i=1}^n X_i/n$ (Cruz, 2005; Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2012; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Esse estimador é considerado apropriado como parâmetro da média populacional (μ), sobretudo às situações em que se utiliza um alto número de n (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2012). A média também pode ser obtida pelo somatório da multiplicação de valores do i -ésimo indivíduo (X_i) e suas respectivas frequências relativas (f_i), o qual: $\bar{X} =$

$\sum_{i=1}^n f_i X_i$ (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

Em várias amostras de n elementos de uma população, as inúmeras estimativas de \bar{X} apresentam distribuição normal e seus valores de média são iguais a própria média populacional ($\therefore \mu_{\bar{X}} = \mu$) (Ramalho; Ferreira; Oliveira, 2012). Além disso, Cruz, Carneiro e Regazzi (2014) descrevem a média como medida confiável do próprio valor genotípico. Esse raciocínio parte do princípio de que os efeitos ambientais podem aumentar ou diminuir o valor fenotípico. Com o cancelamento de efeitos casuais do ambiente, em virtude da população ser avaliada como um todo, o desvio ambiental médio é dado como zero (Falconer; Mackay, 1996; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

Situações de influência ambiental permanentemente constante, com ausência de mudanças genéticas, a média da população também tende a permanecer constante (Falconer; Mackay, 1996). Conseqüentemente, a média do valor fenotípico é igual à própria média do valor genotípico (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Considera-se o mesmo para um indivíduo particular, quando a mensuração é realizada por fenótipos distintos para um locus específico ou quando em linhas altamente endogâmicas (Falconer; Mackay, 1996).

As propriedades de uma população são expressas pelas frequências gênica e genotípica (Falconer; Mackay, 1996). Ao considerar as frequências alélicas como p e q , tem-se que $p^2 = +a$ e que $q^2 = -a$ e $2pq = d$ nas populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg (Falconer; Mackay, 1996). Desse modo, a média populacional ou genotípica (\bar{P}) é expressa por: $\bar{P} = p^2(u + a) + 2pq(u + d) + q^2(u - a)$, ou seja: $\bar{P} = u + a(p - q) + 2pqd$ (Cruz, 2005). Conseqüentemente, para n indivíduos: $\bar{P} = \Sigma[a(p - q) + 2pqd]$ (Falconer; Mackay, 1996). Isso significa que no efeito e frequência de vários *loci* (k) em segregação, a média é obtida por: $\bar{P} = u + \Sigma(p - q)a_k + \Sigma(2pqd_k)$ (Ramalho et al., 2012a).

Com base na expressão de $\bar{P} = a(p - q) + 2pqd$, verifica-se que a contribuição de qualquer *locus* para a média da população é atribuída aos homocigotos por $a(p - q)$ e aos heterocigotos por $2pqd$ (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). As ações gênicas dos tipos aditivas (a) e dos desvios de dominância e sobredominância (d) devem ser consideradas às características quantitativas, assim como às qualitativas (Bueno; Mendes; Carvalho, 2001). Por isso, ao considerar $\Sigma(p - q)a_k$ e $\Sigma(2pqd_k)$, respectivamente como a e d , a média populacional é representada como: $\bar{P} = m + a + d$ (Ramalho et al., 2012a).

Portanto, a média populacional é constituída pelo tipo de interação entre os alelos e pela frequência alélica da população (Ramalho et al., 2012a). Em outras palavras, a média de uma população é o somatório dos resultados da multiplicação do valor de cada genótipo por suas

frequências para uma determinada característica (Falconer; Mackay, 1996). Isso significa que a média populacional pode ser dada pelo estimador de $\bar{P} = \sum_{i=1}^n x_i/n$ para um conjunto de n elementos (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Entretanto, a divisão pelo número total de elementos é desnecessária quando as frequências de p e q são conhecidas (Falconer; Mackay, 1996).

2.2.2.2 Valores fenotípicos e genotípicos

Assim como o fenótipo é caracterizado por um valor fenotípico, seus componentes genotípicos e ambientais também estão associados à valores (Falconer; Mackay, 1996). Bernardo (2010) destaca que a necessidade do conceito de valor é exigida para que as informações obtidas possam ser relacionadas aos alelos e às frequências genotípicas. A adoção de valores permite identificar as frações de componentes de valores associados ao genótipo e aos desvios ambientais, no desdobramento do valor fenotípico (Falconer; Mackay, 1996).

Os valores associados ao genótipo, estimados a partir de seus valores fenotípicos correspondentes, são denominados como valores genotípicos (Bernardo, 2010). Para Bourdon (2014), com exceção da média populacional (μ), todos os elementos do modelo genético para características quantitativas são considerados como valores. Apesar de cada indivíduo expressar um valor fenotípico, o verdadeiro potencial é dado pelo seu valor genotípico (Cruz, 2005). A relevância se destaca, principalmente, para o processo de seleção. Assim, comparações entre indivíduos podem ser estabelecidas com base na superioridade genética (Cruz, 2005).

A avaliação de genótipos tem, como principal finalidade, a seleção genética ao invés de fenotípica e, portanto, é fundamental o conhecimento dos valores genotípicos (Resende; Duarte, 2007). Mesmo em experimentações realizadas numa mesma região ou local, Resende e Duarte (2007) relatam que é pouco provável que os efeitos de blocos e parcelas possam se repetir. Devido a esses efeitos estarem embutidos às médias fenotípicas, os autores não recomendam que os valores dos fenótipos sejam abordados como inferência aos genótipos. Por esse motivo, é tão importante que sejam determinadas as informações com base em valores genotípicos, os quais estão livres dos efeitos ambientais (Resende; Duarte, 2007).

Entretanto, Cruz (2005) destaca que os valores genotípicos não podem ser mensurados diretamente no indivíduo (Cruz, 2005). Nesse sentido, o fenótipo de um indivíduo (Y_i) é composto pela média geral de sua população (μ), os efeitos proporcionados pelo genótipo (g_i), pelo ambiente (e_i) e pela interação do genótipo por ambiente ($(ge)_i$). Por isso, os modelos são estabelecidos como: $Y_i = \mu + g_i + e_i$ ou $Y_i = \mu + g_i + e_i + (ge)_i$, conforme a situação

experimental (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Em ambas as expressões, $\mu + g_i$ é referente ao valor genotípico, sendo o efeito genotípico composto pelos efeitos aditivos (a) e dos desvios de dominância (d), ou seja: $g_i = a + d$ (Resende, 2002a).

Inicialmente, o valor genotípico é determinado pela comparação de valores médios apresentados pelos heterozigotos em relação aos seus parentais homozigotos (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Assim, em uma escala de valores genotípicos, a média dos valores de dois genitores homozigotos é considerado como ponto de origem ou de valor zero (Falconer; Mackay, 1996). A identificação do tipo de interação alélica para um determinado *locus* é, então, dada pelos desvios dos homozigotos e heterozigotos em relação à média, representados por a e d (Ramalho et al., 2012a).

A distância dos valores genotípicos de cada um dos genitores em relação à média é designada como $+a$ e $-a$, enquanto para o heterozigoto é dado por d (Falconer; Mackay, 1996). O valor d apresentados pelo heterozigoto é importante para o conhecimento acerca do grau de dominância (Falconer; Mackay, 1996). Por meio da razão entre d e a , o grau de dominância (gd) do resultado da interação alélica é determinado como: $gd = 1$; $0 < gd < 1$; $gd > 1$; e $gd = 0$, respectivamente para i, ii, iii e iv (Ramalho et al., 2012a).

Nesse sentido, têm-se: (i) dominância completa, quando $d = a$; (ii) dominância parcial ou incompleta, quando $0 < d < a$; (iii) sobredominância, quando $d > a$; e (iv) ausência de dominância, quando $d = 0$ (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Isso significa que na dominância completa, os valores genotípicos de heterozigotos (d) e de um dos genitores homozigotos ($+a$ ou $-a$) são iguais e, portanto, $d = +a$ ou $d = -a$. Em situações de sobredominância, valores superiores ($+a$) ou inferiores ($-a$) aos genitores podem ser apresentados pelo heterozigoto e, por isso, o valor de d é caracterizado como $d > +a$ ou como $d < -a$. Por outro lado, em genes que não apresentam dominância ($d = 0$), pela lógica de agirem aditivamente, utiliza-se a denominação de genes aditivos (Falconer; Mackay, 1996).

Falconer e Mackay (1996) também associam os valores genotípicos de heterozigotos e genitores homozigotos conforme a proporção média da frequência gênica (\bar{f}_g). Desse modo, a expressão da média para: (i) ausência de dominância ($d = 0$), é proporcional à frequência gênica: $\bar{f}_g = a(1 - 2q)$; (ii) dominância completa ($d = a$), é proporcional ao quadrado da frequência gênica: $\bar{f}_g = a(1 - 2q^2)$; (iii) sobredominância ($d < -a$ ou $d > +a$), é dependente da fixação da frequência de p e q na população. Portanto, a amplitude total de valores é dada por: $\bar{f}_g = 2a$, devido à ausência de sobredominância quando os alelos dominantes ($p = 1 \therefore \bar{f}_g = a$) ou recessivos ($q = 1 \therefore \bar{f}_g = a$) estiverem fixados na

população. Entretanto, para *locus* que apresentarem sobredominância, os quais não há fixação de p e q , a média da população apresentará valores além dessa amplitude (Falconer; Mackay, 1996).

Conforme a hereditariedade de um alelo para um determinado indivíduo, são propiciadas novas combinações genóticas com eventuais modificações à média (Falconer; Mackay, 1996; Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a). Considera-se, nesses casos, que a presença do alelo oriundo de outro parental é referente à transmissão ao acaso da população (Falconer; Mackay, 1996). O conhecimento acerca do efeito dos alelos herdados é fundamental, visto que os valores genóticos não possibilitam a identificação da hereditariedade transmitida dos genitores às suas descendências (Bernardo, 2010).

2.2.2.2.1 Determinação do efeito médio

A determinação do efeito médio é considerada fundamental à seleção baseada na presença de um alelo específico (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Isso se deve a mensuração referente a presença e transmissão dos alelos de um determinado indivíduo à sua descendência (Falconer; Mackay, 1996). A aferição é dada pela diferença na média dos descendentes que herdaram determinado alelo pelo valor médio de uma população em equilíbrio (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a).

Originalmente proposto por Fischer (1918; 1941), esse conceito foi descrito pela regressão linear do valor genotípico no número de alelos. Pelo método de quadrados mínimos em uma equação de regressão, Fisher se baseou no ajuste dos pontos referentes ao valor genotípico em contraposição ao número de alelos e ponderados à frequência genotípica. Pelas posições na linha de regressão são obtidos os valores genéticos para cada genótipo (Falconer; Mackay, 1996). Falconer e Mackay (1996) descrevem o efeito médio como uma propriedade da população que depende da frequência alélica, em função da casualidade da transmissão dos alelos. Os autores também destacam que o efeito médio possui relação tanto aos valores de a e d quanto aos valores genóticos.

Algebricamente, a expressão para determinar o efeito médio (α) é dada por: $\alpha = p(a - d) + q(d + a)$, em função da mudança média da substituição entre as proporções de p e q (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). De maneira simplificada, o efeito médio pode ser descrito como: $\alpha = a + d(p - q)$. Ao considerar os efeitos médios da proporção de alelos p e q , respectivamente, dados por: $\alpha_p = q[a + d(q - p)]$ e $\alpha_q = -p[a + d(q - p)]$, o efeito médio pode ser descrito como: $\alpha = \alpha_p - \alpha_q$. Assim, o efeito médio de um determinado

alelo (p ou q) é determinado pela diferença do valor médio e a média da própria população (Falconer; Mackay, 1996).

Esse conceito é exemplificado por Ramalho et al. (2012a), por meio dos alelos B e b nas frequências de p e q . Assim, a probabilidade de um alelo B se combinar a outro B é igual a p , assim como para b é igual a q . Desse modo, os valores genotípicos resultante das combinações BB e Bb são, respectivamente, $m + a_B$ e $m + d_B$. Em termos de média, o valor genotípico dos descendentes que receberam o alelo B é expresso pelo desvio da média dos descendentes. Assim, o efeito médio do alelo B , definido como α_1 , é expresso por: $\alpha_1 = (m + pa_B + qd_B) - [m + a_B(p - q) + 2pqd_B]$, o qual pode ser simplificado como: $\alpha_1 = q[a_B + d_B(q - p)]$. Do mesmo modo, o efeito médio para o alelo b (α_2), pode ser calculado pela expressão simplificada: $\alpha_2 = -p[a_B + d_B(q - p)]$, visto que: $\alpha_2 = (m + pd_B - qa_B) - [m + a_B(p - q) + 2pqd_B]$ (Ramalho et al., 2012a).

O efeito médio também pode ser compreendido como o efeito médio de eventuais substituições gênicas (ex. α_2 para α_1) que resultam na mudança de valores médios (Falconer; Mackay, 1996; Bernardo, 2010). Ramalho et al. (2012a) exemplifica o conceito por meio do exemplo de um suposto *locus* com a substituição de alelo b por B . Nesse caso, a modificação média da descendência de α_2 para α_1 corresponde a $\alpha = \alpha_1 - \alpha_2$, em que: $\alpha = a_B + d_B(q - p)$. De modo contrário, a diferença entre os efeitos médios na substituição de alelos B por b , resultaria em $-\alpha$. Portanto, o efeito médio da substituição de alelos pode ser expresso como o efeito médio de uma substituição alélica, ou seja: $\alpha_1 = q \alpha$ e $\alpha_2 = -p \alpha$ (Ramalho et al., 2012a).

Ramalho et al. (2012a) enfatiza que o efeito médio é dependente do valor genotípico e da frequência alélica, sendo que a média dos efeitos médios na população é zero ($\therefore p \alpha_1 + q \alpha_2 = 0$). Embora a demonstração seja baseada em dois alelos, o conceito de determinação do efeito médio é válido para qualquer número de alelos. Além disso, o efeito médio do alelo não é uma propriedade do alelo *per se*, mas do conjunto dado pelo alelo e da população em que se encontra presente (Ramalho et al., 2012a).

2.2.2.2.2 Componentes dos valores genotípicos

A determinação dos efeitos médios de alelos herdados permite identificar tanto o valor genotípico das progênies, quanto os valores genéticos dos indivíduos (Falconer; Mackay, 1996; Bernardo, 2010). O valor genético, também chamado de valor genético aditivo ou como genótipo aditivo, constitui-se como uma parte do desdobramento do valor genotípico do

indivíduo (Falconer; Mackay, 1996; Cruz, 2005). Uma das principais relevâncias se deve a possibilidade de verificar a fração herdável em função do efeito gamético (ou aditivo), dado pelo desvio da média da progênie em relação à média da população (Cruz, 2005).

Falconer e Mackay (1996) definem o valor genético resultado da soma dos efeitos médios relacionado ao par de alelos de cada *locus* e para todos os *loci*, para um indivíduo. Os autores também descrevem esse componente como o dobro do desvio entre as médias de progênie e de uma população de acasalamento ao acaso. Isso é propiciado em função de metade dos alelos serem transmitidos pelos genitores e a outra metade pelo acaso da população (Falconer; Mackay, 1996). Portanto, o valor genético é uma propriedade dos indivíduos e, também, da população em que foram obtidos os genótipos para o acasalamento (Falconer; Mackay, 1996).

Em termos algébricos para um *locus* particular com dois alelos, Falconer e Mackay (1996) descrevem os valores genéticos de homozigotos como: $2 \alpha_p = 2q \alpha$ e $2 \alpha_q = -p \alpha$, respectivamente p e q . Para os genótipos heterozigotos, o valor genético é, então, dado por: $\alpha_p + \alpha_q = (q - p) \alpha$ (Falconer; Mackay, 1996). Em *locus* com mais de dois alelos, o valor genético é definido como a soma dos valores genéticos atribuídos separadamente para cada *locus*. Isso significa que a soma algébrica das contribuições de k *loci* em homozigose, com alelos favoráveis i e desfavoráveis j , resulta no valor do efeito aditivo (a_k) e, por isso: $m + a_i - a_j$ (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a).

De acordo com Ramalho et al. (2012a), portanto, a soma algébrica de todos os *loci* fixados, representados por a' em uma geração F_1 com *loci* em homozigose e heterozigose, é descrita como: $\bar{F}_1 = m + a' + d$. Com a autofecundação dessa geração hipotética de F_1 , a média de F_2 pode ser expressa como: $\bar{F}_2 = m + a' + \frac{1}{2}d$. Por outro lado, a diferença dada por duas linhagens completamente contrastantes, consideradas como L_1 e L_2 , tem o dobro do efeito aditivo, como resultado, ou seja: $\bar{L}_1 - \bar{L}_2 = 2a$ (Ramalho et al., 2012a).

Com o conhecimento dos valores genéticos individuais e da frequência genotípica da população é possível, por meio da multiplicação e soma de resultados, obter o valor genético médio. Para Falconer e Mackay, o valor genético médio é descrito pela expressão: $2p^2q \alpha + 2pq(q - p) \alpha - 2q^2p \alpha$, a qual pode ser simplificada como: $2pq \alpha (p + q - p - q)$. Nos casos em que o valor genético médio é expresso em unidades absolutas, o resultado é igual aos valores genotípico médio e fenotípico médio. Contudo, nas populações em equilíbrio de Hardy-Weinberg, o valor genético médio deve assumir valor de zero e, portanto, $2pq \alpha (p + q - p - q) = 0$ (Falconer; Mackay, 1996).

Bernardo (2010) e Ramalho et al. (2012a) relatam ainda a possibilidade em demonstrar o efeito médio da substituição alélica, por meio de uma regressão linear. Para tanto, o coeficiente de regressão linear (b) é dado pela expressão: $b = COV_{xy}/\hat{\sigma}_x^2$, em que a variável dependente (y) se refere ao valor genotípico, a variável independente (x) ao número de alelos e sua respectiva variância ($\hat{\sigma}_x^2$). Para os fins da exemplificação, são tomadas as frequências genotípicas (f_i) de p^2 (BB), $2pq$ (Bb) e q^2 (bb) com os respectivos valores genotípicos de $u + a_B$, $u + d_B$ e $u - a_B$, referente aos valores de 2, 1 e 0 para x .

Assim, para o caso de um suposto alelo B , visto que $y = u + a_B(p - q) + 2pqd_B$ e $x = 2p$, tem-se a expressão: $COV_{xy} = \sum f_i x_i y_i - m_x m_y$. Consequentemente, a partir da substituição dos dados hipotéticos: $COV_{xy} = p^2(2)(u + a_B) + 2pq(1)(u + d_B) - [u + a_B(p - q) + 2pqd_B](2p)$, é verificado, portanto, que: $COV_{xy} = 2pq[a_B + d_B(p - q)]$. A variância referente ao número de alelos B , dada por: $V_x = \sum f_i x_i^2 - (u_x)^2$, desse modo é: $V_x = 2pq$, devido à $V_x = p^2(4) + 2pq(1) - (2p)^2$. Como conclusão, tem-se que: $b_{xy} = COV_{xy}/V_x = 2pq[a_B + d_B(p - q)]/2pq$, no qual é verificado que: $b_{xy} = [a_B + d_B(p - q)]$, $\therefore = \alpha$ (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a).

A compreensão do efeito médio de uma substituição alélica a partir do coeficiente de regressão linear é fundamental para conceitualizar o valor reprodutivo (*breeding value*). Compreende-se o valor reprodutivo como a soma dos efeitos médios de alelos favoráveis e desfavoráveis (α_i e α_j), associados aos alelos A_i e A_j (Bernardo, 2010). Desse modo, o valor genotípico (g_{ij}), definido como $g_{ij} = \alpha_i + \alpha_j + \mu_{ij}$, é caracterizado pela soma do valor reprodutivo e a média populacional (μ_{ij}). Valores reprodutivos são dependentes das propriedades da população em termos da frequência alélica (Ramalho et al., 2012a). Isso significa que, ao considerar novamente BB , Bb e bb , os valores reprodutivos são definidos como: $2 \alpha_B = 2q \alpha$; $\alpha_B + \alpha_b = (q - p) \alpha$; e $2 \alpha_b = -2p \alpha$, respectivamente (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a).

Além dos valores reprodutivos, a compreensão do coeficiente de regressão linear para o efeito médio da substituição alélica também permite conceitualizar os desvios de dominância (Ramalho et al., 2012). Os desvios de dominância são decorrentes da propriedade de dominância nas interações entre alelos ou dentro do *locus* (Falconer; Mackay, 1996). Os efeitos não são explicados ao considerar os alelos separadamente e, sim, como consequência da formação de alelos em pares (Bernardo, 2010). Por isso, ao contrário dos efeitos aditivos, o valor de dominância se refere à fração do valor genotípico que não pode ser herdável por

processos sexuais (Cruz, 2005).

Ao considerar os mesmos genótipos de *locus* com alelos B e b , os desvios de dominância para os homozigotos são dados por $-2q^2d_B$ para BB e $-2p^2d_B$ para bb , enquanto o heterozigoto Bb é $2pqd_B$ (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a). Assim como o efeito médio e o valor genético, os desvios de dominância também dependem da frequência alélica e, por isso, são propriedades da população e não são, exclusivamente, medida acerca do grau de dominância (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a).

Em interações alélicas com *locus* ausente de dominância, o desvio de dominância é sempre nulo (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a). Consequentemente, o efeito médio é igual ao próprio efeito aditivo ($\alpha = a$), em situações de ausência de dominância ou quando $p = q = 0,5$ (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Além disso, em interações em que $d = 0$, os valores genéticos e genotípicos se igualam, visto que $G = u + a + 0$. Porém, os valores genéticos não apresentam correlação com os desvios de dominância de diferentes genótipos. Isso ocorre devido a soma dos produtos entre os desvios de dominância, dos valores genéticos e da frequência genotípica, resultarem em zero (Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a).

2.2.2.3 Componentes de variância

Como relatado anteriormente, as informações obtidas pela média tendem a se cancelarem quanto aos desvios de natureza genética e ambiental, devido ao somatório de sinais opostos (Falconer; Mackay, 1996; Pinto, 2009; Ramalho et al., 2012a). A média dos desvios elevados ao quadrado permite obter as estimativas de variância, as quais são livres do cancelamento entre os desvios (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a). Para uma variável X , a variância pode ser estimada por $\hat{\sigma}_X^2 = \sum_{i=1}^n f_i X_i^2 - (\sum_{i=1}^n f_i X_i)^2$, baseado no valor fenotípico do i -ésimo indivíduo (X_i) e na frequência do valor fenotípico X_i (f_i) (Cruz, 2005; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Também é possível estimar a variância amostral de n indivíduos por meio de: $\hat{\sigma}_X^2 = \left[\sum X_i^2 - \frac{(\sum X_i)^2}{N} \right] / (n - 1)$ (Cruz, 2005) ou pela esperança dada por: $E = (X_i - \mu_x)^2$ (Bernardo, 2010).

Relativos aos valores da população, os componentes atribuídos às causas de variação podem ser parcelados pelo estudo da variância (Falconer; Mackay, 1996; Bernardo, 2010). Variações de efeitos genético e ambiental, pelos respectivos valores genotípicos e residuais, resultam na variação de fenótipos das plantas de uma população. Desse modo, a variância

fenotípica ($\hat{\sigma}_f^2$) pode ser desdobrada em componentes genotípico ($\hat{\sigma}_g^2$) e ambiental ($\hat{\sigma}_e^2$). Conseqüentemente, tem-se que: $\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2$, além da variância da interação genótipo ambiente ($\hat{\sigma}_{ge}^2$) ao considerar uma população em diferentes ambientes (Falconer; Mackay, 1996; Cruz, 2005; Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012b; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014; Borém; Miranda; Fristche-Neto, 2021).

Em outras palavras, ao admitir que a covariância entre o genótipo e o ambiente seja nula, a variância fenotípica é análoga ao modelo de $F = G + E$ (Ramalho et al., 2012a; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Bernardo (2010) descreve que, para um indivíduo (k) de genótipo A_iA_j , o valor fenotípico ($F_{(ij)k}$) é dado pela soma da média populacional (μ), o efeito genotípico de A_iA_j (g_{ij}) e os desvios não genéticos do indivíduo k . Desse modo, enquanto $F_{(ij)k} = \mu + g_{ij} + e_{(ij)k}$, a variância entre os valores fenotípicos é dada por: $\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{[e_{(ij)k}]}^2$ (Bernardo, 2010). Com a interação genótipo x ambiente (ge) para um genótipo k ($F_k = \mu + g_i + e_k + (ge)_k$), então: $\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2 + \hat{\sigma}_{(ge)}^2$ (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Nas populações em equilíbrio ou submetidas à endogamia, com frequência de $p = q = 1/2$, a variância genotípica também pode ser desdobrada em componentes de causas genéticas (Ramalho et al., 2012a). A variância genotípica é composta pelas variâncias aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$), de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) e epistática ($\hat{\sigma}_I^2$) (Fehr, 1991; Falconer; Mackay, 1996; Ramalho et al., 2012a). Respectivamente, esses componentes da variância genotípica são obtidos pelos valores reprodutivos, dos desvios de dominância e dos efeitos epistáticos, os quais compõe o valor genotípico (Bernardo, 2010). Assim, a descrição algébrica é dada por: $\hat{\sigma}_g^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_I^2$ (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

O conhecimento dos componentes de variância é essencial para o entendimento das propriedades genéticas da população a ser melhorada (Falconer; Mackay, 1996). Como as variações de ambiente ofuscam as de natureza genética, a efetividade da seleção de genótipos tende a ser dificultada quanto maior for a proporção da variância ambiental (Borém; Miranda, Fristche-Neto, 2021). Por isso, no melhoramento de uma população é ideal que haja altos valores de média e de variância genotípica (Bernardo, 2010). Além disso, o desdobramento da variância genotípica permite prever resultados seletivos e auxiliar a escolha de métodos mais eficientes. Principalmente, devido aos componentes de variância genotípica indicarem as proporções sexualmente herdáveis e não herdáveis (Cruz, 2005).

Devido a variância de dominância se caracterizar pelos efeitos de interações intra-alélicas, esse componente não é herdável à descendência (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Por outro lado, essa fração da variância genotípica é importante à obtenção de ganhos em espécies

assexuadas, poliploides e no desenvolvimento de híbridos a partir de linhagens endogâmicas (Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Para o último caso, os desvios de atribuição dominante favorecem a obtenção de ganhos relacionados ao efeito de heterose (Ramalho et al., 2012a; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

Nos casos de interesse no acúmulo de alelos dominantes em uma população, a estratégia mais recomendada é a seleção baseada no desempenho dos descendentes. Assim, a seleção de indivíduos em valores *per se* são consideradas reprováveis (Cruz, 2005). Em espécies autógamas de propagação sexuada, a variância de dominância é indicadora de dificuldade para o melhorista, em razão dos efeitos de dominância se manifestarem nas gerações iniciais. Frações sexualmente herdáveis são identificadas por meio da variância aditiva, na qual indica a proporção da variância genotípica correspondente aos alelos transmitidos à descendência.

Embora a epistasia tenha um caráter de importância, o mesmo não é válido para a variância epistática, dada pelas variações de interação inter-alélicas, isto é, entre alelos de genes distintos (Bernardo, 2010; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Mesmo em alta presença de epistasia, Bernardo (2010) relata que uma proporção significativa da variância genotípica é atribuída aos efeitos não epistáticos. A contribuição da variância epistática no parentesco entre genótipos é baixa e tende a ser perdida conforme a fixação de alelos (Bernardo, 2010). Associados à dominância, os efeitos epistáticos também são questionáveis, além de não serem suficientes para explicar a complementação gênica à heterose (Bernardo, 2010; Ramalho et al., 2012a). Por isso, o componente é comumente negligenciado, de modo que: $\hat{\sigma}_g^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2$ (Bernardo, 2010; Brown; Caligari; Campos, 2014; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

2.2.2.4 Estimativas de parâmetros genéticos

Os componentes de variância são muito úteis ao melhoramento genético, pois oferecem a possibilidade em estimar os parâmetros genéticos da população em estudo (Barbin, 1993; Bourdon, 2014). Os principais parâmetros são as herdabilidades no sentido amplo e restrito, as correlações e a repetibilidade (Resende, 2002a; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Estimativas precisas dos componentes de variância são, inclusive, imprescindíveis para a utilização de informações em procedimentos de predição dos valores genéticos (Resende, 2002a). Assim, são fornecidos subsídios para a predição dos ganhos com a seleção e a manutenção da variabilidade genética (Resende et al., 2001; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

A veracidade dos parâmetros dependerá do controle experimental, do local e número de anos de experimentação, de um delineamento ótimo e do tamanho amostral, da característica

avaliada, do método de estimação e da unidade de seleção (Falconer; Mackay, 1996; Resende, 2002). Definições experimentais quanto ao número adequado de repetições e ao número de plantas por parcela são fatores relevantes à detecção de diferenças significativas entre tratamentos, sobretudo em espécies perenes (Resende, 2002). Por isso, Resende (2002) recomenda o critério de minimização das variâncias, a fim de que as estimativas sejam mais precisas para um determinado parâmetro.

2.2.2.4.1 *Estimativa de herdabilidade*

A estimativa de herdabilidade é um dos parâmetros mais importantes ao melhorista, por indicar a proporção de variação genética em relação a variabilidade total (Resende, 2002a; Ramalho et al., 2012b; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Conforme a magnitude, a herdabilidade atua como indicativo do grau de facilidade ou dificuldade ao sucesso no melhoramento de uma característica (Resende, 2002a). Isso permite orientar o melhorista nas fases de criação de variabilidade genética, de seleção de genótipos superiores e de utilização dos indivíduos selecionados. Sobretudo, em questão aos métodos de melhoramento, às avaliações, aos ambientes e às condições experimentais ideais como um todo (Falconer; Mackay, 1996; Resende et al., 2012b; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

A herdabilidade pode ser estimada no sentido amplo (h_{bs}^2) por meio da razão da variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$) pela variância fenotípica ($\hat{\sigma}_f^2$), expressa por: $h_{bs}^2 = \hat{\sigma}_g^2 / \hat{\sigma}_f^2$ (Fehr, 1991; Bourdon, 2014; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Com isso, torna-se possível verificar o comportamento das diferenças genéticas entre os genótipos em relação às diferenças fenotípicas totais para uma característica (Pinto, 2009). Bernardo (2010) descreve a importância do parâmetro à exploração da variação genotípica de uma população. Sobretudo às espécies de propagação assexuada, as quais têm seus genótipos herdados integralmente na descendência (Souza Junior, 2001).

Na herdabilidade no sentido amplo, o numerador se constitui por todos os componentes da variância genotípica do modelo aditivo-dominante ($\hat{\sigma}_g^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2$) (Brown; Caligari; Campos, 2014). Ao considerar somente a variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) em razão à variância fenotípica, obtém-se a herdabilidade no sentido restrito (h_{ns}^2), de modo que: $h_{ns}^2 = \hat{\sigma}_A^2 / \hat{\sigma}_f^2$ (Fehr, 1991; Bourdon, 2014; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Assim, é possível mensurar a proporção da variância transmitida à descendência, em termos de ação aditiva dos genes (Fehr, 1991; Resende, 2002a; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014).

Em espécies de propagação sexuada, a herdabilidade no sentido restrito apresenta maior utilidade. Isso se deve a possibilidade em estimar a proporção do efeito médio dos alelos possíveis de serem transmitidos à geração seguinte (Bernardo, 2010). Desse modo, a relevância do parâmetro se caracteriza pela associação da variância aditiva com o valor reprodutivo, no qual pode ser fixado pela seleção (Ramalho et al., 2012a; Brown; Caligari; Campos, 2014). Na seleção e recombinação de indivíduos em populações de propagação sexuada, esse parâmetro também é importante à magnitude de predição do progresso genético (Fehr, 1991; Bernardo, 2010; Brown; Caligari; Campos, 2014).

A literatura científica reporta diferentes definições, simbolizações e métodos de estimação das herdabilidades no sentido amplo e restrito. Nesse sentido, é comum que as herdabilidades no sentido amplo e restrito sejam representadas, respectivamente, por H e h^2 (Nyquist, 1991; Bernardo, 2010) ou h_g^2 e h_a^2 (Resende, 2002; Resende; Alves, 2020). Embora ambos os parâmetros sejam comumente difundidos como “ h^2 ”, Nyquist (1991) enfatiza que “ H ” deve ser adotado exclusivamente para simbolizar a herdabilidade no sentido amplo.

Além das definições reportadas anteriormente, a herdabilidade também pode ser interpretada como consistência ou veracidade da performance fenotípica e dos valores genéticos ao caráter da população em estudo (Ramalho et al., 2012a; Bourdon, 2014). Por meio da correlação entre os valores genotípicos e fenotípico, é possível compreender o verdadeiro potencial genético propiciado ao indivíduo (Cruz, 2005). Conforme Cruz (2005), a correlação (r) é dada pela razão da covariância ($COV_{(F,G)}$) e a raiz das variâncias entre os valores fenotípico e genotípico ($\sqrt{\hat{\sigma}_g^2 \hat{\sigma}_f^2}$), sendo: $r = COV_{(F,G)} / \sqrt{\hat{\sigma}_g^2 \hat{\sigma}_f^2}$. Ao admitir que os efeitos do ambiente atuam de forma aleatória e, portanto, não apresenta covariância com os efeitos genotípicos, tem-se que: $r = \sqrt{\hat{\sigma}_g^2 \hat{\sigma}_f^2}$ (Cruz, 2005).

Por esse motivo, a herdabilidade no sentido amplo pode ser descrita como quadrado da correlação entre os valores genotípico e fenotípico. Similarmente, a herdabilidade no sentido restrito se caracteriza como quadrado da correlação entre os valores genético aditivo e fenotípico (Falconer; Mackay, 1996; Resende, 2002; Ramalho et al., 2012a; Bourdon, 2014). No mesmo raciocínio, a raiz quadrada da estimativa é igual a correlação entre os valores genotípicos e fenotípicos ($r = \sqrt{h_{bs}^2}$) ou entre os valores reprodutivos e fenotípicos ($r = \sqrt{h_{ns}^2}$) (Ramalho et al., 2012a). Para Resende (2002a), as herdabilidades no sentido amplo e restrito também podem ser caracterizadas, respectivamente, como coeficientes de determinação de valores genotípico e genético aditivo pelos seus respectivos valores fenotípicos.

Outra forma de estimação da herdabilidade se refere à regressão do valor genotípico ou genético aditivo sobre o valor fenotípico, respectivamente no sentido amplo ou restrito (Falconer; Mackay, 1996; Resende, 2002). Nesse caso, usa-se as informações do grau de associação linear entre grupos de plantas em uma materna (M) e filial (F), por meio da análise de regressão (Pinto, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Assim, tem-se que a correlação linear entre variáveis X e Y ($r_{(X,Y)}$) quantifica a variabilidade por uma função linear dentre duas variáveis, sem a necessidade especificar qual é a dependente e a independente (Pinto, 2009; Ramalho et al., 2012a).

O coeficiente de parentesco ($r_{(X,Y)}$) também pode ser definido como a probabilidade de que um determinado alelo em X seja idêntico, por descendência, em Y (Malecot, 1948; Ramalho et al., 2012a). De forma análoga às gerações M e F , pode-se determinar a probabilidade de F apresentarem um dado alelo idêntico ao de M por meio de $r_{(M,F)}$. Conforme Pinto (2009), inicialmente são calculadas as variâncias dos caracteres pelos estimadores: $\hat{\sigma}_M^2 = \sum_{i=1}^n (M_i - \bar{M})^2 / n - 1$ e $\hat{\sigma}_F^2 = \sum_{i=1}^n (F_i - \bar{F})^2 / n - 1$, respectivamente para M e F (Pinto, 2009). Com a soma de produtos entre as duas gerações, dividida pelo número de graus de liberdade, obtém-se a covariância, descrita por Pinto (2009) como: $COV_{(M,F)} = \sum_{i=1}^n [(M_i - \bar{M}) \times (F_i - \bar{F})] / n - 1$.

Como a variância é dada pela covariância da variável com ela mesma ($COV_{(M,M)} = \hat{\sigma}_M^2$), a covariância entre ancestrais e descendentes é a própria variância genética ($COV_{(F,M_i)} = \hat{\sigma}_{g_i}^2$) (Pinto, 2009; Ramalho et al., 2012a). Desse modo, Pinto (2009) descreve que a razão entre a covariância das gerações pela variância materna, fornece o coeficiente de regressão como estimativa da herdabilidade no sentido amplo ($b_{(M,F)} = COV_{(M,F)} / \hat{\sigma}_M^2 = h_{b_s}^2$). De forma generalizada, o coeficiente de regressão (b) é expresso como: $b = COV_{(X,Y)} / \hat{\sigma}_X^2$, o qual permite estimar a herdabilidade em populações autógamas em: $b = h_{b_s}^2$ (Pinto, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

No entanto, de acordo com Smith e Kinman (1963) citado por Ramalho et al. (2012a), o computo da herdabilidade deve ser ajustado como: $h_{b_s}^2 = b / 2r_{xy}$. Segundo os autores, isso tem a finalidade de evitar que a estimativa de herdabilidade seja superestimada, devido a ocorrência de endogamia. Com a endogamia, são aumentadas as frações de variância genética aditiva e do componente de família contidos, respectivamente, no numerador e no denominador da regressão (Nyquist, 1991). Além disso, Nyquist (1991) acredita que a correção de Smith e Kinman (1963) não é suficiente para a estimação da herdabilidade. Para o autor, é necessário

considerar o coeficiente de endogamia do parental individual (F_P), de forma que: $h_{b_s}^2 = b/[1 + F_P(1 - b)]$.

É importante ressaltar que, em populações alógamas, o coeficiente de regressão estima a metade da herdabilidade ($b = \frac{1}{2}h_{b_s}^2$) e, portanto, $h_{b_s}^2 = 2b$ (Pinto, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Isso acontece pois a regressão é realizada por dados de progênies de meias-irmãs com as do genitor feminino, visto que o masculino não pode ser avaliado por ser a própria população (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Como alternativa, com base nos desvios padrão do caráter na geração X e Y , a relação entre os coeficientes de regressão (b) e correlação (r) é expressa por: $b = r(\hat{\sigma}_X^2/\hat{\sigma}_Y^2)$. Assim, com a igualdade entre as variâncias das gerações resultantes de $b = r$, a herdabilidade pode ser expressa a partir de b e r , tal que: $b = r = COV_{(X,Y)}/[(\hat{\sigma}_X^2)(\hat{\sigma}_Y^2)]$ (Pinto, 2009).

Em populações selecionadas em experimentos conduzidos em uma amostra representativa de ambientes, é possível obter a estimativa pelo método da herdabilidade realizada (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). De acordo com Ramalho et al. (2012a), a estimativa de herdabilidade realizada (h_r^2) é muito útil para avaliar as implicações dos indivíduos ou progênies em relação às gerações de seleção. Isso se deve à estimação se basear em informações do diferencial de seleção (D) de uma população em geração i e ao ganho genético da descendência (R) em geração j (Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Por meio das médias de progênies selecionadas em i (\bar{x}_{i_s}) e da população original (\bar{x}_{i_o}), o diferencial de seleção é obtido por: $D = \bar{x}_{i_s} - \bar{x}_{i_o}$ (Ramalho et al., 2012a). Semelhantemente, a obtenção de R é propiciada pela média de indivíduos selecionados na população j (\bar{x}_{j_s}) em relação à média original dessa população (\bar{x}_{j_o}), de forma que: $R = \bar{x}_{j_s} - \bar{x}_{j_o}$ (Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Assim, pela razão entre as diferenças de médias de grupos selecionados e de sua geração anterior, a herdabilidade realizada é expressa por: $h_r^2 = R/D$ (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Ramalho et al. (2012a), em outras palavras, descreve esse estimador como coeficiente de regressão linear genitor-descendente.

Com informações de genitores (P_1 e P_2), gerações F_1 , F_2 e retrocruzamentos, pode-se estimar a herdabilidade no sentido restrito com o método de Warner (1952) (Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Para tanto, a estimação é dada por: $h_{n_s}^2 = 2\hat{\sigma}_{F_2}^2 - \hat{\sigma}_{RC_1}^2 - \hat{\sigma}_{RC_2}^2$, baseado nas variâncias entre indivíduos em F_2 ($\hat{\sigma}_{F_2}^2$) e entre os retrocruzamentos de F_1 com P_1 ($\hat{\sigma}_{RC_1}^2$) e P_2 ($\hat{\sigma}_{RC_2}^2$) (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Além

disso, ao considerar: $\hat{\sigma}_g^2 = 0$ às populações de P₁, P₂ e F₁, tem-se que: $\hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_e^2$. Conseqüentemente, a média da variância fenotípica dessas gerações podem ser utilizadas para estimar a variância ambiental de F₂. Assim, a herdabilidade no sentido amplo para uma população F₂ ($h_{bSF_2}^2$) pode ser expressa como: $h_{bSF_2}^2 = [\hat{\sigma}_{F_2}^2 - (\hat{\sigma}_{P_1}^2 + \hat{\sigma}_{P_2}^2 + \hat{\sigma}_{F_1}^2)/3]/\hat{\sigma}_{F_2}^2$ (Ramalho et al., 2012a).

Deve-se ressaltar que as abordagens de estimação são dependentes da disponibilidade dos recursos genéticos, da unidade seletiva e da finalidade desejada com a seleção (Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Estimativas obtidas por meio de componentes de variância são mais frequentes, sendo comum o computo por: $h_{bs}^2 = \hat{\sigma}_g^2/\hat{\sigma}_f^2$ e $h_{ns}^2 = \hat{\sigma}_A^2/\hat{\sigma}_f^2$, respectivamente ao sentido amplo e restrito. Em vista das alterações em quaisquer componentes de variância afetarem a herdabilidade, o conhecimento dos fatores que contribuem à estimação permite maximizar o ganho genético (Fehr, 1991; Falconer; Mackay, 1996).

A disponibilidade de informações é um desses fatores, devido às alterações dos efeitos correspondentes aos componentes de variância (Falconer; Mackay, 1996). Para um mesmo caráter, os componentes de variância e a herdabilidade podem ser obtidos por meio de plantas individuais, em uma parcela ou em média de parcelas (Cruz, 2005; Pinto, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). De maneira geral, a determinação de métodos de delineamento e estimação é uma estratégia adotada para a redução do componente ambiental (Cruz, 2005; Pinto, 2009).

Enquanto a herdabilidade individual é estimada pela variância ambiental em termos integrais, a herdabilidade ao nível de média (h_m^2) considera a diluição do componente pelo número de repetições (b). Assim, tem-se como denominador: $\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2/b)$, de forma que: $h_m^2 = \hat{\sigma}_g^2/[\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2/b)]$ para a estimação da herdabilidade média de genótipos no sentido amplo (Cruz, 2005; Pinto, 2009; Borém; Fritsche-Neto, 2021). Com a menor influência dos erros experimentais na estimação da variabilidade, a herdabilidade ao nível de médias possui magnitude superior à individual (Pinto, 2009; Borém; Fritsche-Neto, 2021).

Considerar avaliações em diferentes ambientes permite ainda que haja a diluição da variância ambiental tanto pelo número de repetições (b), quanto de ambientes (l) para a estimação ao nível de médias ($h_m'^2$). Torna-se possível, também, o desdobramento do componente da interação genótipo x ambiente ($\hat{\sigma}_{ge}^2$). Desse modo, tem-se que: $h_m'^2 = \hat{\sigma}_g^2/[\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2/b \times l) + (\hat{\sigma}_{ge}^2/l)]$ (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). As expressões relatadas para estimar a herdabilidade ao nível de médias demonstram que a elevação da

magnitude é contribuída pelo aumento do número de repetições e/ou de locais (Cruz, 2005; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Segundo Borém, Miranda e Fritsche-Neto (2021), algumas características exigem que a estimação da herdabilidade seja realizada ao nível de médias, devido às baixas magnitudes resultantes ao nível individual. Pinto (2009) também ressalta que é preferível a adoção de informações e a seleção ao nível de médias. Nesse caso, as informações obtidas ao nível individual devem ser utilizadas apenas para fins comparativos (Pinto, 2009). Por outro lado, Resende (2002a) destaca que o uso exclusivo de informações ao nível de médias tende a aumentar a herdabilidade, mas diminui a eficiência de ganhos.

Embora diversos trabalhos adotem abordagens ao nível de média, Resende (2002a) recomenda considerar tanto as informações de médias quanto de indivíduos. A utilização de informações ao nível de médias impede que a estimativa auxilie na seleção de plantas individualmente, além de impossibilitar a predição de valores genotípicos individuais (Nyquist, 1991; Resende, 2002a). A abordagem de métodos de seleção mais elaborados, com o uso de maior número de informações é um aspecto relevante ao aumento da precisão e da magnitude da herdabilidade (Resende, 2002a). Mesmo em características com baixa herdabilidade, Resende (2002a) relata a possibilidade em elevar a acurácia seletiva com o incremento de informações.

Incrementar informações referentes à diferentes anos e locais de avaliação também é um aspecto relevante. Assim, pode-se obter os componentes de variâncias de interação entre genótipos x locais ($\hat{\sigma}_{gl}^2$), genótipos x anos ($\hat{\sigma}_{ga}^2$), e genótipos x locais x anos ($\hat{\sigma}_{gla}^2$) (Resende, 2002a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Com a disponibilidade de tais componentes, a herdabilidade no sentido amplo (h_{bs}^2) é dada por: $h_{bs}^2 = \hat{\sigma}_g^2 / (\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{gl}^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{gla}^2 + \hat{\sigma}_e^2)$. Para Borém; Miranda; Fritsche-Neto (2021), isso implica que o numerador seja superestimado ao considerar apenas um local e uma medida, visto que: $h_{bs}^2 = [(\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{gl}^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{gla}^2) / (\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{gl}^2 + \hat{\sigma}_{ga}^2 + \hat{\sigma}_{gla}^2 + \hat{\sigma}_e^2)]$. Consequentemente, a precisão da herdabilidade tende a ser comprometida nos casos em que os efeitos de interação são significativos (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Por se tratar de uma razão entre variâncias, os valores de herdabilidade oscilam em magnitudes de zero a um ou porcentagens de 0% a 100% (Falconer; Mackay, 1996; Bourdon, 2014). No sentido amplo, Bourdon (2014) classifica as estimativas em magnitudes: baixa; moderada; e alta, quando: $h_{bs}^2 < 0,20$; $0,20 \leq h_{bs}^2 < 0,40$; e $h_{bs}^2 \geq 0,40$, respectivamente. Por outro lado, estimativas em $0,20 \leq h_{bs}^2 < 0,50$ são consideradas moderadas, enquanto $h_{bs}^2 \geq$

0,50 são altas para Verma e Agarwal (2009). No sentido restrito (h_{ns}^2), Resende e Alves (2020) caracterizam como: (i) baixa; (ii) moderada; (iii) alta; e (iv) muito alta, com base na acurácia de seleção à nível de indivíduos. Conforme os autores, essas magnitudes são classificadas conforme as estimativas: (i) $h_{ns}^2 \leq 0,15$; (ii) $0,15 < h_{ns}^2 < 0,50$; (iii) $0,50 \leq h_{ns}^2 < 0,80$; (iv) $h_{ns}^2 \geq 0,80$. Em vista das diferentes classificações da literatura, Ziegler e Tambarussi (2022) relatam que é necessário estabelecer uma padronização conforme a espécie em estudo.

Populações com elevada variabilidade genética tendem a apresentar maiores magnitudes de herdabilidade (Ramalho et al., 2012a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). No entanto, a magnitude de ambas as estimativas (h_{bs}^2 e h_{ns}^2) estão sujeitas à influência do efeito ambiental embutido no denominador da variância fenotípica. Isso se deve aos estimadores se diferenciarem apenas em questão do numerador, ao considerar um ou mais componentes da variância genotípica. Por isso, a variância ambiental é um dos principais fatores que determinam a magnitude da herdabilidade (Falconer; Mackay, 1996; Cruz, 2005).

Estimativas de herdabilidade iguais ou próximas a 1,0 indicam a ausência ou pouca influência ambiental na expressão fenotípica (Falconer; Mackay, 1996). Esse cenário possibilita que a seleção seja mais eficiente (Viana; Cruz; Barros, 2012). Magnitudes elevadas são, inclusive, um indicativo de alta correlação entre os valores genotípicos e fenotípicos. Isso permite considerar o desempenho fenotípico como um indicador implícito do valor genético, sendo que as diferenças mensuradas nos fenótipos refletem as verdadeiras diferenças genéticas (Cruz, 2005; Bourdon, 2014).

Com valores elevados de herdabilidade, a seleção deve ser direcionada ao aumento da frequência de alelos favoráveis. Em decorrência, são produzidas mudanças desejáveis na média da população (Viana; Cruz; Barros, 2012). Além disso, caracteres com alta herdabilidade e baixos desvios padrões tendem a apresentar maior precisão das estimativas de correlação genética (Resende, 2002).

Por outro lado, estimativas mais próximas de zero são decorrentes de fenótipos mais influenciados pelo ambiente (Falconer; Mackay, 1996). Nesse caso, o valor fenotípico não pode ser considerado uma medida confiável do valor genotípico (Cruz, 2005; Bourdon, 2014). Conseqüentemente, não é possível afirmar que a variação entre indivíduos seja decorrente de causas genéticas, o que compromete na menor eficiência do processo de seleção (Cruz, 2005).

Na seleção para características com baixas estimativas de herdabilidade, conforme Viana, Cruz e Barros (2012), a elevação na frequência de alelos favoráveis não é garantida. Conseqüentemente, os autores descrevem que a seleção pode não promover o incremento na média da população em melhoramento. Isso se deve às progênies com maior média fenotípica

não serem, necessariamente, àquelas com frequência elevada de genes favoráveis (Viana; Cruz; Barros, 2012). Porém, Bourdon (2014) destaca que mesmo em baixa magnitude de herdabilidade, a seleção deve ser realizada para características de alta importância econômica.

Casos em que a herdabilidade assuma valores próximos ou iguais a zero também são decorrentes da variabilidade genética na população. No geral, populações geneticamente uniformes não apresentam variância genotípica e, portanto, $\hat{\sigma}_g^2 = 0 \rightarrow h^2 = 0$ (Pinto, 2009). Populações que apresentam alta similaridade entre os indivíduos também tendem a apresentar baixa magnitude de herdabilidade (Bourdon, 2014). Conforme Pinto (2009), a nulidade não implica na ausência da influência genética ao caráter, mas à pouca ou nenhuma variação genética entre os indivíduos. Desse modo, conforme o avanço de gerações, com o aumento do nível de endogamia, tem-se a diminuição da diversidade que reflete em menores estimativas de herdabilidade.

Entretanto, uma estimativa igual a zero não implica na inexistência de variabilidade genética para o caráter em estudo (Pinto, 2009). Conforme Pinto (2009), determinadas condições ambientais impedem ou prejudicam a expressão da variabilidade genética entre indivíduos. Por isso, a minimização da influência ambiental não significa que as condições experimentais devam ser melhoradas ao desenvolvimento dos genótipos (Bourdon, 2014). Além disso, pelo fato da variância genética de um mesmo caráter e uma mesma população ser variável entre locais, uma alta herdabilidade não significa que a característica não seja influenciada pelo ambiente (Pinto, 2009).

Em vista dos fatores limitantes à magnitude da herdabilidade, a identificação e manipulação de determinados efeitos ambientais é fundamental (Bourdon, 2014). A precisão na condução experimental está associada a escolha de delineamentos apropriados e aos números de ambientes, de repetições e de plantas por parcelas (Resende, 2002a; Cruz, 2005; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Amostragens mais restritivas resultam, inclusive, na menor precisão dos parâmetros genéticos. Como a estimativa é obtida por amostras da população, o tamanho e representatividade amostral são fatores determinantes (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Borém, Miranda e Fritsche-Neto (2021) também associam que a magnitude da herdabilidade está relacionada ao período de desenvolvimento da característica mensurada. Quanto maior é o tempo de desenvolvimento de um caráter, também é maior o período sujeito à influência ambiental e, conseqüentemente, menor é a magnitude da herdabilidade (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Para esses casos, a condução de avaliações criteriosas pode contribuir em menor erro experimental e, por conseguinte, maiores estimativas de herdabilidade

(Resende, 2002; Cruz, 2005; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Desse modo, a magnitude da herdabilidade depende tanto da incorporação de maior variabilidade genética quanto pela minimização da influência ambiental sobre a característica (Fehr, 1991; Cruz, 2005; Ramalho et al., 2012b). Conseqüentemente, a herdabilidade é variável à variabilidade da população, a geração considerada, os ambientes em estudo e a unidade dos dados coletados à característica (Bourdon, 2014; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Portanto, a estimativa não deve ser tomada como um valor fixo ou estático (Bourdon, 2014; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Além disso, são reprováveis a generalização de estimativas de herdabilidade que não apresentam semelhança com as condições ambientais e populacionais que originaram tal estimativa (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Para a comparação de estimativas de diferentes estudos, também é necessário considerar a unidade dos dados utilizados (Ramalho et al., 2012a). Por isso, é fundamental que as herdabilidades estimadas sejam reportadas com descrições a respeito da população, dos ambientes e da unidade de seleção que se aplicam (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Além da inferência sobre o controle genético e a comparação de métodos de seleção, a herdabilidade é relevante para a predição de valores genéticos (Resende, 2002a). Em condições de alta disponibilidade de informações, confiabilidade e adequadamente computadas, as estimativas relatadas na literatura pode ser uma opção de uso à predição de valores genéticos (Resende, 2002a). No entanto, Resende (2002a) ressalta que, na ausência de estimativas fidedignas ou apropriadas para uma determinada população, é recomendável a estimação a partir dos próprios dados experimentais.

A herdabilidade também é um dos fatores que afetam na acurácia de seleção, na qual está associada a precisão ou confiabilidade de avaliação e do progresso genético (Resende, 2002a; 2002b). Conforme Bourdon (2014), a interpretação inversa também é válida. Uma alta acurácia está relacionada com a minimização dos efeitos residuais que facilitam a identificação de variações genética, o que resulta na herdabilidade elevada (Ramalho et al., 2012a; Bourdon, 2014). Contudo, o parâmetro da herdabilidade não é o único fator limitante da acurácia, a qual dependente de outras informações (Bourdon, 2014). Conforme Resende (2002a), a acurácia seletiva é influenciada pela herdabilidade, repetibilidade, da quantidade e qualidade dos dados e dos procedimentos estatísticos.

2.2.2.4.2 Coeficiente de repetibilidade

A realização de medidas repetidas para um mesmo caráter, é uma prática bastante comum no melhoramento genético (Resende, 2002a). No caso de cafeeiros, isso ocorre em função de avaliações determinarem a consistência de flutuações bienais de produção e de outras características de interesse agrônomo (Sera, 2001; Pereira, 2010). Conforme Matiello et al. (2024), a produtividade deve ser avaliada entre quatro e oito safras, tanto para verificar o potencial médio quanto a longevidade em termos produtivos. Desse modo, cada ciclo de seleção tende a apresentar uma média de seis anos para a avaliação de progênes e indivíduos (Conceição; Fazuoli; Toma-Braghini, 2005).

Para a avaliação genética com uso de medidas repetidas, Resende (2002a) recomenda o emprego de modelos de repetibilidade, os quais consideram o efeito adicional de ambiente permanente. Sem considerar os efeitos de epistasia, as observações fenotípicas (y) nesses modelos são descritas como: $y = \mu + g + e_t + e_p$. Portanto, tem-se a média genotípica ($\mu + g$) somada aos efeitos de ambiente temporário (e_t) e permanente (e_p), o que resulta em y como valor fenotípico temporário (Resende, 2002a).

Analogamente, aos efeitos considerados no modelo estatístico, a variância fenotípica de y ($\hat{\sigma}_y^2$) é dada por: $\hat{\sigma}_y^2 = \hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_{e_t}^2 + \hat{\sigma}_{e_p}^2$ (Resende, 2002a). Tanto pelo coeficiente de regressão do valor fenotípico permanente sobre o valor fenotípico temporário (β_{fpy}) quanto pela razão de variâncias, obtém-se o estimador da repetibilidade (ρ): $\hat{\beta}_{fpy} = COV[(\mu + g), y] / \hat{\sigma}_y^2 = (\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_{e_p}^2) / \hat{\sigma}_y^2 = \rho$ (Resende, 2002a). Em quaisquer características com a realização de medidas repetidas, é possível obter a variância atribuída ao efeito permanente ($\hat{\sigma}_{e_p}^2$) e, conseqüentemente, a repetibilidade (Resende, 2002a; Bourdon, 2014).

A possibilidade em estimar a repetibilidade (ρ) é relevante em vista desse parâmetro estar associado à correlação fenotípica entre medidas repetidas em um mesmo indivíduo (Lush, 1937; Resende, 2002a). Nesse caso, tem-se que a repetibilidade é equivalente com: $\rho = [COV_g(y_1, y_2) + COV_{e_p}(y_1, y_2)] / \hat{\sigma}^2(y)$ (Resende, 2002a). Tal conhecimento é fundamentalmente importante à eliminação de efeitos da correlação residual entre medidas repetidas (Resende, 2007). Assim, é possível mensurar a capacidade de um organismo repetir a expressão do caráter, ao longo de vários períodos no decorrer de sua vida (Resende, 2002a; Bourdon, 2014).

Desse modo, o parâmetro atua como medida à comprovação da veracidade a respeito da consistência do desempenho do genótipo (Bourdon, 2014; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Além disso, pode-se interpretar a estimativa de repetibilidade como a expressão da proporção da variância fenotípica atribuída aos efeitos genéticos, que podem estar confundidos com os efeitos permanentes. Nesse sentido, o parâmetro representa o limite superior da herdabilidade (Abeywardena, 1972; Falconer; Mackay; 1996; Bonomo et al., 2004). Para Resende (2002a), isso significa que nos casos de alta estimativa de repetibilidade, pouco pode ser dito sobre o coeficiente de herdabilidade.

No entanto, Resende (2002a) também ressalta que o coeficiente de repetibilidade é mais próximo a herdabilidade no sentido amplo do que ao parâmetro no sentido restrito. Por isso, recomenda-se o uso exclusivo da repetibilidade à propósitos relacionados às populações em que os indivíduos selecionados são mantidos no mesmo microambiente ou propagados vegetativamente. Por outro lado, o uso isolado da repetibilidade não deve ser adotado para o melhoramento de populações em que se almeja a descendência dos indivíduos selecionados. Nesses casos, as inferências sobre o valor genético aditivo são consideradas limitadas (Resende, 2002a).

Em vista de se caracterizar como uma medida de correlação, as estimativas de repetibilidade variam entre zero e um (Resende, 2002a), sendo que Bourdon (2014) relata a possibilidade de estimar valores entre -1 e +1. A magnitude do coeficiente de repetibilidade pode ser classificada por meio de G_1/G_m , dado por: $G_1/G_m = \{[1 + (m - 1)\rho]/m\}^{1/2}$ (Resende; Alves, 2020). Por essa expressão, são comparados os ganhos fenotípicos permanentes obtidos por uma única medida (G_1) em relação ao ganho ao realizar m medidas (G_m) (Resende, 2002a; Resende; Alves, 2020).

Assim, resultados obtidos para G_1/G_m permitem inferir a respeito da magnitude da repetibilidade em termos de classificação em alta ($G_1/G_m \geq 0,90$), moderada ($0,80 < G_1/G_m < 0,90$) e baixa ($G_1/G_m \leq 0,80$). Conforme Resende (2002a), ao assumir $m = 2$ para G_m , as estimativas de repetibilidade são classificadas como alta ($\rho \geq 0,60$), moderada ($0,30 < \rho < 0,60$) e baixa ($\rho \leq 0,30$). No mesmo raciocínio, para $m = 3$, a estimativa é considerada alta ($\rho \geq 0,72$); moderada ($0,47 \leq \rho < 0,72$) e baixa ($\rho \leq 0,46$). Enquanto, classificações em alta ($\rho \geq 0,75$); moderada ($0,75 < \rho < 0,52$) e baixa ($\rho \leq 0,52$) se referem aos valores em $m = 4$.

A classificação quanto a magnitude do coeficiente de repetibilidade sugerida por Resende (2002a) e Resende e Alves (2020) é variável ao número de m . Portanto, assim como reportado à herdabilidade, Bourdon (2014) ressalta que a repetibilidade deve ser interpretada

como parâmetro referente às condições específicas que permitiram a estimação. Isso significa que o coeficiente de repetibilidade também não se caracteriza como uma estimativa estática, em vista das variações relacionadas à população, do ambiente e do número e condições dadas pelas medições empregadas.

É importante destacar que conforme o aumento de m , o coeficiente de repetibilidade também precisa ser elevado para ser classificado como alto. Além disso, em infinitas mensurações, a escala de magnitudes da repetibilidade e dos ganhos fenotípicos obtidos entre uma e infinitas medidas (G_1/G_∞) são equivalentes e, portanto, $m = \infty \rightarrow \rho_\infty \equiv G_1/G_{m=\infty}$. Isso significa que, para $m = \infty$, os coeficientes de repetibilidade são classificados conforme a própria magnitude de $G_1/G_{m=\infty}$, sendo: alto ($\rho_\infty \equiv G_1/G_{m=\infty} \geq 0,90$); moderado ($0,80 < \rho_\infty \equiv G_1/G_{m=\infty} < 0,90$) e baixo ($\rho_\infty \equiv G_1/G_{m=\infty} \leq 0,80$).

Semelhantemente à expressão de $G_1/G_m = \{[1 + (m - 1)\rho]/m\}^{1/2}$, é possível determinar o ganho em eficiência de seleção pelo uso de m medidas (G_{s_m}) em comparação a uma única mensuração (G_{s_1}). Para tanto, o computo da eficiência de seleção é dado por Resende (2002a) como: $G_{s_m}/G_{s_1} = \{m/[1 + (m - 1)\rho]\}^{1/2}$. Conforme o autor, a expressão também pode ser definida pela razão entre as acurácias seletivas com m e com uma medição por indivíduo, algebricamente expressa como: $G_{s_m}/G_{s_1} = r_{\hat{a}a_m}/r_{\hat{a}a_1}$. Embora o desenvolvimento de tal expressão seja baseada nos efeitos aditivos, pode-se aplicar aos efeitos genotípicos e fenotípicos permanentes (Resende, 2002a). Assim, tem-se que: $G_{s_m}/G_{s_1} = r_{\hat{g}g_m}/r_{\hat{g}g_1}$ e $G_{s_m}/G_{s_1} = r_{\hat{p}p_m}/r_{\hat{p}p_1}$, respectivamente às acurácias de seleção em termos genotípicos e fenotípicos permanentes.

A obtenção de G_{s_m}/G_{s_1} também é viável ao interesse em estimar a eficiência dos ganhos genéticos por ciclo de seleção (EC), baseado no intervalo entre gerações (L). Nesse caso, considera-se a multiplicação pela razão entre o intervalo de gerações com uma (L_1) e m medições (L_m), de forma que: $EC = [(G_{s_m}/G_{s_1}) \times (L_1/L_m)]$ (Resende, 2002a). Os valores de L são baseados no somatório do número de anos referente a idade da primeira produção (I) e aos períodos necessários à produção de sementes (S) e de mudas (M), além do grau de liberdade do número de medições praticadas ($m - 1$), no qual: $L = I + S + M + (m - 1)$ (Resende, 2002a). Em vista de $G_{s_m}/G_{s_1} = r_{\hat{a}a_m}/r_{\hat{a}a_1} = \{m/[1 + (m - 1)\rho]\}^{1/2}$, a expressão de EC é dada por Resende (2002a) tanto por: $EC = [(r_{\hat{a}a_m}/r_{\hat{a}a_1}) \times (L_1/L_m)]$, quanto por: $EC = [\{m/[1 + (m - 1)\rho]\}^{1/2} \times (L_1/L_m)]$.

Para cafeeiros arábica, as mudas são produzidas em um ano ($M = 1$), quando semeadas

entre agosto e outubro, conforme Matiello et al. (2024). Após o plantio das mudas em campo, a primeira produção significativa costuma acontecer com três anos (Rodríguez; Vasquez, 2009) e, então, $I = 3$. Em vista da necessidade de avaliar no mínimo quatro anos produtivos para a seleção (Esques; Leroy, 2009; Matiello et al., 2024), pode-se considerar: $S = 3$ como período mínimo à produção de sementes após a primeira safra. Ao considerar, de maneira genérica, $L_1 \cong 7$ e $L_m \cong 7 + (m - 1)$ para *C. arabica*, os ganhos com a eficiência por ciclo de seleção podem ser expressos como: $EC = \left\{ \sqrt{m/[1 + (m - 1)\rho]} \right\} \times \{7/[7 + (m - 1)]\}$.

Baseado na estimativa de repetibilidade, é possível determinar o número ótimo de m medidas para um determinado caráter, baseado em frações desejadas de acurácia (Vasconcellos et al., 1985; Resende, 2002a) – detalhado no tópico seguinte. Casos de baixa magnitude ao coeficiente de repetibilidade exigem o aumento do número de avaliações para que o processo de seleção seja acurado (Abeywardena, 1972). Conforme Resende (2002a), é comum que, com o aumento de m , caracteres com menores estimativas de repetibilidade apresentem maior acurácia seletiva. Por outro lado, em caracteres que apresentam alta repetibilidade, não há resposta quanto a elevação da acurácia com o aumento do número de medidas repetidas (Resende, 2002a). Estimativas elevadas para o coeficiente de repetibilidade indicam que a seleção com base em uma única ou poucas medições são válidas (Abeywardena, 1972; Resende, 2002a).

2.2.2.4.3 Acurácia e confiabilidade de avaliação e seleção genética

A acurácia é conceituada como um dos parâmetros mais importantes no contexto da avaliação genética (Henderson, 1984). Isso se deve a propriedade em informar o nível de confiança de avaliações, às predições dos valores associados ao indivíduo, e do correto ordenamento de genótipos com fins seletivos (Resende, 2002a; Resende; Duarte, 2007). Além disso, por ser uma medida associada a precisão seletiva, a acurácia é o principal elemento referente ao progresso genético (Resende, 2002a).

Na predição de valores genotípico ou genético aditivo, nem sempre os valores preditos são iguais aos verdadeiros. Nesse sentido, o parâmetro da acurácia possibilita avaliar a correlação entre os valores preditos e verdadeiros ao nível genotípico ($r_{\hat{g}g}$) ou genético aditivo ($r_{\hat{a}a}$) (Resende, 2002a; 2002b; Resende; Duarte, 2007). Segundo Resende (2002a), esse parâmetro também é importante à comparação de métodos de seleção, a fim de identificar o melhor preditor do valor genético verdadeiro (Resende, 2002a).

No entanto, Resende (2002a) ressalta que a acurácia não tem a propriedade de informar se um indivíduo é bom ou não. Conforme o autor, apenas com a informação do efeito genético aditivo (\hat{a}), é possível determinar os indivíduos superiores. Casos de indivíduos com alto \hat{a} e menor acurácia demonstram que houve maior penalização na avaliação genética deste em comparação aos demais. Isso significa que a média das progênies foi mais descontada ou forçada à média geral do que as médias das progênies de outros indivíduos. Assim, os intervalos de confiança serão mais amplos ao valor genético predito, o que possibilita ser melhor que os demais indivíduos em alguma probabilidade (Resende, 2002a).

A acurácia está fundamentalmente relacionada aos procedimentos de seleção à nível de indivíduos, entre e dentro de famílias e do parentesco, combinado às progênies e à metodologia abordada à predição de valores genéticos (Resende, 2002a). Em casos de uma única avaliação em nível de indivíduos, Resende (2002a) reporta que a acurácia é dada pela raiz quadrada da herdabilidade ($r_{\hat{a}a} = \sqrt{h_{ns}^2}$). Por outro lado, com várias avaliações ou medições (m) no indivíduo, considera-se o coeficiente de repetibilidade (ρ) na determinação do fator de ponderação da média fenotípica em quantidade ($\beta = (m \times h_{ns}^2) / [1 + (m - 1)\rho]$) e como acurácia ($r_{\hat{a}a} = \sqrt{\beta}$) para a seleção (Resende, 2002a).

Na seleção baseada na média de progênies, a acurácia também é dada por: $r_{\hat{a}a} = \sqrt{\beta}$, porém, o fator de ponderação (β) considera a correlação genética aditiva (ρ_a) e de dominância (ρ_d) entre os indivíduos. Desse modo, Resende (2002a) descreve a expressão da acurácia ao nível de média de progênies como: $r_{\hat{a}a} = \sqrt{\frac{1+(n-1)\rho_a}{n} \frac{[1+(n-1)\rho_a] h_{ns}^2}{1+(n-1)[\rho_a h_{ns}^2 + \rho_d (h_{bs}^2 - h_{ns}^2)]}}$. Na expressão, considera-se a correlação para irmãos germanos em: $\rho_a = 1/2$ e $\rho_d = 1/4$ e para meios-irmãos em: $\rho_a = 1/4$ e $\rho_d = 0$ (Resende, 2002a).

Ao considerar a correlação fenotípica intraclasse dentro de progênies (t), expressa por $t = \rho_a h_{ns}^2 + \rho_d (h_{bs}^2 - h_{ns}^2)$, pode-se determinar o fator de ponderação e acurácia para a seleção dentro de famílias (Resende, 2002a). Para esse tipo de seleção, Resende (2002a) relata que os indivíduos são selecionados com base no desvio de seu valor fenotípico em relação à média de progênies. Assim, as expressões do fator de ponderação e acurácia são descritas pelo autor, respectivamente como: $\beta = [(1 - \rho_a) h_{ns}^2] / (1 - t)$ e $r_{\hat{a}a} = \sqrt{\frac{n-1}{n} \frac{(1-\rho_a)^2}{(1-t)} h_{ns}^2}$.

Como medida de correlação, os valores de acurácia seletiva variam entre zero e um (Resende, 2002a; Resende; Duarte, 2007). Os valores são determinados pela magnitude da variação residual, pelo número de repetições e pela proporção entre as variações de causas

genéticas e ambientais relacionados ao caráter em estudo (Resende; Duarte, 2007). Associados a herdabilidade no sentido restrito e aos valores da estatística de F de Snedecor, a acurácia pode ser classificada em três (Resende, 2002a) ou quatro níveis de precisão (Resende; Duarte, 2007; Resende; Alves, 2020).

Conforme a classificação de Resende (2002a), a acurácia é definida como baixa ($0,10 \leq r_{\hat{a}a} \leq 0,40$), média ou moderada ($0,40 < r_{\hat{a}a} < 0,70$) e alta ($r_{\hat{a}a} \geq 0,40$). Os mesmos intervalos de valores são considerados à classificação da acurácia em classes baixa e moderada para Resende e Duarte (2007) e Resende e Alves (2020). No entanto, os mesmos autores reportam que valores de acurácia em $0,70 \leq r_{\hat{a}a} < 0,90$ e de $r_{\hat{a}a} \geq 0,90$ são classificados como alta e muito alta, respectivamente.

Embora a acurácia seja determinada por diversos fatores, Resende (2002a) ressalta que o valor máximo é limitado pela herdabilidade da característica em estudo. Por esse motivo, Resende e Alves (2020) associam as classificações (i) baixa; (ii) moderada; (iii) alta; e muito alta (iv) para acurácia com as de herdabilidades individual no sentido restrito. Assim, as magnitudes de acurácia se referem às herdabilidades de classe: (i) baixa ($0,01 \leq h_{n_s}^2 \leq 0,15$); (ii) moderada ($0,15 < h_{n_s}^2 < 0,50$); (iii) alta ($0,50 \leq h_{n_s}^2 < 0,80$); e (iv) muito alta ($h_{n_s}^2 \geq 0,80$). Baseado nessa relação, para $h_{n_s}^2 > 0,50$ ao nível de indivíduos, não há vantagem no uso de informações de progênes, devido à alta acurácia seletiva propiciada pela seleção individual (Resende, 2002a; Resende; Alves, 2020).

Em relação aos valores da estatística de F de Snedecor, a acurácia é obtida por: $r_{\hat{g}g} = \sqrt{1 - 1/F}$. Desse modo, a obtenção de valores apropriados de F para a acurácia desejada é dada por: $F = 1/(1 - r_{\hat{g}g}^2)$ (Resende; Duarte, 2007; Resende; Alves, 2020). Nessa estatística, considera-se os coeficientes de variação experimental (CV_e) e de variação genotípica (CV_g), além do número de repetições (n), de forma que: $F = 1 + [(n \times CV_g^2)/CV_e]$ (Resende; Alves, 2020). Na exigência simultânea desses parâmetros para a determinação da acurácia, Resende e Alves (2020) descrevem a seguinte expressão alternativa à obtenção da acurácia: $r_{\hat{g}g} = \{1/[1 + (CV_e^2/CV_g^2)/n]\}^{1/2}$.

Apesar de $r_{\hat{g}g} \geq 0,90$ ser considerado como ideal, Resende e Duarte (2007) relatam que $r_{\hat{g}g} \geq 0,70$ é suficiente no cenário prático de características quantitativas. Em vista que essa magnitude equivale à $F = 1,96$, os valores de F devem ser aproximadamente superiores a 2,0 (Resende; Alves, 2020). No caso da fixação do número de repetições ou de indivíduos por tratamento, a acurácia e precisão da avaliação genotípica pode ser inferida pelo coeficiente de

variação relativa (CV_r), obtido por: $CV_r = CV_g/CV_r$ (Vencovsky, 1987; Resende; Alves, 2020). Em termos de indivíduos de populações perenes ou parcelas de espécies anuais, Resende e Alves (2020) reportam que $F = 1 + n h^2 / (1 - h^2)$.

Estimativas de herdabilidade (h^2) e repetibilidade (ρ), também possibilitam obter o número apropriado de repetições ou indivíduos (n) por tratamento ou de medidas repetidas (m) para a acurácia e confiabilidade desejada (Resende; Alves, 2020). Para tanto, Resende e Alves (2020) descrevem que a quantificação de n aborda a confiabilidade dos valores genéticos (r_{gg}^2), de forma que: $n = r_{gg}^2(1 - h^2) / [h^2(1 - r_{gg}^2)]$. Além disso, conforme os valores de F de Snedecor, tem-se que: $n = [(F - 1)(1 - h^2)] / h^2$ (Resende; Alves, 2020). Baseado na confiabilidade dos valores fenotípicos (r_{ff}^2) e em ρ , Resende e Alves (2020) descrevem o computo de m por: $m = r_{ff}^2(1 - \rho) / [\rho(1 - r_{ff}^2)]$.

Para Resende (2002a), os parâmetros de herdabilidade no sentido restrito e repetibilidade também possibilitam determinar o máximo valor de acurácia (r_{aa}^2) por meio de $r_{aa}^2 = h_{ns}^2 / \rho$. Para valores fixos de repetibilidade, a acurácia máxima é elevada conforme o aumento da herdabilidade (Resende, 2002a). Além disso, Resende (2002a) ressalta que a acurácia pode ser aumentada com o uso de medidas repetidas, sobretudo em situações em que a herdabilidade e repetibilidade são, simultaneamente, baixas. Para uma fração desejada de acurácia (f), tem-se que o m é obtido por: $m = \frac{f(1-\rho)}{(1-f)\rho}$ e, portanto, o número de medições independe da estimativa de herdabilidade (Resende, 2002a).

2.3 MELHORAMENTO GENÉTICO DE CAFEEIROS ARÁBICA

O melhoramento genético de plantas tem sido executado ao longo da evolução da agricultura (Brown; Caligari, 2008; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Na maioria dos casos, plantas atípicas detectadas em campo eram selecionadas pela colheita de suas sementes pelos próprios agricultores (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Pinto (2009) descreve o agricultor primitivo como um “melhorista incipiente que atuava antes mesmo da invenção da escrita”. Empiricamente, esses agricultores foram responsáveis pelas primeiras mudanças alélicas dirigidas às espécies, o que contribuiu com o aspecto evolucionário vegetal (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Entretanto, o pioneirismo do melhoramento era desprovido de qualquer conhecimento acerca da hereditariedade de características selecionadas. As seleções eram, sobretudo,

direcionadas aos fenótipos com maior produtividade e/ou com qualidade de consumo mais agradáveis (Brown; Caligari; Campos, 2014). Apenas ao longo do século 20, foram definidas as bases para o melhoramento genético moderno (Brown; Caligari; Campos, 2014). Com os estudos genéticos, a evolução dos métodos de melhoramento e a aplicação de avaliações biométricas, outros critérios passaram a ser considerados (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Historicamente, esse panorama também se repete às fases abordadas no melhoramento genético de café em todo o mundo. Na primeira fase, pela introdução das primeiras plantas e subsequente seleção baseada no empirismo. Enquanto a segunda, baseada no desenvolvimento de cultivares a partir do estabelecimento de métodos científicos (Mendes et al., 2008a). Essas fases também são análogas às principais etapas do melhoramento genético vegetal, referente à introdução de plantas, a seleção de linhagens superiores e a realização de hibridações para o desenvolvimento de cultivares (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

2.3.1 Origem, Domesticação e Início do Melhoramento de *C. arabica*

Os cafeeiros pertencem ao filo das Fanerógamas, à classe das Angiospermas e subclasse Eudicotiledônea, à ordem Rubiales, da família das Rubiaceae, tribo Coffeae e subtribo Coffeinae, no gênero *Coffea* (Guerreiro Filho et al., 2008a; Davis; Rakotonasolo, 2008; Davis, 2010; 2011; Davis et al., 2011; 2020). Na família das Rubiaceae, esse gênero é considerado, inclusive, o mais importante em termos econômicos (Vega; Rosenquist; Collins, 2003). O alcance geográfico de *Coffea* é considerado amplo e compreende às regiões tropicais da África e Ásia, ilhas do Oceano Índico e Australasia (Davis et al., 2011; 2019; Davis; Rakotonasolo, 2021).

Alguns países dessas localidades são considerados os principais centros de diversidade de *Coffea*. Sobretudo em Madagascar e no leste africano, muitas espécies foram identificadas em florestas tropicais na segunda metade do século 19 (Charrier; Berthaud, 1985). No continente africano, Davis et al. (2019) destacam a Etiópia, Sudão do Sul, Camarões, Quênia, Tanzânia e Uganda. Enquanto no Oceano Índico estão as Ilhas de Madagascar, Comores, Maurício e Mascarenhas (Davis et al., 2019).

São conhecidas 130 espécies de *Coffea* (Davis; Rakotonasolo, 2021), embora apenas 1,5% a 2,3% são de interesse comercial. A maioria das espécies possuem importância exclusiva aos programas de melhoramento, por oferecerem variabilidade genética em inúmeras características (Charrier; Berthaud, 1985; Sakiyama et al., 2005; Guerreiro Filho et al., 2008).

Isso se deve ao cultivo e o comércio de café ser realizado, praticamente, apenas por *C. arabica* e *C. canephora* (USDA, 2023; ICO, 2024). Entretanto, até o final do século 18, o mercado de café era exclusivo para *C. arabica* (Crawford, 1852). Apenas em 1875 e 1897 foi despertado o interesse de cultivo, respectivamente, às espécies *C. liberica* e *C. canephora* (Cramer, 1957; Bridson, 1985; Davis et al., 2019; Insanu et al., 2021). Na atualidade, *C. liberica* responde por uma parcela inferior a 1% de todo o café produzido no mundo (Davis et al., 2006). Por isso, é considerado que o interesse atual dessa espécie se restringe apenas aos programas de melhoramento (N'Diaye et al., 2005; Sera et al., 2022b).

Popularmente conhecido como café arábica, a espécie *C. arabica* é originária das florestas de parte do sudoeste da Etiópia (Zerga e Tsegaye, 2020). Conforme estudos geográficos e de compatibilidade de cruzamentos, a espécie se originou da hibridação natural de gametas não reduzidos de *C. eugenoides* e *C. canephora* (Charrier; Berthaud, 1985; Carvalho; Mônaco, 1968; Lashermes et al., 1999). Por esse motivo, o café arábica é um alotetraploide com 44 cromossomos, enquanto as outras espécies de *Coffea* são todas diploides (Guerreiro Filho et al., 2008a; Sakiyama, 2015). Conforme os estudos de Salojärvi et al. (2024), o evento da aloploidia de *C. arabica* ocorreu há, aproximadamente, 350 a 610 mil anos.

Acredita-se que a domesticação de *C. arabica* foi iniciada após a identificação de plantas na região da Albynissia, ao oeste do *Great Rift Valley* por volta do ano de 575 (Crawford, 1852; Wellman, 1961; Chalfoun; Reis, 2010; Sakiyama, 2015). Para Namreen Asif e Panakaje (2022), o café foi inicialmente identificado em Kaffa, na Etiópia. Ambos os locais relatados pertencem ao atual território da Etiópia, o que caracteriza o país como centro de origem primária de *C. arabica* (Sakiyama, 2015; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Contudo, ainda não há conhecimento a respeito da origem da população de cafeeiros cultivados mundialmente na atualidade (Salojärvi et al., 2024).

A origem etíope do café arábica era desconhecida pela maioria dos botânicos e naturalistas europeus até o final do século 17 (Meyer, 1965). Por conta do cultivo de *C. arabica* ter sido iniciado no Iêmen, entre os séculos 15 e 16, creditava-se a origem da espécie ao sul da Península Arábica (Linnaeus, 1753; Chevalier, 1929; Meyer, 1965; Sakiyama et al., 2005). Poucos autores relatavam a existência de cafeeiros na Etiópia, tanto silvestres quanto plantas domesticadas, antes de serem cultivados no Iêmen (Crawford, 1852; Meyer, 1965).

As plantas do Iêmen foram muito relevantes em vista da dispersão de *C. arabica* para diversos países cafeicultores (Meyer, 1965; Guerreiro Filho et al., 2008a). Por isso, os cafeeiros iemitas são considerados como ancestrais da maioria dos cafezais dos principais países produtores. Cafeeiros iemitas e àqueles atualmente cultivados são bastante próximos, em

termos genéticos (Montagnon et al., 2021), principalmente com os derivados de ‘Typica’ e ‘Bourbon’. Por outro lado, o Iêmen também possui cafeeiros nativos em seu território, os quais podem ter sido resultantes de migração por causas naturais (Montagnon et al., 2021; Salojärvi et al., 2024). Em determinadas plantas iemitas, não há similaridade genética com cafeeiros cultivados e, nem mesmo, com acessos silvestres da Etiópia (Montagnon et al., 2021).

Entre os anos de 1600 e 1700, os primeiros cafeeiros foram introduzidos em diversas regiões aptas ao cultivo no Oceano Índico (Sakiyama, 2015; Salojärvi et al., 2024). As plantas foram levadas, principalmente, por europeus mercantilistas às colônias holandesas, francesas, inglesas, espanholas e portuguesas (Ervine, 1969; Sakiyama et al., 2005). Na Índia, a introdução do café ocorreu em 1670 por meio de Baba Budan, no qual é creditado a lenda de levar sementes provenientes Iêmen, escondidas em sua barba (Naidu, 2018; Namreen Asif; Panakaje, 2022). No final do século 17, neerlandeses também foram responsáveis por introduzir o cafeeiro na região indiana de Malabar (Naidu, 2018) e na Ilha de Java, na Indonésia (Lécolier et al., 2009; Slavova; Georgieva, 2019). Esses cafeeiros foram responsáveis pelo início de todo o cultivo industrial de café na Indonésia (Lécolier et al., 2009).

Em 1710, em meio aos cafezais da Ilha de Java, uma única planta foi coletada e levada pelos neerlandeses ao Jardim Botânico de Amsterdã (Cramer, 1913; Eskes; Leroy, 2009; Lécolier et al., 2009). Algumas décadas depois, devido às plantas possuírem características típicas à espécie arábica, Cramer (1913) denominou a variedade como Typica. Por isso, a variedade Typica se refere às plantas levadas do Iêmen até a Indonésia pelos neerlandeses (Cramer, 1913; Lécolier et al., 2009; Sakiyama, 2010). Além disso, derivados dessa única planta de Amsterdã deram origem aos primeiros cafezais do Suriname, Guiana e Brasil (Chalfoun; Reis, 2010).

É importante enfatizar que a variedade Typica de Java não se caracteriza como a própria variedade homônima. Na realidade, ‘Java’ é derivada do acesso etíope de Abyssinia, introduzido no país em 1928 (Cramer, 1957; Eskes; Leroy, 2009). ‘Java’ foi obtida em Camarões e lançada para o cultivo em 1980, a partir de seleções em ‘Abyssinia’ para alto vigor e resistência para determinadas doenças (Bourharmont, 1992; Eskes; Leroy, 2009). Além disso, é importante destacar que ‘Abyssinia’ ainda pode ser encontrada entre diversas plantas introduzidas na coleção do leste de Java (Eskes; Leroy, 2009).

Os cafeeiros introduzidos na Ilha de Reunião deram origem a variedade Bourbon, em referência ao antigo nome da Ilha (Sakiyama, 2015). Nesse local também foram originadas as variedades Laurina e Mokka, as quais são mutantes de ‘Bourbon’ (Carvalho et al., 2008; Fazuoli et al., 2008). Carvalho et al. (2008) relatam também que ‘Laurina’ é comumente referenciada

como ‘Murta’, ‘Bourbon Pointu’ e ‘Smyrna’ (Carvalho et al., 2008). Por outro lado, ‘Mokka’ não possui nenhuma relação com o porto iemita homônimo e nem com o defeito de sementes, o qual é denominado como “moca” (Fazuoli et al., 2008; Mendes et al., 2008b).

No Brasil, o cultivo de café foi iniciado com a introdução de ‘Typica’ no norte do país em 1727 (Chalfoun; Reis, 2010). Diferentes denominações foram dadas para a variedade como, por exemplo, ‘Nacional’, ‘Arábica’, ‘Crioula’, ‘Comum’ e ‘Brasil’ (Sakiyama et al., 2005; Mendes et al., 2008ab). No século seguinte, as mutações de ‘Typica’ deram origem a outras cultivares, empiricamente selecionadas, como ‘Amarelo de Botucatu’ e ‘Maragogipe’ (Mendes et al., 2008a). No entanto, os dois genótipos mutantes possuíam apenas modificações morfológicas, sem alteração no potencial produtivo (Mendes et al., 2008b).

Com a necessidade de ampliar a base genética e a produção nacional de café, o governo brasileiro providenciou a introdução das cultivares Bourbon Vermelho e Sumatra, nos anos de 1859 e 1896, respectivamente (Sakiyama et al., 2005; Mendes et al., 2008a; Fazuoli et al., 2008). Porém, acredita-se que ‘Sumatra’ seja uma linhagem da variedade Typica, em razão de inúmeras semelhanças, oferecendo pouca variabilidade genética (Mendes et al., 2008a). Além disso, Mendes et al. (2008ab) descrevem que ‘Sumatra’ era uma das denominações utilizadas para se referir à ‘Typica’, no passado.

Alguns anos depois, semelhante ao ocorrido com ‘Typica’, as mutações e cruzamentos naturais envolvendo a cultivar Bourbon Vermelho, originaram ‘Bourbon Amarelo’, ‘Caturra Vermelho’ e ‘Caturra Amarelo’ (Mendes et al., 2008a; Pereira; Baião, 2015). Nesses mutantes foi verificado um aumento no potencial produtivo, como é o caso do ‘Bourbon Amarelo’ que superava ‘Bourbon Vermelho’ em 32 a 45% (Fazuoli et al., 2008). Enquanto para a cultivar Caturra, além de elevada capacidade produtiva, foi identificada a redução no porte e comprimento dos internódios, atribuído ao fator dominante de *CtCt* (Carvalho et al., 2008).

No início do desenvolvimento da cafeicultura brasileira, diversas tentativas de ampliação da base genética de *C. arabica* foram realizadas. As introduções de ‘Murta’, ‘Polysperma’, ‘Laurina’ e ‘Mokka’ são alguns desses exemplos (Mendes et al., 2008a). Atualmente, esses genótipos estão presentes somente em bancos de germoplasma de centros de pesquisas (Sera, 2001; Mendes et al., 2008a). Isso se deve ao desinteresse comercial da época, além de oferecerem pouca variabilidade genética, por serem derivados de mutações em ‘Bourbon’ e ‘Typica’ (Mendes et al., 2008b).

2.3.2 Intensificação dos Estudos de Desenvolvimento de Variedades

Atualmente, sabe-se que derivados de ‘Typica’ e ‘Bourbon’ possuem parentesco de primeiro grau, o que confirma a origem nos primeiros cafeeiros do Iêmen (Salojärvi et al., 2024). As seleções empíricas realizadas ao longo dos anos, sobretudo por agricultores de diferentes países, direcionaram às diferenças varietais entre os dois grupos (Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). Mesmo assim, por serem derivadas dos mesmos genótipos do Iêmen, a base genética é considerada bastante estreita nas variedades de *C. arabica* (Anthony et al., 2001). A baixa variabilidade genética dos cafeeiros cultivados foi um dos principais fatores que favoreceram que o desenvolvimento epidêmico de ferrugem a partir do século 19 (Zambolim; Caixeta, 2021).

As ferrugens são causadas por fungos do gênero *Hemileia* como *H. vastatrix* Berk. & Br. e *H. coffeicola* Maub. & Rog. (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975; Godoy; Bergamin Filho; Salgado, 1997). Este último, causador da ferrugem farinhosa ou ferrugem cinza, não apresenta importância econômica e é limitado à certas regiões do continente africano (Laundon; Waterston, 1964; Lourd; Huguenin, 1982; Adejumo, 2005). Por outro lado, a ferrugem alaranjada, causada por *H. vastatrix*, é uma das principais doenças dos cafeeiros até hoje (Hein; Gatzweiler, 2006; Silva et al., 2006; 2022).

A ocorrência da ferrugem alaranjada foi descrita pela primeira vez em 1869 no Ceilão, denominado na atualidade como Sri Lanka (Talhinhas et al., 2017). Naquele período, o Ceilão era considerado como o terceiro maior produtor de café do mundo (Bergamin Filho, Amorim; Rezende, 2018; Zambolim; Caixeta, 2021). Além da elevada densidade no monocultivo, as condições de temperatura e umidade foram altamente favoráveis ao desenvolvimento de uma epidemia (Zambolim; Caixeta, 2021). Assim, anos seguintes após os primeiros relatos de sintomas da doença, os prejuízos epidêmicos colapsaram toda a cadeia produtiva da região, o que culminou na falência de produtores e na erradicação das lavouras de café arábica (Bergamin Filho; Amorim; Rezende, 2018; Zambolim; Caixeta, 2021).

Os impactos relacionados a ferrugem do Ceilão fizeram com que esse acontecimento se tornasse uma das epidemias fitopatológicas mais conhecidas no mundo (Bergamin Filho, Amorim; Rezende, 2018). Nas décadas seguintes à epidemia de ferrugem do Ceilão, o fungo se disseminou rapidamente para outras regiões cafeicultoras da África e Ásia, o que ocasionou em danos severos a cadeia produtiva desses locais (Waller; Bigger; Hillocks, 2007). Os relatos epidêmicos foram constatados gradativamente entre os anos de 1870 e 1920 nas bacias do oceano Índico e Pacífico, seguido pelos países da África atlântica entre 1950 e 1960 (Talhinhas

et al., 2017).

No continente americano, a constatação de *H. vastatrix* só foi verificada entre os anos de 1970 e 1980 (Van der Vossen, 2005; Talhinhos et al., 2017). De acordo com Waller (1982), esse pode ter sido um dos fatores que proporcionaram que o continente sul-americano tenha se consolidado como maior produtor de café até a atualidade. Os primeiros relatos da identificação de ferrugem aconteceram no Brasil em 1970, especificamente no estado da Bahia. Na época, o cultivo agrícola baiano era predominantemente composto por cacauzeiros. Por isso, acredita-se que a entrada do patógeno tenha ocorrido através de sementes de cacau vindas da África (Muller et al., 2009). Kushalappa (1989) relata uma outra hipótese, na qual os esporos de *H. vastatrix* tenham sido disseminados via correntes marítimas de ar do oceano Atlântico. Porém, o próprio autor sugere que a viagem de esporos da África às Américas é pouco provável.

A disseminação de ferrugem no Brasil ocorreu relativamente rápida, nos quatro meses seguintes, por todas as regiões produtoras do país (Chaves et al., 1970). Nos anos seguintes a identificação da ferrugem no Brasil, foram detectados os primeiros sintomas de ferrugem alaranjada em outros países da América do Sul. Provavelmente, a disseminação ocorreu a partir de esporos oriundos das lavouras brasileiras contaminadas e resultaram no aparecimento da ferrugem em países vizinhos, como na Argentina e Paraguai em 1972, na Bolívia em 1978 e no Peru em 1979 (Kushalappa, 1989). A constatação de ferrugem nos cafezais da Colômbia só ocorreu em 1983 (Alvarado, 2005).

A Venezuela foi último país limítrofe ao Brasil, na qual a doença foi identificada em 1984 (Kushalappa, 1989). Sintomas de ferrugem em países da América Central foram constatados na mesma década que nos países sul-americanos, mas a disseminação ocorreu independentemente do inóculo presente nos países da América do Sul. De acordo com Kushalappa (1989), o primeiro relato de ferrugem ocorreu em 1976 nas lavouras de Nicarágua e, posteriormente, disseminada para El Salvador em 1979, Honduras e Guatemala em 1980, México em 1981 e Costa Rica em 1983.

É inegável que a ferrugem tenha causado enormes prejuízos em toda a cadeia produtiva mundial de café. Entretanto, os impactos causados pela doença influenciaram em grandes avanços no meio científico. No ponto de vista fitopatológico, importantes investigações etiológicas foram realizadas no século 19 para *H. vastatrix* (Ward, 1882). Esses estudos são caracterizados como um dos primeiros relatos mais completos na história da fitopatologia (Waller; Bigger; Hillocks, 2007). Além disso, foram fornecidas as primeiras bases teóricas à funcionalidade de tratamentos químicos para doenças (Bergamin Filho; Amorim; Rezende, 2018).

Para o melhoramento genético de *C. arabica*, a ferrugem alaranjada foi um dos principais agentes motivadores no desenvolvimento de cultivares. Inclusive, pela intensificação de pesquisas associadas ao melhoramento à resistência para doenças em cafeeiros arábica, por diferentes países. Também é válido destacar que, historicamente, a maioria dos germoplasmas de *C. arabica* foi obtida com base na variabilidade à resistência ao patógeno (Meyer, 1965; 1968; Srinivasan; Narasimhaswamy, 1975; Srinivasan et al., 2000; Talhinhos et al., 2017; Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022a).

A busca por plantas resistentes à ferrugem é considerada um marco dos primeiros estudos de resistência a doenças em cafeeiros, conforme Talhinhos et al. (2017). Segundo Bettencourt (1981), citado por Fazuoli et al. (2005b), o primeiro cafeeiro arábica com ausência de sintomas de ferrugem foi identificado em 1870, na Índia. Esse material deu origem a cultivar Coorg, em referência ao nome do local de identificação (Fazuoli et al., 2005b). Entretanto, a resistência de ‘Coorg’ foi suplantada pouco tempo após a sua descoberta, o que impossibilitou que seu cultivo fosse amplamente realizado (Fazuoli et al., 2005b; Talhinhos et al., 2017).

Outros autores relatam que o primeiro genótipo resistente à ferrugem aconteceu somente em 1911, em Doddengooda, Mysore, na Índia (Talhinhos et al., 2017). Com a identificação de resistência pelo cafeicultor L.P. Kent, foi originada a cultivar denominada como ‘Kent’ (Fazuoli et al., 2005b). Duas hipóteses são relatadas por Bettencourt e Carvalho (1968) a fim de descrever a origem de ‘Kent’. Uma delas se refere ao aparecimento de um mutante com resistência às raças predominantes na região. Outra hipótese descreve que Kent pode ter sido introduzida no país, por meio de sementes originadas da Etiópia (Bettencourt; Carvalho, 1968).

A disponibilidade de ‘Kent’ possibilitou a substituição das lavouras suscetíveis de ‘Coorg’ em 1918 (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975; Alvarado, 2005; Talhinhos et al., 2017). Entretanto, similarmente ao relatado para ‘Coorg’, a resistência de ‘Kent’ não se mostrou duradoura. A cultivar Kent passou a apresentar suscetibilidade à *H. vastatrix* em 1930 (Mayne, 1932; Bettencourt, 1981). Mesmo assim, essa variedade ainda pode ser encontrada em cultivo em algumas regiões da Índia e do continente africano (Fazuoli et al., 2005b).

Independentemente de qual das cultivares, ‘Coorg’ ou ‘Kent’, tenha sido o primeiro cafeeiro arábica resistente, ambos os relatos ocorreram na Índia. Considera-se, portanto, que a Índia foi o primeiro país a iniciar as pesquisas para a resistência à ferrugem (Srinivasan et al., 2000; Talhinhos et al., 2017). As pesquisas indianas de melhoramento passaram a ser enfatizadas pelo estabelecimento do Central Coffee Research Institute (CCRI) em Balehonnur a partir da década de 1920 (Silva et al., 2006).

No Brasil, o melhoramento genético foi intensificado a partir da década seguinte, com

a criação da Seção de Genética do Instituto Agrônomo (IAC) em Campinas (Carvalho; Fazuoli, 1993; Mendes et al., 2008a). No entanto, é importante destacar que o primeiro registro de ferrugem no Brasil ocorreu somente em janeiro de 1970 no estado da Bahia (Zambolim; Caixeta, 2021). Até a década de 1960, o melhoramento genético brasileiro se baseava no desenvolvimento de cultivares produtivas, vigorosas, longevas e com ampla adaptação às diferentes regiões brasileiras (Sera et al., 2022b).

Consequentemente, as primeiras cultivares desenvolvidas pelo IAC não tiveram a resistência à ferrugem como um dos requisitos principais à seleção. Isso pode ser verificado pelas características presentes às cultivares do grupo Mundo Novo e Catuaí, as quais são suscetíveis para quase todas as doenças (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Apenas após o aparecimento e a rápida dispersão da ferrugem, além da suscetibilidade apresentada pelos cafezais brasileiros, o melhoramento à resistência a ferrugem foi mais enfatizado no Brasil.

No Brasil, os estudos fitotécnicos em cafeeiros passaram a ser atribuídos à Seção de Café do Instituto Agrônomo (IAC) em Campinas, no ano de 1923. Alguns anos depois, foram iniciados os estudos no melhoramento genético da cultura com a criação da Seção de Genética no IAC em 1929. Além disso, em 1932, as pesquisas brasileiras em cafeeiros foram intensificadas com o estabelecimento de um amplo programa multidisciplinar (Carvalho; Fazuoli, 1993; Mendes et al., 2008a).

No entanto, é importante destacar que o primeiro registro de *H. vastatrix* no Brasil ocorreu somente em 1970 (Zambolim; Caixeta, 2021). Assim, a resistência à ferrugem não foi um critério para o desenvolvimento das primeiras cultivares pelo IAC. Até a década de 1960, o melhoramento genético brasileiro se baseava no desenvolvimento de cultivares produtivas, vigorosas, longevas e com ampla adaptação às diferentes regiões brasileiras (Sera et al., 2022b). Essa situação justifica a suscetibilidade a doenças apresentada pelas cultivares de Mundo Novo e Catuaí, lançadas nas décadas de 1950 e 1970 (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b).

A primeira cultivar de Mundo Novo foi obtida das seleções de cafeeiros resultantes da hibridação espontânea entre ‘Sumatra’ e ‘Bourbon Vermelho’. Enquanto as cultivares de Catuaí foram originadas do cruzamento artificial entre ‘Caturra Amarelo IAC 476-11’ e ‘Mundo Novo IAC 374-19’ (Mendes et al., 2008a; Carvalho et al., 2022). Assim, a suscetibilidade à ferrugem apresentada pelas cultivares de Mundo Novo e Catuaí se deve aos genitores também suscetíveis (Sera et al., 2022a; 2022b).

Por outro lado, a disponibilidade de ‘Mundo Novo’ e ‘Catuaí’ obteve enorme notoriedade, em vista desses cafeeiros serem altamente produtivos e vigorosos. Com a ampla aceitação por parte dos cafeicultores da época, praticamente, todo o parque cafeeiro do país

passou a ser constituído por esses dois grupos de cultivares. Tal situação favoreceu a rápida dispersão da ferrugem aos cafezais suscetíveis, após o aparecimento da doença no Brasil. Mas também culminou na ênfase dos estudos de melhoramento para resistência a patógenos em cafeeiros (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b).

2.3.2.1 Exploração de germoplasmas com introgressão de diploides de *Coffea* sp.

Devido às epidemias de ferrugem, diversas regiões produtoras foram prejudicadas pela ausência de métodos de controle químico e varietal para a doença. Assim, a busca por plantas geneticamente resistentes não se restringia apenas à espécie arábica (Zambolim; Caixeta, 2021). Apesar das características indesejáveis à qualidade de bebida, outras espécies recentemente identificadas apresentavam menor severidade à doença (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975; Zambolim; Caixeta, 2021).

Uma dessas espécies, coletada em Libéria na África Ocidental, foi introduzida em 1875 na Indonésia e, no ano seguinte, denominada como *C. liberica* por Hiern (Cramer, 1957; Bridson, 1985; Insanu et al., 2021). Cramer (1957) descreve que o cultivo de *C. liberica* se tornou rapidamente popular em Java, na Indonésia, devido a adaptabilidade apresentada no local. Várias regiões cafeicultoras da Índia também adotaram o plantio de *C. liberica*, a fim de substituir às lavouras suscetíveis de cafeeiros arábica (Srinivasan et al., 2000). Entretanto, os cafeeiros liberianos cultivados em Java apresentaram resistência somente na primeira década após serem introdução na Indonésia (Cramer, 1957).

A espécie *C. canephora* passou a ser reconhecida apenas em 1897, devido à resistência apresentada em meio aos relatos de epidemias de ferrugem (Davis et al., 2019). Até então, essa espécie que era considerada silvestre e de pouca importância (Davis et al., 2019; 2020). Assim, no início dos anos de 1900, *C. canephora* passou a ser amplamente cultivada como alternativa aos cafezais arábicos afetados pela ferrugem (Davis et al., 2019). O sucesso no cultivo influenciou no desinteresse por outras espécies do gênero *Coffea* (Davis et al., 2020), inclusive em questão à *C. liberica* (N'Diaye et al., 2005).

A adoção de outras espécies de *Coffea*, principalmente por *C. canephora*, possibilitou o reestabelecimento das áreas de cultivo na Indonésia (Cramer, 1957). Nesse local, a identificação de plantas resistentes motivou a realização dos primeiros estudos genéticos em *C. canephora* (Guerreiro Filho et al., 2008a). Além disso, com o cultivo de diferentes espécies, hibridações naturais interespecíficas passaram a ser observadas (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975).

Em Java, na Indonésia, o primeiro híbrido interespecífico foi encontrado em 1886, pelo

cruzamento entre as espécies *C. arabica* e *C. liberica*, designado como ‘Kalimas’ (Cramer, 1957). Em, aproximadamente, uma década depois, foram identificados outros híbridos interespecíficos entre as duas espécies, denominados como acessos de Kawisari (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). No Brasil, uma planta híbrida das espécies arábica e *C. liberica* var. Dewevrei foi identificada apenas na década de 1940. Inicialmente batizada com o prefixo C387, o genótipo passou a ser chamado de ‘Piatã’ (Medina Filho et al., 1995).

A busca por cafeeiros que apresentassem resistência à ferrugem motivou também a realização de hibridações artificiais, na Índia, o que resultou os germoplasmas: Jackson, Hamilton, Netrakonda e Chandrapore (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005). Na maioria dos casos, as hibridações resultavam em materiais com características pouco atrativas ao cultivo, mas favoreceram a formação do banco de germoplasma do CCRI (Ram, 2006). Até o início da década de 1950, o banco de germoplasma do CCRI já possuía mais de 350 genótipos, com cultivares, acessos silvestres, híbridos interespecíficos e derivados (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005). Isso possibilitou a identificação de diversos cafeeiros resistentes à ferrugem, principalmente os derivados de híbridos entre *C. arabica* e *C. liberica* (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975).

Ram (2006) destaca a seleção do cafeeiro S.26 no germoplasma de Doobla em 1928, o qual apresentava alta resistência à doença. Progênie autofecundadas de ‘S.26’ deram origem a ‘S.288’, na qual foi utilizada como planta-mãe no retrocruzamento com a variedade ‘Kent’ (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005; Ram, 2006). Como ‘S.26’ e ‘S.288’ apresentavam características indesejáveis à bebida, o retrocruzamento com ‘Kent’ foi adotado como estratégia de melhoria à qualidade (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005). Assim, a progênie resultante do cruzamento entre ‘S.288’ e ‘Kent’ originou a variedade S.795 na Índia (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005; Ram, 2006).

Outros genótipos também foram identificados juntos a ‘S.26’, como os acessos ‘S.31’, ‘S.71’ e ‘S.73’ (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Porém, os relatos de Rodrigues Junior, Bettencourt e Rijo (1975) não especificam se esses genótipos foram todos cruzados com ‘Kent’ ou se os cruzamentos consideraram a variedade ‘Coorg’. Para os autores, ‘S.26’, ‘S.31’, ‘S.71’ e ‘S.73’ foram todos autofecundados e, subsequentemente, retrocruzados com ‘Kent’ ou ‘Coorg’. Isso resultou nos cafeeiros S.288, S.333, S.353 e, inclusive, em ‘S.795’ (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975).

Em 1930, a Índia iniciou o plantio das cultivares S.288 e S.795 (Vishveshwara, 1974a; Eskes, 1989). Seleções de ‘S.288-23’, ‘S.333’ e ‘S.795’ foram comercialmente lançadas em 1946 e passaram a ser amplamente cultivadas em diversos países afetados pela doença (Prakash;

Ganesh; Bhat, 2005; Fazuoli et al., 2005b). Além disso, é importante destacar que até hoje, ‘S.795’ é uma das cultivares mais plantadas na Índia (Naidu, 2018; Namreen Asif; Panakaje, 2022).

Na estação experimental de Balehonnur na Índia, outros derivados de ‘S.26’ foram selecionados e, então, denominados como cafeeiros da Série B.A. em referência à *Balehonnur Arabica* (Srinivasan; Narasimhaswamy, 1975). O desenvolvimento dos germoplasmas S.288, S.333, S.353, S.795, S.964 2/1 e Série B.A. foram importantes por apresentarem o fator *SH3* (Bettencourt; Carvalho, 1968; Prakash; Ganesh; Bhat, 2005). Devido à introgressão de *C. liberica* ocorrida nos cafeeiros do país, nenhuma outra variedade originada fora da Índia apresentava esse gene (Noronha Wagner e Bettencourt, 1967; Bettencourt; Carvalho, 1968).

Hibridações entre as espécies *C. arabica* e *C. canephora* também ocorreram nesse mesmo período. Acredita-se que o primeiro híbrido interespecífico dessas espécies tenha sido identificado em Java e introduzido em Bangelan em 1914, sendo denominado como Híbrido Bogor Prada (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Nas décadas seguintes, o que acredita ter acontecido durante os anos de 1930, a hibridação natural entre *C. arabica* e *C. canephora* var. *Robusta* originou a variedade *Devamachy*, identificada e coletada na floresta indiana homônima, próxima ao estado de Margolly em Kodagu (Ram, 2006). Esse genótipo foi importante às pesquisas indianas que envolveram retrocruzamentos com cultivares arábica do país, em busca de transferir genes de interesse oriundos de *C. canephora* (Rodrigues Junior; Eskes, 2009).

Apesar das várias constatações de hibridações entre *C. arabica* e outras espécies diploides do mesmo gênero, uma das mais importantes ocorreu em 1927 no Timor-Português (atualmente, Timor-Leste) (Talhinhas et al., 2017). A identificação de uma planta resistente em meio às plantações da variedade *Typica*, resultante de hibridações espontâneas entre *C. arabica* e *C. canephora*, deu origem a população de ‘Híbrido de Timor’ (HdT) (Bettencourt, 1981; Talhinhas, 2017). Entre a segunda metade da década de 1940 até meados de 1950, os produtores de café da ilha do Timor-Português passaram a substituir todo o parque cafeeiro severamente atacado pela ferrugem pelas plantas derivadas de 'HdT (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975).

De acordo com Prakash, Ganesh e Bhat (2005), a origem de ‘Devamachy’ e HdT parecem ter ocorrido de forma semelhante. Porém, a resistência à todas as raças conhecidas da época, apresentada por HdT, causou maior impacto às pesquisas em nível e propiciou a maioria dos avanços relacionados a resistência à doença (Talhinhas et al., 2017). A resistência à ferrugem nas populações derivadas de HdT é resultante da introgressão dos genes de *C.*

canephora (Bertrand et al., 2003; Silva et al., 2006). Diniz et al. (2012) sugerem que os mecanismos celulares e moleculares de ‘HdT 832/2’ para *H. vastatrix* são similares a ação de resistência de não-hospedeiro. A resistência duradoura de HdT se deve, provavelmente, a rápida ação de mecanismos que previnem a formação de haustório pelo patógeno (Diniz et al., 2012).

Sementes de HdT foram enviadas para Portugal, até o Centro de Investigação das Ferrugens do Cafeeiro (CIFC) em 1955 e deram origem a ‘HdT CIFC 832/1’ e ‘HdT CIFC 832/2’ (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Herrera et al. (2014) relatam que ‘HdT CIFC 832/1’ possui introgressão de 10,6 a 32,4% de genes de *C. canephora*, enquanto ‘HdT CIFC 832/2’ tem entre 14,2 e 37,9%. Segundo os resultados desses autores, apenas as porcentagens mínimas são comprovadamente identificadas como genes de *C. canephora*, enquanto outros 21,8% (‘HdT CIFC 832/1’) e 23,7% (‘HdT CIFC 832/2’) não foram possíveis de serem interpretados. Por esse motivo, Van der Vossen (2009) descreve HdT como um ‘Typica’ com introgressões de *C. canephora*, diferentemente, do que sugere sua própria denominação como híbrido.

Durante a década de 1960, o CIFC iniciou um programa de melhoramento com a finalidade de transferir genes de resistência à ferrugem do HdT para as principais cultivares de *C. arabica* (Talhinhas et al., 2017). Híbridagens artificiais em ‘Caturra Vermelho CIFC 19/1’ x ‘HdT CIFC 832/1’, ‘Caturra Vermelho CIFC 19/1’ x ‘HdT CIFC 832/2’ e ‘Villa Sarchí CIFC 971/10’ x ‘HdT CIFC 832/2’ originaram, respectivamente, ‘HW26’, ‘H46’ e ‘H361’ (Bettencourt, 1981).

Posteriormente, progênies selecionadas em ‘HW26’ (‘HW26/13’) e ‘H361’ (‘H361/3’) foram retrocruzadas com outras cultivares de *C. arabica*, o que permitiu obter os materiais ‘H528’ (‘Catuaí Amarelo’ x ‘HW26/13’) e ‘H529’ (‘Caturra Amarelo’ x ‘H361/3’) (Silva et al., 2006). Os acessos desenvolvidos no CIFC foram repassados para diversos institutos de pesquisas do mundo (Herrera et al., 2014), os quais denominaram como germoplasmas de Catimor (‘HW26’ e ‘H46’), Sarchimor (‘H361’), Cavimor (‘H528’) e Cachimor (‘H529’) (Bettencourt; 1981; Silva et al., 2006).

Nos anos seguintes, diversos esforços para explorar a resistência de *C. canephora* também foram realizados pelo CCRI, por meio de híbridos interespecíficos com *C. arabica* e originaram ‘Sln.6’ e ‘S.2828’ (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005). Além de outros cruzamentos interespecíficos de cafeeiros Arábica e genótipos tetraploides de *C. canephora*, desenvolvidos na Costa do Marfim (Capot; Dupateux; Durandeu, 1968) e no Brasil (Carvalho; Monaco, 1971). Enquanto as híbridagens na Costa do Marfim deram origem aos Arabustas (Capot, 1972), no Brasil foi originada a população de cafeeiros Icatu (Eskes; Costa, 1983; Eskes et al., 1990).

O desenvolvimento da população de Icatu foi realizado a partir da duplicação cromossômica de *C. canephora*, realizada por Mendes (1939). Os cafeeiros tetraploides de *C. canephora* foram cruzados com ‘Bourbon Vermelho’, o que resultou em híbridos interespecíficos alotetraploides (Fazuoli et al., 2002). Estudos subsequentes do IAC, por meio de diferentes retrocruzamentos com ‘Bourbon’ e ‘Mundo Novo’, resultaram na população de Icatu Vermelho (Eskes et al., 1990; Fazuoli et al., 2002). Conforme Sera et al. (2022b), a maioria dos cafeeiros de Icatu foram derivados de dois retrocruzamentos entre Arabustas (*C. canephora* var. Robusta x *C. arabica* var. Bourbon Vermelho) e ‘Mundo Novo’.

Outros genótipos de Icatu foram propiciados por um retrocruzamento adicional, tanto por hibridações espontâneas quanto artificiais. Os cafeeiros de ‘Icatu Amarelo’, por exemplo, foram originados de cruzamentos naturais entre ‘Icatu Vermelho’ e ‘Bourbon Amarelo’ ou ‘Mundo Novo Amarelo’, conforme Fazuoli et al. (2002). Sera et al. (2022b) descreve também ‘Icatu 925’ como um ‘Icatu Anão’ (Dwarf Icatu) ou ‘Icatu de Porte Baixo’, o qual é derivado de uma planta de Icatu retrocruzada com ‘Catuaí Amarelo IAC 66’. Embora poucas linhagens de Icatu apresentassem interesse comercial, a variabilidade genética oferecida por esses cafeeiros era muito valiosa, sobretudo aos estudos à resistência a ferrugem (Fazuoli et al., 2008).

Os estudos que resultaram na população de Icatu permitiram a obtenção de genótipos arábica vigorosos, produtivos e resistentes à ferrugem (Costa, 1978; Eskes et al., 1990). Conforme Fazuoli et al. (2002), as gerações resultantes de cada retrocruzamento foram avaliadas no IAC quanto a capacidade produtiva. Análises quanto a resistência à ferrugem de Icatu, sobretudo às diferentes raças fisiológicas de *H. vastatrix*, também foram realizadas em parcerias com o CIFC (Fazuoli et al., 2002).

Após a constatação de ferrugem no Brasil, durante a década de 1970, a população de Icatu e outros cafeeiros derivados de hibridações com Icatu passaram a ser estudados individualmente (Fazuoli et al., 2002). A resistência de Icatu possui natureza qualitativa e quantitativa, devido aos diferentes níveis de resistência à doença, propiciados por genes de efeito secundário ou poligênicos (Eskes, 1982; Eskes; Costa, 1983; Fazuoli et al., 2002). Conforme Sera et al. (2022a), a resistência quantitativa é predominante na população de Icatu. Principalmente em questão dos derivados de Icatu apresentarem uma frequência alta de cafeeiros moderadamente resistentes, na atualidade.

Em meados da década de 1970, outros institutos brasileiros intensificaram suas pesquisas no melhoramento genético de *C. arabica*. Nesse cenário, destacavam-se a EPAMIG (Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais), a UFV (Universidade Federal de Viçosa), o IDR-Paraná (Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER) e

o IBC (Instituto Brasileiro do Café) (Sera et al., 2022a). Esses institutos passaram a realizar estudos, principalmente, em cafeeiros arábica com introgressão de genes de *C. canephora*, como Icatu e HdT. Alguns programas de melhoramento também passaram a utilizar cafeeiros com introgressão de *C. liberica*, como os derivados da série BA (Sera et al., 2022b).

Germoplasmas derivados do grupo Icatu e de HdT, possibilitaram o desenvolvimento da maioria das cultivares registradas no Brasil até o momento (Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). Além disso, Sera et al. (2022a) relatam que 33 das cultivares brasileiras são altamente resistentes à ferrugem, o que equivale a 26,61% dos 124 materiais registrados atualmente no país. Outras 48 cultivares são listadas por Sera et al. (2022a) com resistência intermediária, o que totaliza 81 materiais com algum nível de resistência à ferrugem. É importante destacar, inclusive, que todas essas cultivares são derivadas de cafeeiros com introgressão de *C. liberica* ou *C. canephora*. Contudo, são mais frequentes os cafeeiros com introgressão de *C. canephora*, os quais compõe 61,29% de todas as cultivares brasileiras (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b).

Além de oferecerem resistência à ferrugem, genótipos derivados de HdT e Icatu tem grande importância na transmissão de genes de resistência à outras doenças. Sabe-se até o momento que esses germoplasmas apresentam resistência ao CBD (*Coffee Berry Disease*), causado pelo fungo *Colletotrichum kahawae* (Sera, 2001; Mendes et al., 2008b). Derivados de HdT também apresentam genes de resistência para bacterioses do gênero *Pseudomonas*, além de alta resistência ao nematoide *Meloidogyne exigua* e resistência intermediária para *M. paranaensis* (Mendes et al., 2008b; Shigueoka et al., 2016b). Conforme Shigueoka et al. (2016a), derivados de Icatu também podem apresentar resistência a *M. paranaensis*.

Cafeeiros com introgressão de genes do *C. liberica*, originados do germoplasma indiano da Série BA, também foram explorados em programas de melhoramento do Brasil (Sera et al., 2007a; Sera et al., 2017; Fazuoli et al. 2019). Esses acessos foram enviados ao Brasil no ano de 1953 e, inicialmente, estudados por Carvalho, Monaco e Scaranari (1962). Um dos mais explorados no país foi 'BA-10', o qual originou 'IAC 1110'. Posteriormente, progênies resultantes do cruzamento entre 'IAC 1110-8' e cultivares de Catuaí e Mundo Novo passaram a apresentar alto potencial agrônomico (Conceição; Fazuoli; Toma-Braghini, 2005; Fazuoli et al., 2019). Além da alta resistência à ferrugem, a resistência aos nematoides *M. paranaensis* e *M. incognita* e a tolerância à seca já foram identificados em derivados desses materiais no Brasil (Mazzafera; Carvalho, 1987; Carvalho et al., 2017; Sera et al., 2017; Queiroz-Voltan et al., 2014).

2.3.2.2 Diversidade genética em cafeeiros arábica silvestres

Ao longo dos anos, a utilização de espécies silvestres favoreceu a doação de novos genes, por meio de hibridações espontâneas com *C. arabica*, como relatado anteriormente. A introgressão de genes por hibridação é considerada uma importante estratégia e auxiliou na ampliação da base genética da espécie arábica (Van der Vossen, 1985; Caixeta et al., 2008). Entretanto, uma estratégia primordial ao melhoramento genético é a exploração de acessos oriundos de centros de diversidade, associados à própria espécie em estudo (Caixeta et al., 2008; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Sobretudo em questão do incremento e disponibilidade da diversidade genética oferecida pelas variantes silvestres (Brozynska; Furtado; Henry, 2016; Davis et al., 2019; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Genótipos provenientes da Etiópia são considerados como grande fonte de alelos para o melhoramento genético (Silvestrini et al., 2007; Labouisse et al., 2008). Por ser caracterizada como o centro de origem de *C. arabica*, as interações genéticas entre as plantas permitem identificar uma imensa variabilidade genética (Charrier; Berthaud, 1985). Além disso, ao contrário dos genótipos mais cultivados no mundo, as autofecundações ocorrem em apenas 40% a 60% dos cafeeiros da Etiópia (Meyer, 1965). As frequentes fecundações cruzadas podem, inclusive, justificar a condição altamente heterozigota das populações etíopes de *C. arabica*, de acordo com Meyer (1965).

Atualmente, muitas espécies silvestres de *Coffea* são cultivadas em escala pequena e local das selvas da África, Ásia e Madagascar (Davis et al., 2020). Conforme Zerga e Tsegaye (2020), a Etiópia é o único país com cultivo de cafeeiros silvestres de *C. arabica* em pequenos arbustos de sub-bosque. Sobretudo nas florestas tropicais Afromontanas do sul, sudoeste e leste do país (Zerga; Tsegaye, 2020). Essa situação auxilia, indiretamente, na conservação e disponibilidade de recursos genéticos para a espécie (Davis et al., 2019).

As florestas tropicais do sudoeste são centros de origem primária da espécie e, portanto, oferecem a maior variabilidade genética possível (Meyer, 1965; Zerga; Tsegaye, 2020). No entanto, essas áreas passaram a ser conhecidas aos estudos botânicos somente em meados do século 20 (Meyer, 1965). Anteriormente, entre os séculos 17 e 20, a realização de expedições à Etiópia eram impossibilitadas. Principalmente, devido aos conflitos políticos, instabilidade social e hostilidade de povos controlados pelo islamismo (Meyer, 1965; Ram, 2005). Embora algumas visitas excepcionais tenham acontecido ao território etíope, nesse período, Meyer (1965) relata que nenhuma delas ocorreu às florestas etíopes da região sudoeste.

Em áreas ao norte e noroeste da Etiópia, plantas de *C. arabica* eram cultivadas

comercialmente desde meados do século 18 (Meyer, 1965). Desse modo, os processos naturais de seleção, manutenção e multiplicação de plantas ocorreram em conjunto às ações artificiais de interesse humano. As eventuais alterações na frequência fenotípica de populações silvestres, com a finalidade da domesticação das plantas, tendem a resultar em mudanças em suas frequências genotípicas (Zeven, 1998). Por esse motivo, Meyer (1965) relata que nem todos os cafeeiros existentes no território etíopes podem ser considerados silvestres.

Difícilmente, as plantas de *C. arabica* presentes em regiões ao norte e noroeste etíope se apresentam como silvestres (Meyer, 1965). As plantas silvestres submetidas a ação conjunta de processos naturais e artificiais consequentes de seu cultivo, tornam-se *landraces* (Zeven, 1998). As *landraces* exibem uma determinada integridade genética, em vista de diversas características já fixadas, ao mesmo tempo que apresentam alta diversidade genética (Harlan, 1975; Hawkes, 1983; Zeven, 1998). Em vista da alta variabilidade, Zeven (1998) relata que alguns autores utilizam definições, inclusive, similares para as plantas silvestres e *landraces*.

Hawkes (1983) ainda destaca que as *landraces* originadas de antigos centros Vavilovianos de origens e diversidade são, na realidade, formas primitivas (*primitive forms*). Enquanto àquelas *landraces* obtidas de introduções relativamente recentes em áreas de cultivo pequenas ou remotas podem ser classificadas como *Old landraces* (Hawkes, 1983). A classificação de Hawkes (1983) enfatiza a diversidade existente às *landraces* de centros de origem (Zeven, 1998). Desse modo, mesmo com eventuais casos de erosão genética em determinadas características de cafeeiros silvestres, as *landraces* etíopes são valiosas à variabilidade genética de *C. arabica*.

As visitas e coletas de plantas em regiões florestais do sudoeste da Etiópia foram iniciadas após a ocupação italiana de territórios etíopes, durante os anos de 1935 a 1944 (Meyer, 1965; Ram, 2005). Entretanto, a maioria dos botânicos considerava que cafeeiros presentes em florestas nativas eram resultado do cultivo humano (Meyer, 1965). Conforme Meyer (1965), era comum que esses botânicos evitassem a coleta de espécies cultivadas e, conseqüentemente, negligenciavam a coleta de cafeeiros silvestres. Outros botânicos italianos, em expedições às áreas de florestas tropicais do sudoeste etíope, realizaram a coleta de plantas já domesticadas (Meyer, 1965).

Entre 1930 e 1955, vários acessos foram introduzidos no Quênia, Tanzânia, Índia e na região de Quivu no Congo (Ram, 2005; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). De acordo com Meyer (1965), o Departamento de Agricultura dos Estados Unidos (USDA) recebeu diversas introduções de *C. arabica* etíope por meio da Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO), entre 1940 e 1950. Em cerca de 10 a 12 anos, estima-se que tenham sido

enviadas mais de 100 sementes pela FAO (Meyer, 1965).

Em 1953, algumas mudas foram coletadas e enviadas ao Brasil pelo USDA e FAO (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962). ‘Kaffa’, ‘Geisha’, ‘Tafari-Kela’, ‘Ennarea’, ‘Gimma’, ‘Dalle&Dilla’, ‘Dilla&Alghe’ e ‘Amphylo’, foram algumas das *landraces* mais estudadas (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962; Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). Ram (2005) relata, inclusive, que ‘Cioccie’, ‘Agaro’, ‘Kaffa’, ‘Geisha’ e ‘Arba-Gougou’ foram bastante cultivadas na Etiópia, antes de serem coletadas e difundidas pelas expedições.

De acordo com Fazuoli et al. (2005b), as variedades Geisha e Dilla&Alghe eram consideradas promissoras ao melhoramento genético da época. Principalmente, em vista de terem sido constatadas como resistentes à ferrugem por produtores quenianos nos anos de 1946 a 1943 (Fazuoli et al., 2005b). Embora a resistência verificada no Quênia não tenha sido duradoura, ‘Geisha’ e ‘Dilla&Alghe’ se destacavam pela adaptabilidade apresentada em diversos países (Bettencourt; Carvalho, 1968). Consequentemente, essas variedades foram introduzidas em outros países da América Latina em meados do século 20, como a Colômbia (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975), Costa Rica e Panamá (Smith, 2018).

De acordo com Weissman (2011), as primeiras plantas de ‘Geisha’ e ‘Dilla&Alghe’ introduzidas na Costa Rica eram medíocres e pouco produtivas. No entanto, Rodrigues Junior, Bettencourt e Rijo (1975) descrevem que ambas as variedades se mostraram produtivas na Costa Rica e Colômbia. No Brasil, o isso foi observado apenas em ‘Dilla&Alghe’, a qual foi a mais produtiva dentre os nove cafeeiros etíopes avaliados por Carvalho, Monaco e Scaranari (1962). Além desse acesso, os autores relataram altas produtividades em plantas de ‘Harar’, ‘Tafari Kela’, ‘Gimma Tana’ e ‘Amphylo’ (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962).

Entretanto, além de não apresentarem resistência às raças predominantes de *H. vastatrix* no Brasil, ‘Geisha’ e ‘Dilla&Alghe’ apresentavam muitas anomalias genéticas (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962). A variedade Geisha também foi constatada como uma das menores taxas produtivas entre os acessos de origem etíope genéticas (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962). Por isso, ambas não obtiveram sucesso tanto no cultivo, quanto no interesse pelos programas de melhoramento do Brasil. Isso pode ser notado, principalmente, pela origem de todas as cultivares desenvolvidas no país até hoje (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Por outro lado, o cultivo dessas variedades foi continuado em pequenas propriedades cafeicultoras de outros países da América Latina (Smith, 2018).

Mesmo sem oferecer resistência às principais doenças, ‘Geisha’ se destacou em relação a qualidade de bebida (Carvalho et al., 2022). Além do alto potencial para qualidade, a

variedade foi identificada com atributos peculiares à bebida (Weissman, 2011; Smith, 2018). A notoriedade de ‘Geisha’ para a produção de cafés especiais começou em 2004, sobretudo nos cafezais do Panamá (Weissman, 2011; Smith, 2018). Nesse país, os cafés produzidos na fazenda “La Esmeralda” foram declarados os melhores do mundo em 2005, 2006 e 2007 (Smith, 2018). Com isso, ‘Geisha’ passou a ser considerada como uma das mais valiosas economicamente (Weissman, 2011; Smith, 2018; Santamaría et al., 2023; Puñez-Yance et al., 2023).

Carvalho, Monaco e Scaranari (1962) relatam que outras variedades locais de procedência etíope apresentaram baixa adaptabilidade no Brasil. De acordo com esses autores, ‘Ennarea’, ‘Mattu’, ‘Gimma Galla Sidamo’, ‘Gimma Mbuni’ apresentaram os piores índices produtivos. Sendo que ‘Ennarea’ também apresentava um dos piores aspectos vegetativos, além de elevada porcentagem de sementes anormais. Embora a porcentagem de grãos moça ter sido semelhante entre ‘Ennarea’ e ‘Dilla’, esta última apresentou um dos melhores aspectos vegetativos. Em relação ao desenvolvimento vegetativo, também se destacaram os acessos de ‘Harar’, ‘Amphylo’ e ‘Dalle Mixed’ (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962).

Na Índia, a produtividade e qualidade de ‘Cioccie’, ‘Agaro’ e ‘Tafarikela’ se destacaram o suficiente para serem lançadas comercialmente ao cultivo (Ram, 2005). Na década de 1940 no Sudão, outros acessos etíopes originaram ‘Rume Sudan’ e ‘Barbuk Sudan’ em Boma Plateau (Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). Mudanças de ambos também foram recebidas no Brasil em 1953, porém, não foram avaliadas como *landraces* de pouco valor econômico (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962). Por outro lado, ‘Rume Sudan’ ganhou interesse por cafeicultores de alguns países, que consideravam a variedade como resistente a ferrugem e para o CDB (Charrier; Lashermes; Eskes, 2009).

Embora Meyer (1965) considere que não houve prioridade às plantas verdadeiramente silvestres, os cafeeiros coletados nas primeiras expedições à Etiópia foram muito relevantes. Algumas dessas variedades *landraces* e silvestres ganharam notoriedade por serem difundidas como produtivas e resistentes à doenças, além de apresentarem alta variabilidade genética (Charrier; Berthaud, 1985; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). Isso motivou a realização de diversos estudos, além de expedições ao longo das décadas (Sylvain, 1955; Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962; Ram, 2005; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009).

A maioria das expedições para coleta de germoplasma na Etiópia foram realizadas nas décadas de 1950 e 1960 (Meyer, 1968). Meyer (1965) relata que, em sua expedição à Etiópia em 1961-1962, as visitas em áreas de florestas tropicais ao sudoeste etíope foram priorizadas. Segundo o autor, os cafeeiros silvestres do sudoeste etíope eram considerados como um dos maiores potenciais para a exploração de resistência à ferrugem. Sobretudo, pelo aspecto nativo

de coexistência das plantas e do fungo causador da doença (Wellman, 1961; Meyer, 1965).

Na expedição de 1961-1962, as coletas foram limitadas às áreas de Kaffa, Illubabor, Wollega e Shoa (Meyer, 1965). De acordo com Meyer (1965), as províncias de Kaffa e Illubabor, além de áreas marginais de Wollega, Sidamo-Borana e Gamu-Gofa, apresentavam as maiores extensões de florestas tropicais. Nesses locais, foram verificadas uma alta abundância de plantas de *C. arabica*, principalmente em Kaffa e Illubabor (Meyer, 1965).

Em meados da década de 1960, novas tentativas à ampliação de recursos genéticos foram organizadas pela FAO (Meyer; 1968). Essa pode ser considerada a principal expedição à Etiópia, sobretudo por ter reunido pesquisadores de diferentes países e linhas de pesquisa. Como resultado, foram coletadas sementes de 621 genótipos de *C. arabica* silvestres nos altiplanos do sudoeste da Etiópia. Os acessos foram identificados conforme suas províncias de origem, sendo: Harar, Shoa (Shewa), Sidamo, Kaffa, Illubabor, Gojjam e Eritrea, as principais delas (Silvarolla; Mazzafera; De Lima, 2000; Ram, 2005; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009).

Deve-se ressaltar que diversas mudanças geográficas ocorreram desde a missão de coleta de acessos realizada pela FAO (Ayenew, 2002; Ali; Seyoum, 2008). Em meados da década de 1990, a Etiópia passou a ser subdividida em regiões, zonas e distritos (Ayenew, 2002). Por isso, as antigas províncias relatadas correspondem, atualmente, as zonas de: Harar, Etiópia Central, Sidamo, Oromia, Afar, Arsi do Oeste, Amhara, Sul da Etiópia e Sudoeste da Etiópia. No momento, algumas dessas zonas são consideradas como as principais áreas produtoras de café no país (Merga; Mohammed; Ayano, 2021).

Conforme Merga, Mohammed e Ayano (2021), Harar (Arsi, Harage Leste e Harage Oeste), do Sudoeste (Wollega, Illubabor, Jimma-Limu, Kafa, Tepi e Bench Maji), do Norte (Amhara e Benishangul Gumuz), do Sudeste (Sidama, Yergacheffe, Bale e Serras do Central-Leste) e de Rift são as cinco principais zonas cafeicultoras. Além disso, a antiga província da Eritrea foi declarada como um país em 1993 e, portanto, não é mais parte da Etiópia (Negash, 2019). No entanto, embora a divisão em províncias tenha sido abolida na Etiópia, a adoção descritiva ainda é usual em programas de melhoramento fora do continente africano.

As amostras coletadas pela FAO foram encaminhadas para seis institutos, na Índia, Tanzânia, Etiópia, Costa Rica, Peru e Portugal (Meyer, 1968; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). Entre os acessos coletados, 308 foram disponibilizados ao IAC pelo Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) da Costa Rica (Silvestrini et al., 2007). De acordo com Silvarolla, Mazzafera e De Lima (2000), os acessos estavam plantados em Turrialba no CATIE e enviados ao IAC em 1975. Posteriormente, 144 foram repassados ao programa de melhoramento do Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná - IAPAR-

EMATER (IDR-Paraná) (Sera, 2001).

Diversos países têm explorado a alta variabilidade genética oferecida por esses genótipos, tanto no cultivo quanto em bancos de germoplasma (Benti et al., 2020; Davis et al., 2020). No entanto, a maioria dos estudos são recentes (Ram, 2005). No Brasil, a maioria dos acessos silvestres da Etiópia costumam apresentar baixa adaptabilidade e produtividade, além de várias anomalias genéticas (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962). Esses resultados costumam ser semelhantes aos acessos de coleta da FAO, presentes nos bancos de germoplasma do país (Charrier; Lashermes; Eskes, 2009). A baixa produtividade é, inclusive, um dos principais limitadores à exploração desses acessos (Silvarolla; Mazzafera; De Lima, 2000).

Vários estudos realizados em acessos silvestres da Etiópia foram realizados em aspectos que abordam a qualidade do café (Silvarolla; Mazzafera; De Lima, 2000; Silvarolla; Mazzafera; Fazuoli, 2004; Bertrand et al., 2006; Scholz et al., 2016; Sant'Ana et al., 2018). Um dos estudos mais impactantes no Brasil, foi a descoberta de plantas com ausência de cafeína (Silvarolla; Mazzafera; Fazuoli, 2004). Também foi verificado que os acessos etíopes tendem a apresentar menores índices de conteúdo de cafeína, de modo geral (Silvarolla; Mazzafera; De Lima, 2000). Ram (2005) também destaca o alto potencial para qualidade de bebida, com perfil bastante peculiar e uniforme.

Além dos estudos relacionados à qualidade, os acessos já apresentaram vários resultados associados à resistência a doenças. Resistência a bacterioses (Mohan; Cardoso; Paiva, 1978; Ariyoshi et al., 2022) e para nematoides de *M. paranaensis* (Anzueto et al., 2001; Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020). Vários acessos se mostraram, também, como importantes fontes de resistência à ferrugem, *M. incognita* e ao CBD em Camarões, Quênia e alguns países da América Central (Charrier; Lashermes; Eskes, 2009; Van der Vossen; Walyaro, 2009).

O estudo de bancos de germoplasma é um dos principais quesitos à eficiência de um programa de melhoramento (Fehr, 1991; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Conseqüentemente, pode-se identificar fatores de resistência ou tolerância à fatores bióticos e abióticos, e outras características desejáveis ao cultivo e à qualidade do café (Labouisse et al., 2008). Além disso, os resultados auxiliam na escolha de genitores, processos de seleção e identificação de genótipos e na adoção de várias outras estratégias (Caixeta et al., 2008).

Os estudos associados à diversidade são ainda mais relevantes às espécies com base genética estreita, como é o caso de *Coffea arabica* L. (Silva et al., 2019). Sobretudo, pelo fato de 97,55% da base genética dos cafeeiros cultivados ser constituída de apenas sete genótipos ancestrais (Setotaw et al., 2013). A caracterização de germoplasmas silvestres é fundamental nesse sentido, pois visa a identificação de genótipos favoráveis ao aumento da variabilidade e

aos métodos e estratégias adotados no melhoramento (Mohammadi; Prasanna, 2003).

2.3.3 Resultados das Pesquisas de Melhoramento Genético de *C. arabica* no Brasil

Após a criação da Seção de Genética do IAC, o Brasil experimentou diversos avanços no desenvolvimento de cultivares (Carvalho, 1981; 1985; Carvalho; Fazuoli, 1993; Fazuoli et al., 2005a). Ganhos expressivos em produtividade foram propiciados, principalmente, após o lançamento de cultivares dos grupos Mundo Novo e Catuaí (Fazuoli et al., 2005a; 2008; Mendes et al., 2008a; Sera et al., 2022b). O desempenho produtivo e a popularidade entre agricultores, fez com que o parque cafeeiro do país passasse a ser constituído por esses dois grupos de cultivares (Mendes et al., 2008a; Chalfoun; Reis, 2010).

Borém, Miranda e Fritsche-Neto (2021) consideram o principal desafio e, conseqüentemente, objetivo de melhoristas como o desenvolvimento de cultivares superiores às que se encontram no mercado. Nesse sentido, desde o estabelecimento de cultivares do grupo Catuaí e Mundo Novo, o melhoramento de cafeeiros passou a ser pautado em superar a produtividade dessas cultivares (Sera et al., 2022b). Além de visar o desenvolvimento de cultivares mais produtivas, estudos de resistência à fatores bióticos também foram priorizados. Conseqüentemente, os diversos estudos em germoplasmas com introgressão de diploides de *Coffea* sp. propiciaram o desenvolvimento da maioria das cultivares brasileiras (Sera et al., 2022b).

Até o momento, 124 cultivares de café arábica foram desenvolvidas por programas brasileiros de melhoramento genético (Brasil, 2024). Baseado nas descrições de origem de Carvalho et al. (2022), 76 cultivares possuem introgressão de *C. canephora* e, portanto, respondem por 61,29% de todas as registradas. Dentre essas cultivares, a origem de 44 está associada ao germoplasma de HdT, 29 ao de Icatu e três originadas do cruzamento entre derivados de HdT e de Icatu. As derivadas de HdT se referem a utilização de ‘Catimor CIFC HW26’ (‘Caturra Vermelho CIFC 19/1’ x ‘HdT CIFC 832/1’), ‘Sarchimor CIFC H361’ (‘Villa Sarchí CIFC 971/10’ x ‘HdT CIFC 832/2’) e de ‘Imoraí’ (‘Catuaí’ x ‘HdT CIFC 2570’) como genitores (Pereira et al., 2002; Silva et al., 2006; Talhinhos et al., 2017; Sera et al., 2022b).

Embora Catimor tenha sido bastante explorado em outros países latino-americanos (Talhinhos et al., 2017), somente 8,87% das cultivares brasileiras tem origem associadas ao germoplasma (Brasil, 2024; Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Além disso, apenas ‘Katipó’ e ‘Oeiras MG 6851’ foram originadas de seleções na própria população de Catimor (Sera et al., 2022b). A cultivar Oeiras MG 6851, registrada pela EPAMIG, foi resultado do

desenvolvimento conjunto entre a UFV e EPAMIG (Carvalho et al., 2022). No caso de ‘Katipó’, o desenvolvimento da cultivar foi iniciado pelo IBC em seleções de ‘Catimor 245-3-7’ e, então, registrada pela Fundação Procafé (Carvalho et al., 2008; 2022).

A exploração de Catimor no Brasil foi realizada, principalmente, no uso desse germoplasma como genitor em cruzamentos com cultivares do grupo Catuaí e Mundo Novo. Pelo cruzamento entre ‘Catimor UFV 386’ e ‘Acaiá’ realizado pelo IBC, foram identificadas plantas com diferentes ciclos de maturação de frutos e, então, selecionadas pela Fundação Procafé como: ‘Sabiá 708’, ‘Sabiá 417’ e ‘Sabiá 398’ (Carvalho et al., 2008). Como resultado, foram desenvolvidas as respectivas cultivares de denominação: ‘Sabiá Médio’, ‘Sabiá Precoce’ e ‘Sabiá Tardio’ (Carvalho et al., 2008; 2022). Além disso, a seleção de plantas com frutos amarelos em campos de ‘Sabiá 398’ deram origem à ‘Sabiá-Una’ (Matiello et al., 2024).

Ao considerar que cultivares Acaiá são essencialmente derivadas do grupo Mundo Novo, ‘Sabiá Médio’, ‘Sabiá Precoce’ e ‘Sabiá Tardio’ possuem origem semelhante a ‘Canário’ (Carvalho et al., 2008; 2022; Sera et al., 2022b). Isso se deve a ‘Canário’ ser descrita por Carvalho et al. (2022) como resultante do cruzamento entre um acesso de Catimor e uma cultivar de Mundo Novo. Por esse motivo, ‘Sabiá Médio’, ‘Sabiá Precoce’, ‘Sabiá Tardio’ e ‘Canário’ são agrupadas por Sera et al. (2022b) no grupo “Munditomor”, em referência a origem em germoplasmas de Catimor e de Mundo Novo.

No entanto, é possível que ‘Sabiá-Una’ seja derivada de uma hibridação espontânea entre ‘Sabiá 398’ e ‘Catuaí Amarelo’ (Matiello et al., 2024). Desse modo, embora ‘Sabiá-Una’ tenha sido desenvolvida a partir de plantas que originaram ‘Sabiá Tardio’, as duas cultivares possuem origem diferentes uma da outra. Em outras palavras, ‘Sabiá-Una’ pode ser descrita como resultante de ‘Catuaí Amarelo’ x (‘Acaiá’ x ‘Catimor UFV 386’) e, portanto, não deve ser considerada como pertencente ao grupo Munditomor. Porém, nenhuma sugestão é feita por Sera et al. (2022b) ou por outros autores para o agrupamento ou associação de ‘Sabiá-Una’ à outras cultivares existentes.

Outras quatro cultivares, registradas pela Fundação Procafé, foram resultantes da utilização de Catimor em cruzamentos com cultivares do grupo Catuaí. Em referência aos dois germoplasmas, Sera et al. (2022b) denomina as cultivares dessa origem como “Catimoraí”. De acordo com Carvalho et al. (2022), ‘IBC-Palma-1’ e ‘IBC-Palma-2’ foram originadas da hibridação artificial entre ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ e ‘Catimor UFV 353’, realizada no IBC em 1974. Recentemente, outras duas cultivares de Catimoraí foram registradas como ‘Gralha’ e ‘Bem-te-vi’ (Brasil, 2024). ‘Gralha’ é derivada de seleções em ‘IBC-Palma-2’ e, por isso, anteriormente conhecida como ‘IBC-Palma-3’ (Carvalho et al., 2022). No caso de ‘Bem-te-vi’,

Carvalho et al. (2022) relata o desenvolvimento a partir do cruzamento entre ‘Catimor 391’ e ‘Catuaí Amarelo IAC 74’.

A utilização de Catimor como genitor em cruzamentos também foi utilizada para o desenvolvimento de ‘Siriema 842’, ‘Siriema AS 1’ e ‘Siriema VC 4’ (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Além da genética de Catimor, essas três cultivares são as únicas com a introgressão de genes de *C. racemosa* até o momento. Carvalho et al. (2008) descreve que o desenvolvimento dessas cultivares foi iniciado a partir de sementes do híbrido interespecífico IAC 1195, resultante do cruzamento natural entre *C. racemosa* e *C. arabica* cv. Blue Mountain. Após outras duas hibridações espontâneas com cafeeiros arábica, a progênie IAC 1195-5-6-2 foi selecionada pelo Dr. Alcides Carvalho no IAC devido a resistência apresentada ao bicho mineiro (*Leucoptera coffeella*, Lepidoptera: Lyonetiidae) (Carvalho et al., 2008; 2022).

Carvalho et al. (2008) relata que as sementes de IAC 1195-5-6-2 foram enviadas ao IBC e plantadas na estação experimental de Caratinga em Minas Gerais. Seleções para alta resistência ao bicho mineiro, realizadas no IBC, originaram a progênie C1195-5-6-2-119 (Carvalho et al., 2008). Com a finalidade em incorporar a resistência à ferrugem de Catimor, C1195-5-6-2-119 foi cruzada com Catimor UFV 417, o que resultou no acesso 842 (Carvalho et al., 2008; 2022). Por apresentarem resistência simultânea ao bicho mineiro e à ferrugem alaranjada, as sementes do cafeeiro 842 foram enviadas à Varginha em Minas Gerais, onde foram selecionados os genótipos 842-1 e 842-2 pelo método genealógico (Carvalho et al., 2008).

Após a extinção do IBC em 1990, as seleções de 842 foram continuadas pela Fundação Procafé, a qual desenvolveu e registrou a cultivar Siriema 842 em junho de 2000 (Carvalho et al., 2008; 2022; Brasil, 2024). No entanto, Carvalho et al. (2022) descreve que ‘Siriema 842’ não é recomendada ao cultivo. Além disso, embora o cafeeiro 842 apresentasse resistência simultânea ao bicho mineiro e à ferrugem (Carvalho et al., 2008), ‘Siriema 842’ é considerada parcialmente resistente à ferrugem e com cerca de apenas 35% de plantas resistentes ao bicho mineiro (Carvalho et al., 2022). A finalidade desse cafeeiro está restrita ao uso como fonte de resistência ao bicho mineiro, precocidade de maturação e tolerância à seca em programas de melhoramento genético (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b).

Com a continuidade nas seleções em ‘Siriema 842’, visando o desenvolvimento de cultivares produtivas e altamente resistentes ao bicho mineiro e à ferrugem, foram desenvolvidas ‘Siriema AS 1’ e ‘Siriema VC 4’ (Carvalho et al., 2008; 2022). Na atualidade, essas três cultivares são as únicas registradas com introgressão de *C. racemosa* (Brasil, 2024), descritas como grupo “Catimorosa” por Sera et al. (2022b). Tanto ‘Siriema AS 1’ quanto

‘Siriema VC 4’ são consideradas resistentes ao bicho mineiro e à ferrugem (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). No entanto, deve-se destacar que apenas ‘Siriema AS 1’ é capaz de ser propagada por semente (Carvalho et al., 2022), enquanto as outras duas são propagadas vegetativamente (Sera et al., 2022b).

No Brasil, a exploração do germoplasma derivado de HdT foi realizada, em maior frequência, por meio de genótipos de Sarchimor (Villa Sarchí 971/10 x HdT CIFIC 832/2). Contudo, apenas ‘Iapar 59’, ‘IPR 97’, ‘IPR 98’, ‘IPR 104’, ‘Sarchimor MG8840’, ‘Tupi IAC 1669-33’ e ‘IAC 125 RN’ foram originadas de seleções no próprio germoplasma de Sarchimor (Sera et al., 2008; Fazuoli et al., 2018a; Carvalho et al., 2022). Enquanto as duas últimas cultivares foram registradas pelo IAC, a EPAMIG foi responsável pelo registro de ‘Sarchimor MG8840’ e as quatro demais pelo IDR-Paraná.

Cruzamentos de cultivares dos grupos Mundo Novo e Sarchimor, por outro lado, propiciaram o desenvolvimento de nove cultivares (Carvalho et al., 2022). A maioria delas foi registrada pela Fundação Procafé com as denominações de ‘Acauã’, ‘Acauã J90’, ‘Acauãma’, ‘Acauãovo’, ‘Asabranca’ e ‘Graúna’. Outras três cultivares (‘IPR 107’, ‘IPR Alvorada’ e ‘IPR Pérola’) foram desenvolvidas pelo IDR-Paraná (Brasil, 2024). No caso das cultivares registradas pela Fundação Procafé, Carvalho et al. (2022) relata como resultantes do cruzamento entre ‘Mundo Novo IAC 388-17’ e ‘Sarchimor IAC 1668’ (Carvalho et al., 2022). Enquanto as do IDR-Paraná foram originadas do cruzamento de ‘Mundo Novo IAC 376-4’ com a cultivar Iapar 59, na qual é derivada de seleções em ‘Sarchimor IAC 1669’ (Sera; Sera, 2013; Carvalho et al., 2022).

Cafeeiros originados de hibridações espontâneas entre genótipos de Sarchimor e cultivares de Catuaí também possibilitaram o desenvolvimento de importantes cultivares. Nesse contexto estão as cultivares: Obatã IAC 1669-20, IAC Obatã 4739, Arara, Araraçu e IPR 99 (Carvalho et al., 2022). No caso da primeira, Carvalho et al. (2008) relata que a origem é decorrente da utilização de cultivares do grupo Catuaí em campos experimentais de ‘Sarchimor IAC 1669’ (H361/4), o que propiciou a ocorrência de cruzamentos naturais entre os cafeeiros (Carvalho et al., 2008).

Aparentemente, a mesma situação que resultou no desenvolvimento de ‘Obatã IAC 1669-20’ no IAC, ocorreu ao desenvolvimento de ‘IPR 99’ no IDR-Paraná (Carvalho et al., 2022). Entretanto, a origem de ‘IPR 99’ foi reportada por Sera et al. (2010), no passado, como derivada de seleções no próprio germoplasma de Sarchimor e, portanto, sem nenhuma relação com o grupo Catuaí. Por esse motivo, é comum que ‘IPR 99’ seja relatada como um Sarchimor puro, semelhante à ‘Iapar 59’, ‘IPR 97’, ‘IPR 98’, ‘IPR 104’, ‘Sarchimor MG8840’, ‘Tupi IAC

1669-33' e 'IAC 125 RN' (Sera et al., 2022b).

Conforme Carvalho et al. (2008), é possível que o cruzamento natural ocorrido no IAC seja decorrente tanto por 'Catuaí Vermelho' quanto 'Catuaí Amarelo' às progênes de Sarchimor IAC 1669. Entretanto, frequentemente, considera-se 'Catuaí Vermelho IAC 81' como genitor de 'Obatã IAC 1669-20' (Fazuoli et al., 2018b; Carvalho et al.; 2022). Por outro lado, Carvalho et al. (2022) relata que a hibridação natural que originou 'IPR 99' no IDR-Paraná, foi entre as progênes de Sarchimor IAC 1669 e 'Catuaí Amarelo'. Conseqüentemente, 'Obatã IAC 1669-20' e 'IPR 99' apresentam frutos, respectivamente, vermelhos e amarelos em suas fases reprodutivas.

Fazuoli et al. (2018b) relatam que outro cruzamento natural com plantas que originaram a cultivar Obatã IAC 1669-20 ('IAC 1669-20-1') e 'Catuaí Amarelo IAC 62', resultaram em cafeeiros com frutos amarelos. As seleções nesses cafeeiros identificados em 1983 tiveram, como consequência, o desenvolvimento de 'IAC Obatã 4739' pelo IAC (Fazuoli et al., 2018b; Carvalho et al., 2022). Devido a coloração dos frutos apresentados por 'Obatã IAC 1669-20' e 'IAC Obatã 4739', essas cultivares são, respectivamente, conhecidas como "Obatã Vermelho" e "Obatã Amarelo" (Carvalho et al., 2008).

Semelhantemente à 'IAC Obatã 4739', a cultivar Arara também foi originada de um cruzamento natural entre 'Obatã IAC 1669-20' e 'Catuaí Amarelo' (Matiello et al., 2024). Enquanto, 'Araraçu' é uma cultivar essencialmente derivada de 'Arara', desenvolvida a partir da seleção de cafeeiros segregantes para o porte alto (Carvalho et al., 2022). Porém, Carvalho et al. (2022) descreve que 'Arara' é derivada de seleções em campos da própria cultivar Obatã IAC 1669-20. Nesse contexto, tanto 'Arara' quanto 'Araraçu' seriam cultivares essencialmente derivadas de 'Obatã IAC 1669-20'.

Conforme Sera et al. (2022b), cultivares derivadas da hibridação de cafeeiros de Sarchimor e Catuaí são denominadas por Sera et al. (2022b) como "Sarchimoraí". Entretanto, é importante destacar que 'IAC Obatã 4739', 'Arara' e 'Araraçu' possuem um retrocruzamento a mais com Catuaí em relação a 'Obatã IAC 1669-20' e 'IPR 99'. Essa situação é diferente da observada às derivadas de Sarchimor e Mundo Novo, denominadas por Sera et al. (2022b) como "Mundichimor", as quais não possuem diferença no número de retrocruzamentos.

Entre as cultivares derivadas de HdT, nove são derivadas do cruzamento entre 'Catuaí' e 'HdT CIFC 2570', os quais Sera et al. (2022b) denomina como "Imoraí". Todas foram registradas pela EPAMIG, sendo elas: 'Araponga MG1', 'Catiguá MG1', 'Catiguá MG2', 'MGS Ametista', 'MGS Paraíso 2', 'MGS Turmalina', 'Paraíso MG H 419-1', 'Pau Brasil MG1' e 'Sacramento MG1' (Brasil, 2024). Entretanto, Carvalho et al. (2008, 2022) relatam

divergência entre os acessos e cultivares utilizadas nos cruzamentos que originaram as cultivares.

A cultivar Catuaí Amarelo IAC 86 foi um dos genitores tanto de ‘Araponga MG1’, ‘MGS Ametista’, ‘Catiguá MG1’ e ‘Catiguá MG2’. No entanto, o cruzamento dessa cultivar Catuaí com ‘HdT UFV 446-08’ originou ‘Araponga MG1’ e ‘MGS Ametista’, enquanto ‘Catiguá MG1’ e ‘Catiguá MG2’ são derivadas do cruzamento com ‘HdT UFV 440-10’ (Carvalho et al., 2022). É importante ressaltar que, no passado, outra cultivar derivada de ‘Catuaí Amarelo IAC 86’ e ‘HdT UFV 440-10’ foi registrada pela EPAMIG com a denominação de ‘Catiguá MG3’ (Carvalho et al., 2008; 2022; Brasil, 2022). No entanto, essa cultivar não está mais presente na listagem atual de registros do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (Brasil, 2024).

Conforme Carvalho et al. (2022), ‘Paraíso MG H 419-1’ e ‘MGS Paraíso 2’ foram originadas do cruzamento entre ‘Catuaí Amarelo IAC 30’ e o acesso HdT UFV 445-46. Portanto, as cultivares de Catuaí Amarelo (‘Catuaí Amarelo IAC 86’ e ‘Catuaí Amarelo IAC 30’) foram exploradas com maior ênfase em cruzamentos com acessos derivados de HdT CIFC 2570 (Carvalho et al., 2008; 2022). No entanto, cultivares de Catuaí Vermelho também foram utilizadas pelo programa de melhoramento da EPAMIG. Pelo cruzamento de ‘Catuaí Vermelho IAC 141’ e ‘HdT UFV 442-34’ foi desenvolvida ‘Pau Brasil MG1’, enquanto ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ e ‘HdT UFV 438-52’ originou ‘Sacramento MG1’ (Carvalho et al., 2008; 2022).

A única informação que permite classificar MGS Turmalina como derivada de ‘Catuaí’ e ‘HdT CIFC 2570’ é fornecida por Sera et al. (2022b). Assim, não há nenhum outro relato que especifique quais foram os genitores utilizados em sua origem. Devido a coloração amarela dos frutos de ‘MGS Turmalina’, é possível que ‘Catuaí Amarelo IAC 86’ ou ‘Catuaí Amarelo IAC 30’ tenha sido um dos genitores. No entanto, não se pode afirmar que o outro genitor tenha sido ‘HdT UFV 438-52’, ‘HdT UFV 440-10’, ‘HdT UFV 442-34’, HdT UFV 445-46’ ou ‘HdT UFV 446-08’.

De acordo com Pereira et al. (2002), os acessos de HdT derivados de seleções em progênies de UFV 437 a UFV 447 são descendentes de introduções enviadas pela Estação Regional de Uíge do Instituto de Café de Angola. As diferentes plantas que originaram os 11 materiais da UFV são derivadas de ‘ERU 209’, o qual é proveniente de HdT CIFC 2570 (Pereira et al., 2002). Portanto, além de não ser possível afirmar qual é o acesso de HdT que originou MGS Turmalina, existe a possibilidade da cultivar ter sido gerada por outro derivado de HdT CIFC 2570.

No caso do germoplasma de Icatu, o desenvolvimento de cultivares foi explorado,

principalmente, pelo aproveitamento de um cruzamento espontâneo com uma cultivar de Catuaí (Carvalho et al., 2022). Pelo fato de serem derivadas do híbrido entre ‘Icatu Vermelho 785’ e uma cultivar de Catuaí, o germoplasma foi chamado de ‘Catucaí 785’ (Carvalho et al., 2008; 2022). As seleções desse germoplasma resultaram em 22 linhagens registradas até o momento, sendo 21 realizadas pela Fundação Procafé e apenas uma pela EPAMIG (Brasil, 2024).

A maioria dessas cultivares também foram denominadas com o prefixo de “Catucaí”, diferenciando-se umas das outras em relação a linhagem, cova e/ou coloração de frutos. Em ordem alfabética, tem-se: ‘Catucaí 785-15’, ‘Catucaí Amarelo 2SL’, ‘Catucaí Amarelo 2SLSF’, ‘Catucaí Amarelo 3SM’, ‘Catucaí Amarelo Multilínea F5’, ‘Catucaí APA’, ‘Catucaí Vermelho 19/8’, ‘Catucaí Vermelho 20/15’, ‘Catucaí Vermelho 24/137’, ‘Catucaí Vermelho 36/6’, ‘Catucaí Vermelho Multilínea F5’, ‘Catucaí-açu’, ‘Catucaiam 2015479’, ‘Catucaiam 24137’, ‘Catucaiam 78515’. Além dessas 15 cultivares da Fundação Procafé, a cultivar registrada pela EPAMIG foi denominada como ‘MGS Catucaí Pioneira’ (Brasil, 2024). As outras seis cultivares derivadas de seleções dentro do grupo Catucaí, registradas pela Fundação Procafé, são: ‘Azulão’, ‘Beija-Flôr’, ‘Guará’, ‘Japy’, ‘Japyam’ e ‘Rouxinol’ (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b; Brasil, 2024).

As cultivares IPR 102 e IPR 103, registradas pelo IDR-Paraná, também foram desenvolvidas a partir do cruzamento entre plantas de Icatu e de Catuaí. No entanto, não são derivadas de ‘Catucaí 785’, ao contrário das 22 cultivares mencionadas anteriormente (Carvalho et al., 2022, Sera et al., 2022b). Tanto ‘IPR 102’ quanto ‘IPR 103’ são derivadas da população F₂ de ‘IAC H9878 EP 187 c.582’ resultante do cruzamento entre plantas de Icatu e de ‘Catuaí Vermelho IAC 99’, realizadas em 1972 pelo IAC (Sera; Sera; Fazuoli, 2013; 2017; Carvalho et al., 2022).

Sera et al. (2022b) descrevem a planta de Icatu utilizada no cruzamento como: Icatu de Porte Baixo ou Icatu Anão (*Dwarf* Icatu). De modo geral, as linhagens do germoplasma de Icatu foram originadas de um Arabusta (*C. canephora* var. Robusta x *C. arabica* var. Bourbon Vermelho) retrocruzado duas vezes com ‘Mundo Novo’. No entanto, um retrocruzamento adicional com ‘Catuaí Amarelo IAC 66’ resultou no genótipo de porte baixo de Icatu. Em 1977, sementes de ‘IAC H9878 EP 187 c.582’ foram enviadas ao IDR-Paraná e deram origem a dois campos diferentes da geração F₃. Assim, a seleção de plantas no campo de ‘IAPAR 77054’ e ‘IAPAR 77055’ deram origem a ‘IPR 103’ e ‘IPR 102’, respectivamente (Sera; Sera; Fazuoli, 2013; 2017).

Somente ‘Icatu Amarelo IAC 2944’, ‘Icatu Precoce IAC 3282’, ‘Icatu Vermelho IAC 4045’ e ‘Icatu Tuiuiu’ são cultivares diretamente derivadas do germoplasma Icatu (Sera et al.,

2022b; Brasil, 2024). Embora apenas essas quatro cultivares estejam registradas no momento, outras dez cultivares de Icatu constavam no Registro Nacional de Cultivares na década passada (Brasil, 2022). Fazuoli et al. (2008) relatam que cada uma das linhagens derivadas de Icatu foi registrada individualmente em 1999. Entretanto, os autores descrevem que a finalidade foi, principalmente, aos estudos de variabilidade genética, além de ressaltarem que nem todas eram recomendadas ao cultivo comercial.

Para Sera et al. (2022b), ‘IPR 106’ é considerada no mesmo grupo de origem de ‘Icatu Amarelo IAC 2944’, ‘Icatu Precoce IAC 3282’, ‘Icatu Vermelho IAC 4045’ e ‘Icatu Tuiuiu’. Entretanto, Sera et al. (2020b) descrevem que ‘IPR 106’ foi derivada do cruzamento de ‘Icatu IAC 925’ (‘H4782-7-925’) e um outro cafeeiro desconhecido. Isso significa que, ao contrário das cultivares desenvolvidas a partir de seleções no próprio germoplasma de Icatu, ‘IPR 106’ não pode ser caracterizada com a mesma origem. Ao mesmo tempo, não é possível realizar o agrupamento adequado dessa cultivar, devido ao desconhecimento do genitor cruzado com ‘Icatu IAC 925’.

Com a finalidade de explorar a variabilidade de cafeeiros com introgressão de *C. canephora*, cruzamentos entre derivados de HdT e de Icatu também foram realizados por alguns institutos. Até o momento, apenas o IDR-Paraná e a EPAMIG registraram cultivares derivadas dos dois germoplasmas, sendo elas: ‘IPR 108’ e ‘MGS Aranãs’, respectivamente. (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). A cultivar IPR 108 foi resultante da hibridação de ‘Iapar 59’ e uma progênie em F₂ originada de ‘Icatu Anão’ cruzado com ‘Catuaí Vermelho IAC 99’ (Sera et al., 2022b). Enquanto ‘MGS Aranãs’ é derivada do cruzamento entre ‘Icatu IAC 3851-2’ (‘UFV 2177’) e ‘Catimor UFV 1603-215 EP20.5’ (‘Catimor 1509-8’) (Botelho et al., 2022).

No IDR-Paraná, ‘Sarchimor IAC 1669-33’ também foi utilizado no cruzamento com uma progênie derivada da hibridação entre uma cultivar de Catuaí e um acesso etíope (‘L1C1’). Assim, foi desenvolvida a cultivar denominada como ‘IPR Imperial’, a qual possui origem diferenciada de qualquer outra cultivar devido a descendência de um acesso silvestre da Etiópia. Acredita-se que o uso de um acesso etíope como genitor de cruzamentos também possibilitou o desenvolvimento de ‘Star 4’, registrada pela Nestlé. No entanto, não existe relatos ou comprovações quanto aos genitores dessa cultivar.

Apesar de acessos silvestres terem sido pouco explorados até o momento, Salgado et al. (2022) relatam o uso de ‘Amphylo’, uma variedade local (*landraces*) da Etiópia, no desenvolvimento de duas cultivares da EPAMIG. Montagnon, Marracini e Bertrand (2012) descrevem que ‘Amphylo’ é uma população domesticada por cafeicultores da Etiópia e Sudão,

a partir de cafeeiros etíopes silvestres. Pelo fato de ser utilizada em cultivo na Etiópia durante muitos anos, alguns autores também consideram ‘Amphyлло’ como uma cultivar (Anthony et al., 2001; Ram, 2005).

É comum encontrar denominações de “Anfilo”, “Amphillo” e “Amphilo” para se referir tanto à *landrace* quanto ao local de cultivo (Anthony et al., 2001; Ram, 2005; Chichaybelu, 2008; Woldeesenbet et al., 2008). Essa situação está associada às *landraces* etíopes serem denominadas pelos agricultores em referência ao local de identificação da primeira planta coletada (Tekekay, 1998). Acredita-se que ‘Amphyлло’ foi originada da região homônima das florestas tropicais de Afromontana da zona de Kelem Wellega (Anthony et al., 2001; Woldeesenbet et al., 2008).

Como relatado anteriormente, o Brasil recebeu sementes da *landrace* Amphyлло em 1953, após as expedições de coleta em centros de diversidade (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962; Ram, 2005; Salgado et al., 2022). Conforme Carvalho, Monaco e Scaranari (1962), ‘Amphyлло IAC 1141’ foi um dos menos produtivos e apresentava pouco vigor. Por outro lado, os autores verificaram que ‘Amphyлло IAC 1167’ se destacava como um dos acessos mais promissores à utilização em programas de melhoramento. Esse acesso foi um dos mais vigorosos e produtivos em relação às demais *landraces* etíopes (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962).

Conforme Salgado et al. (2022), as características agronômicas desejáveis em ‘Amphyлло IAC 1167’ resultaram em ‘IAC 1167-19’, o qual foi estudado em áreas infestadas com *Meloidogyne* spp.. Seleções desse acesso em geração S₂, denominadas como ‘MR 2-161’ e ‘MR 2-474’ foram utilizadas em cruzamentos com uma linhagem de Catuaí Vermelho no IBC. Os autores relatam que as progênies resultantes foram recebidas pela EPAMIG e, conseqüentemente, originou as cultivares MGS Guaiçara e MGS Veredas. Portanto, ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ são cultivares derivadas do cruzamento entre ‘Amphyлло’ e ‘Catuaí Vermelho’ (Salgado et al., 2022).

Registradas em 2021, uma das principais características de ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ é a resistência para *M. paranaensis* e *M. incognita* (Salgado et al., 2022; Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). Além de ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’, apenas ‘IPR 100’ e ‘IPR 106’ são resistentes as duas espécies (Sera et al., 2017; Sera et al., 2020b; 2022b). De acordo com o ano de registro em 2001 e de lançamento em 2012 –, ‘IPR 100’ foi a primeira cultivar de *C. arabica* com resistência a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). Apesar de ‘IPR 106’ ter sido registrada no mesmo ano que ‘IPR 100’, o lançamento foi realizado somente em 2017 (Sera et al., 2022b).

Contudo, deve-se ressaltar que a resistência dessas cultivares a *M. paranaensis* e *M. incognita* foram obtidas de diferentes genitores. Enquanto ‘Amphylo’ foi responsável pela resistência de ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’, Sera et al. (2022b) relata que em ‘IPR 106’ foi propiciada por ‘Icatu IAC 925’. Por outro lado, ‘IPR 100’ foi originado do cruzamento entre ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ e um híbrido de ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ e ‘IAC 1110-8’ (Sera et al., 2017; Sera et al., 2022b). Também conhecido como BA-10, ‘IAC 1110-8’ é um acesso derivado do germoplasma indiano da Série B.A. com introgressão de *C. liberica*. Para Sera et al. (2022b), ‘IAC 1110-8’ foi o responsável pela resistência a nematoides em ‘IPR 100’.

Em programas de melhoramento, ‘IAC 1110-8’ também foi explorado como genitor em cruzamentos que resultaram no desenvolvimento de ‘IPR 101’, ‘IPR 105’ e ‘IAC Catuaí SH3’. Semelhantemente a ‘IPR 100’, ‘IPR 101’ e ‘IPR 105’ são derivadas de ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ cruzadas com uma progênie resultante de ‘Catuaí Vermelho IAC 81’ e ‘IAC 1110-8’ (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Já a cultivar IAC Catuaí SH3 foi originada do cruzamento entre ‘Catuaí Vermelho IAC 46’ e ‘IAC 1110-8’ (Fazuoli et al., 2019; Carvalho et al., 2022).

Existe ainda uma cultivar, denominada como ‘Saíra’, também considerada como portadora de genes de *C. liberica* (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Conforme Carvalho et al. (2022), ‘Saíra’ é oriunda do cruzamento entre ‘Catuaí Amarelo IAC 86’ e ‘Catindu UFV 374 c.643’ (‘HK29/74’). Este último genitor é um acesso derivado de ‘CIFC H275’, obtido pela hibridação de ‘Caturra Vermelho CIFC H19/1’ e ‘S795 CIFC 1344/19’ (Pereira et al., 2002). Assim como o acesso BA-10 e outros da Série B.A., Pereira et al. (2002) reporta que ‘S795 CIFC 1344/19’ foi originado de seleções realizadas na estação experimental de Balehonnur, sendo um portador do fator *SH3* de resistência à ferrugem.

Apesar de Sera et al. (2022b) classificarem ‘Saíra’ em um grupo diferente de ‘IPR 100’, ‘IPR 101’, ‘IPR 105’ e ‘IAC Catuaí SH3’ em relação à origem, todas são cultivares de cafeeiros arábica com introgressão de *C. liberica*. Ao contabilizar essas cultivares e àquelas com introgressão de *C. canephora* e *C. racemosa*, tem-se 81 cultivares com introgressão de diploides de *Coffea* sp. Em outras palavras, 65,32% das cultivares brasileiras foram desenvolvidas por meio da transferência de genes de outras espécies do gênero *Coffea*. Portanto, apenas 43 cultivares são consideradas arábicas puras, o que corresponde a 34,68% do total de registros (Brasil, 2024).

A maior parte das cultivares puras de *C. arabica* são derivadas de cruzamentos ou seleções em cultivares dos grupos Bourbon, Catuaí e Mundo Novo (Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). No entanto, é importante destacar que ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ também são

contabilizadas como cafeeiros arábica puros. Isso demonstra que essas duas cultivares são exemplos da exploração de cafeeiros silvestres, sobretudo em relação à resistência a doenças. Por isso, apesar de pouco explorados, germoplasmas provenientes da Etiópia também apresentam alto potencial para resultados futuros em programas de melhoramento.

2.4 DESENVOLVIMENTO DE CAFEEIROS RESISTENTES ÀS PRINCIPAIS DOENÇAS

O planejamento de um programa de melhoramento é uma das principais etapas para a definição específica dos objetivos à curto, médio e longo prazo. Frequentemente, esses objetivos são abordados quanto ao aumento direto e indireto da rentabilidade (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Para tanto, os melhoristas estabelecem os critérios mais apropriados, os quais servem de base para a seleção artificial e são fatores essenciais para o melhoramento genético (Resende, 2002a).

O desenvolvimento de cultivares superiores àquelas que já se encontram no mercado é um dos maiores desafios do melhoramento genético. Na ideia principal de aumento da rentabilidade, as seleções de genótipos são realizadas, principalmente, para elevar a produtividade (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). No caso de cafeeiros arábica, como relatado anteriormente, o melhoramento é pautado em superar a produtividade das cultivares dos grupos Catuaí e Mundo Novo, de modo geral (Sera et al., 2022b). Contudo, outras características podem aumentar a rentabilidade através da economicidade do sistema produtivo como, por exemplo, a resistência a doenças (Pereira et al., 2022).

Pelo fato das cultivares de Mundo Novo e Catuaí serem suscetíveis à ferrugem (Sera et al., 2022a), diversos prejuízos foram verificados após o aparecimento e a rápida disseminação do fungo na década de 1970. As reduções na produtividade eram decorrentes, principalmente, pela queda precoce de folhas e a seca e ramos (Zambolim, 2016; Zambolim; Caixeta, 2021). Além disso, em cultivares suscetíveis é comum que os custos de produção sejam aumentados. Isso se deve tanto pela redução de rendimento da cultura (Hein; Gatzweiler, 2006), quanto pela adoção do controle químico (Zambolim, 2016; Zambolim; Caixeta, 2021; Pereira et al., 2022).

Estima-se que a produtividade mundial de café é reduzida em, aproximadamente, 39% devido aos danos causados pela ferrugem (Hein; Gatzweiler, 2006). Isso equivale ao prejuízo anual com custos entre um e dois bilhões de dólares (Kahn, 2019). Regiões cafeicultoras de toda a América Latina sofrem prejuízos significativos com a ferrugem (Avelino, 2015). Nesses países, segundo dados de Hein e Gatzweiler (2006), os custos de produção respondem por cerca de 90,08% de todo o reportado mundialmente. Conforme Zambolim (2016), as reduções de

produtividade ocorrem em torno de 35 a 50% no Brasil. Porém, em condições favoráveis ao desenvolvimento do patógeno, as perdas podem ser superiores a 50% (Zambolim; Caixeta, 2021).

Esses fatores fazem com que a ferrugem alaranjada seja considerada um dos principais fatores limitantes à produtividade de cafeeiros arábica em aspectos históricos e atuais. No entanto, outros patógenos podem exercer tantos prejuízos quanto à ferrugem, como é o caso dos nematoides. Os nematoides de *Meloidogyne* spp., os quais são causadores de galhas às raízes do cafeeiro, são os que oferecem maiores prejuízos à cafeicultura mundial (Campos; Villain, 2005; Hein; Gatzweiler, 2006). De acordo com Hein e Gatzweiler (2006), os danos somados por *H. vastatrix* e *Meloidogyne* spp. respondem por, aproximadamente, 75% da diminuição da produtividade de café em todo o mundo.

O parasitismo de nematoides pode ser causado por diversas espécies, além de diferirem em relação à região de cultivo (Campos; Sivapalan; Gnanapragasam, 1990; Salgado; Rezende, 2010). As mais disseminadas e prejudiciais, sobretudo na América Latina, são *M. incognita*, *M. exigua* e *M. paranaensis* (Anzueto et al., 2001; Campos; Villain, 2005; Hein; Gatzweiler, 2006; Carneiro; Cofcewicz, 2008). Em alguns países, destaca-se também os prejuízos causados por *M. javanica* (Trudgill; Blok, 2001), *M. arabicida* (Carneiro et al., 2004), *M. coffeicola* e *M. hapla* (Salgado; Rezende, 2010). Outras espécies ou patótipos podem ocorrer de forma subnotificada (Triantaphyllou, 1985; Santos; Triantaphyllou, 1992; Carneiro et al., 1996; Carneiro et al., 2004; Monteiro et al., 2016).

Os nematoides são prejudiciais tanto a produção quanto o processo de desenvolvimento das plantas de café (Salgado; Resende, 2010). As reduções de produtividade em cafeeiros são estimadas em, aproximadamente, 15% à nível mundial (Fatobene et al., 2022). O controle é considerado bastante complexo (Matsuo et al., 2012), principalmente pois o uso de produtos químicos não costuma ser efetivo (Hein; Gatzweiler, 2006). Geralmente, é recomendada a prevenção da entrada do nematoide ao local de cultivo, visto que a erradicação é quase impossível (Gonçalves; Silvarolla, 2007; Salgado; Rezende, 2010; Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022).

O controle genético é considerado o método mais eficiente, econômico e apropriado ao controle de nematoides (Roberts, 2002; Matsuo et al., 2012), similarmente à ferrugem (Silva et al., 2006; 2022; Sera et al., 2022a). Esses fatores também fazem com que esse método seja considerado uma estratégia sustentável para a produção agrícola (Fernandez et al., 2004; Silva et al., 2006; 2022). Assim, pelo menos 90% das perdas de produtividade podem ser reduzidas (Hein; Gatzweiler, 2006), além de possibilitar uma economia de 15 a 18% nos custos de

produção (Pereira et al., 2022).

No caso da ferrugem, inúmeros esforços foram dedicados desde o século passado em diversos programas de melhoramento do mundo. Como resultado, diversas cultivares resistentes foram desenvolvidas ao longo das décadas (Alvarado, 2005; Prakash; Ganesh; Bhat, 2005; Talhinhos et al., 2017; Jibat, 2020; Sera et al., 2022a; Silva et al., 2022). No Brasil, entre todas as cultivares desenvolvidas, mais 65% apresentam algum nível de resistência, sendo que 26,61% são altamente resistentes (Sera et al., 2022a; Brasil, 2024). Entretanto, o Brasil e demais países produtores de café contam com poucas cultivares resistentes às principais espécies de *Meloidogyne* (Sera et al., 2022b).

Cultivares resistentes à *M. exigua* são mais frequentes, devido às fontes de resistência serem as mesmas trabalhadas para o desenvolvimento de cultivares resistentes à ferrugem (Gonçalves; Pereira, 1998; Silvarolla; Gonçalves; Lima, 1998; Noir et al., 2003; Salgado; Resende; Campos, 2005; Alpizar; Etienne; Bertrand, 2007). Por outro lado, os estudos para a resistência à *M. paranaensis* são muito recentes, visto que essa espécie só foi identificada no final do século 20 no Brasil (Carneiro et al., 1996). Na América Central (Villain et al., 2013) e México (Lopez-Lima et al., 2015), essa espécie só foi verificada quase duas décadas depois. Por isso, a suscetibilidade a *M. paranaensis* é comum à maioria das cultivares de *C. arabica* (Fatobene et al., 2017; Carvalho et al., 2022).

Apenas quatro cultivares brasileiras apresentam resistência a *M. paranaensis* (Sera et al., 2017; Sera et al., 2020b; Salgado et al., 2022). Isso significa que, em relação a todas as 124 cultivares registradas até o momento no Brasil, apenas 3,23% são resistentes a essa espécie de nematoide. Entre as resistentes a *M. paranaensis*, as cultivares denominadas IPR 100 e IPR 106 também apresentam resistência a *M. incognita* (Peres et al., 2017). Além disso, em *C. arabica*, IPR 100 é única cultivar simultaneamente resistente a *M. paranaensis*, *M. incognita* e *M. exigua* (Rezende et al., 2017; Sera et al., 2017; Sera et al., 2020b). Contudo, apesar da resistência simultânea às três espécies mais prejudiciais de nematoides, IPR 100 é suscetível à ferrugem (Sera et al., 2017; 2022b).

Outro aspecto importante se refere à aceitação de determinada cultivar resistente a nematoides. Em algumas culturas, embora haja disponibilidade de genótipos resistentes à múltiplas espécies de nematoides, outras características indesejáveis impedem que o material seja amplamente aceito e cultivado (Barker, 1993). Isso também é verificado em algumas cultivares de café listadas por Carvalho et al. (2022). Determinados cafeeiros, mesmo resistentes à importantes fatores bióticos, não são populares entre agricultores ou nem mesmo recomendados ao cultivo (Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b).

Desse modo, a resistência às doenças mais problemáticas ao cultivo deve ser priorizada, porém, suplementarmente ao aumento da produtividade (Matiello, 2008; Fatobene et al., 2022). Sobretudo, devido a indisponibilidade de materiais simultaneamente resistentes à ferrugem e às principais espécies de *Meloidogyne*. Para Hein e Gatzweiler (2006), isso tende a oferecer benefícios econômicos globais em vista da redução dos impactos causados por essas doenças.

2.4.1 Respostas da Interação Patógeno-Hospedeiro

As doenças são caracterizadas como fenômenos biológicos que tendem a interferir nos processos fisiológicos da planta hospedeira (Rezende; Massola Junior; Bedendo, 2018). Fungos, bactérias, vírus e nematoides são, frequentemente, considerados como patógenos causadores de doenças bióticas ou infecciosas. Alterações fisiológicas causadas por ácaros e insetos fazem com que esses organismos também possam ser considerados como patógenos (Rezende; Massola Junior; Bedendo, 2018).

Há também doenças denominadas abióticas, as quais não possuem transmissibilidade e são propiciadas por fatores ambientais (Rezende; Massola Junior; Bedendo, 2018). Porém, Windham e Windham (2008) descrevem que esses casos devem ser considerados como injúrias ou estresses abióticos. Desse modo, os patógenos podem exercer ou não o parasitismo no hospedeiro (Windham; Windham, 2008). Como consequência à ação do patógeno, o hospedeiro manifesta sintomas que levam ao desempenho anormal de funções vitais e/ou da síntese e utilização de energia (Windham; Windham, 2008; Rezende; Massola Junior; Bedendo, 2018).

Os prejuízos causados pelas doenças são refletidos no desenvolvimento e produtividade do vegetal, o que exige a adoção de métodos de controle. Em alguns casos, porém, o controle químico é considerado economicamente inviável (Camargo, 2018a; Dallagnol; Dorneles, 2021). O uso de produtos químicos tende a elevar os custos de produção, além de causar desequilíbrios contaminações ambientais (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Por outro lado, o uso de produtos químicos pode ser reduzido ou dispensado para o controle de doenças em cultivares geneticamente resistentes (Camargo, 2018a; Dallagnol; Dorneles, 2021).

A adoção de estratégias baseadas no controle genético é, também, ideal para a aplicação em grandes áreas. Somados ao menor impacto ambiental, o uso de cultivares resistentes é considerado um dos meios mais eficientes e sustentável no controle de doenças (Camargo, 2018a). Por isso, o melhoramento genético é considerado como a melhor ferramenta, a fim de reduzir quaisquer prejuízos causadas por fatores bióticos (Kushalappa; Yogendra; Karre, 2016). Para alguns autores, a seleção para estresses biótico e abiótico é, inclusive, o fator mais

determinante para o sucesso do melhoramento (Tollenaar; Lee, 2002; Borém; Fritsche-Neto, 2012).

Uma determinada doença é resultante da interação entre os genótipos do patógeno e do hospedeiro, influenciados pelas condições ambientais (Camargo, 2018b). A variabilidade genética deve ser considerada, portanto, para ambos os organismos. Isso se deve em função da coevolução de hospedeiros com genes de resistência e patógenos com genes de virulência (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Assim, a resistência em nível ou tipo de reação é propiciada por uma complexidade de processos e eventos às interações de patógeno-hospedeiro (Pataky; Carson, 2008).

A habilidade do patógeno em causar interferência fisiológica é denominada como patogenicidade, enquanto o nível ou mecanismo utilizado é referente a sua virulência (Windham; Windham, 2008). No entanto, é importante salientar que apenas uma fração de fitopatógenos é responsável por causar doenças em uma determinada espécie e, portanto, as plantas apresentam resistência a maioria dos microrganismos. Com a existência de mecanismos que impossibilitam a patogenicidade e resultam na imunidade do vegetal, denomina-se como resistência de não-hospedeiro (Camargo, 2018b).

Organismos classificados como fitopatógenos foram aqueles que, do ponto de vista adaptativo, foram capazes de desenvolver mecanismos de sobrevivência que quebraram a resistência de não-hospedeiro (Camargo, 2018b). Como consequência, durante o processo evolutivo, a coexistência entre o parasita e hospedeiro foi um fator crucial para a sobrevivência da interação entre ambos (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

O primeiro modelo visando a compreensão sobre a interação patógeno-hospedeiro foi proposto Flor (1946; 1947; 1955; 1956) e, posteriormente, denominado como Teoria Gene-a-Gene de Flor (1971). Segundo Flor (1971), a resistência é determinada pela correspondência de um gene dominante de avirulência (*Avr*) do patógeno para um gene dominante de resistência (*R*) do hospedeiro. Os genes *Avr* são codificados para antígenos que interagem com o produto dos genes *R* e, conseqüentemente, levam a incompatibilidade (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Assim, uma molécula elicitora específica do patógeno é reconhecida pela síntese de proteínas receptoras no hospedeiro, que reage com uma resposta de resistência pela ausência de sintomas (Camargo, 2018b). Nesse contexto, o patógeno de uma determinada raça específica não é capaz de causar infecção pois se torna avirulento ao interagir com uma planta hospedeira que apresenta um gene de resistência específico (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Por outro lado, a planta hospedeira não é capaz de reconhecer os patógenos com ausência de genes

Avr, resultando numa interação compatível, que levam ao desenvolvimento da doença (Johal et al., 1995).

A Teoria de Flor possui um papel fundamental para o conhecimento nas áreas de melhoramento genético e da fitopatologia, além de ter sido a base para a elaboração de outros modelos de compreensão das interações de patógeno-hospedeiro (Camargo, 2018b; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Ao contrário de Flor (1971) que propôs sua teoria baseada na incompatibilidade, Scheffer, Nelson e Ullstup (1967) elaboraram um segundo modelo genético, no qual um produto produzido pelo patógeno direciona a interação para a compatibilidade (Briggs; Johal, 1994). Isso significa que moléculas de um fator de compatibilidade, produzidas pelos genes de compatibilidade do patógeno, alteram a fisiologia do hospedeiro e, então, possibilita a colonização do patógeno (Briggs; Johal, 1994; Johal et al., 1995; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

De acordo com o modelo de Scheffer, Nelson e Ullstup (1967), a capacidade inicial de um organismo desenvolver patogenicidade significa que o patógeno desenvolveu uma relação de compatibilidade básica. No caso da planta hospedeira, a resistência é verificada pelo posterior reconhecimento do produto do patógeno, a qual tende a causar uma pressão de seleção na população de patógenos. Assim, genótipos do patógeno que não produzem o produto reconhecido pelo hospedeiro são favorecidos pela seleção natural e levam ao desenvolvimento de uma nova raça fisiológica (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Em fitopatógenos, a denominação de “raça fisiológica” se refere às variações dentro da mesma espécie, conforme a ação contra um conjunto de cultivares (Camargo, 2018a) e a distinção quanto à virulência (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Por essa razão, uma nova relação de compatibilidade é dada por uma ou mais plantas com a capacidade de reconhecer o produto de patogenicidade da nova raça e, conseqüentemente, forçam mais uma modificação do patógeno (Briggs; Johal, 1994; Knogge, 1996).

Pelo modelo de compatibilidade básica, portanto, uma interação gene-a-gene é resultado da pressão de seleção sobre o hospedeiro, após a produção de fatores de compatibilidade básica por parte do patógeno (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). A existência e expressão dos genes R tendem a causar uma pressão de seleção nos fitopatógenos, favorecendo a sobrevivência daqueles que são capazes de desenvolver mecanismos que superem a resistência da planta hospedeira (Camargo, 2018b).

Assim, o desenvolvimento da doença se torna possível a partir da interação entre um parasita que produz um fator de compatibilidade e um hospedeiro sensível a esse fator (Briggs; Johal, 1994). Essa dinamicidade da natureza das populações de patógenos é um fator

determinante para que o melhoramento para a resistência à doença também apresente caráter dinâmico e contínuo (Camargo, 2018a). Por isso, ao avaliar a resistência, é fundamental que haja conhecimento para o nível e a distribuição da variabilidade genética do agente fitopatogênico (Camargo, 2018b).

Atualmente, a interação patógeno-hospedeiro é explicada pelo modelo de Zig-Zag de Jones e Dangl (2006). A denominação de “zig-zag” é explicada pelo esquema de linhas alternadas que conduzem a resistência ou suscetibilidade dos hospedeiros em interação ao patógeno. As respostas da interação ocorrem conforme os mecanismos de reconhecimento do patógeno realizado pelas plantas (Jones; Dangl, 2006).

Baseado em padrões, esses mecanismos são caracterizados como: PAMP (*pathogen associated molecular pattern*); DAMP (*damage associated molecular pattern*) e MAMP (*microbe associated molecular pattern*); ou, ainda, como MIMP (*microbe-induced molecular pattern*). Assim, as moléculas receptoras de reconhecimento dos padrões (PRR - *pattern recognition receptors*) resultam na ativação do sistema de defesa (Jones; Dangl, 2006; Camargo, 2018b; Dallagnol; Araujo Filho, 2021).

O PAMP é caracterizado pelo reconhecimento da molécula do patógeno pelo receptor do hospedeiro. Quando o reconhecimento, por parte do PRR do hospedeiro, é realizado a partir de seus próprios fragmentos liberados na tentativa do patógeno em penetrar o tecido vegetal, o padrão é denominado como DAMP. Nos casos em que o hospedeiro reconhece as alterações de suas próprias moléculas na ação do patógeno, pelo monitoramento dos sinais bioquímicos gerados ou alterados, o mecanismo é chamado de MAMP ou MIMP. A diferença entre esses dois últimos se refere, respectivamente, às alterações associadas ao ataque do próprio patógeno e aos produtos induzidos pela ação do mesmo (Jones; Dangl, 2006; Camargo, 2018b; Dallagnol; Araujo Filho, 2021).

O sucesso na ação do patógeno, o que resulta na suscetibilidade da planta, é alcançado ao evitar o reconhecimento de seu PAMP. Essa situação pode acontecer a partir de mutações ou pela secreção de ETS (*effector triggered susceptibility*) que afetam o sistema de defesa do hospedeiro. Por outro lado, plantas que reconhecem esses efetores podem reestabelecer a resistência por meio de ETI (*effector triggered immunity*). Conseqüentemente, um novo ciclo é iniciado visto que a resistência das plantas tende a exercer pressão de seleção por outros ETS na população do patógeno (Camargo, 2018b; Dallagnol; Araujo Filho, 2021).

2.4.2 Natureza Genética Qualitativa e Quantitativa da Resistência

A identificação de genótipos resistentes e a realização de estudos de herança, a partir de cruzamentos entre genótipos resistentes e suscetíveis, são etapas iniciais de programas de melhoramento genético para resistência a doenças (Batista et al., 2021). A hereditariedade para a resistência à doença foi descrita, pela primeira vez, por Biffen (1905) ao estudar a resistência à ferrugem amarela do trigo, causada por *Puccinia striiformis*. Esse estudo demonstrou que a geração F₂ do cruzamento entre parentais resistentes e suscetíveis apresentava proporção de 3:1, o que corroborava com a primeira lei de Mendel para características governadas por um único gene com efeito de dominância completa.

Frequentemente, a herança da resistência à patógenos é simples e tende a ser governada por um ou dois genes, predominantemente com dominância completa (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Na resistência governada por um único gene, conhecida como monogênica ou de raça-específica, ou por poucos genes (oligogênica), são comumente descritas como de tipo qualitativa. Nesse tipo de resistência, os fenótipos são classificados pela ausência ou presença de sintomas e, então, denominados como resistentes ou suscetíveis, respectivamente (Camargo, 2018b). Por esse motivo, Camargo (2018b) descreve a resistência qualitativa como “resistência de tudo ou nada”.

Na elaboração da Teoria Gene-a-Gene, os estudos de Flor (1946; 1947; 1955; 1956) também se basearam nas leis de Mendel. Cruzamentos entre raças do patógeno *Melampsora lini* e de cultivares de linho foram determinantes para a obtenção de resultados de segregação na reação à doença (Camargo, 2018b). Similarmente ao resultado de Biffen (1905), Flor (1946, 1947) verificou que a hereditariedade para a virulência e resistência, respectivamente para o patógeno e hospedeiro, possuía caráter monogênico com dominância completa (Camargo, 2018b). Na resistência qualitativa, a distribuição discreta dos fenótipos pode ser verificada por meio das proporções mendelianas nas gerações F₁ e F₂, baseadas no desempenho fenotípico dos genótipos parentais (Pataky; Carson, 2008).

Na natureza qualitativa de resistência, os genes R correspondem aos receptores de sinais de MAMP e PAMP, que atuam no processo de reconhecimento do patógeno (Camargo, 2018a). Em organismos vegetais, de modo geral, as respostas de defesa ocorrem pela reação de hipersensibilidade (HR), na qual pode ser diferente na ação de patógenos biotróficos e necrotróficos (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Em patógenos biotróficos, os quais necessitam de células vivas do hospedeiro, a HR consiste pela morte rápida das células ao redor do sítio inicial de infecção (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Contudo, a atuação dos mecanismos de HR é diferente para patógenos necrotróficos. Pelo fato desses patógenos colonizarem células mortas, a HR pode ocorrer de forma única ou sinérgica pelo: acúmulo de fitoalexinas; de fenóis; e/ou proteínas relacionadas com a patogênese como, por exemplo, as quitinases e glucanases. A HR também pode ocorrer na formação de barreiras estruturais em células vizinhas ao local da infecção, incluindo a lignificação, produção de glicoproteínas ricas em hidroxiprolina e na deposição de calose e silício (Johal et al., 1995; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Em casos de distribuição contínua de fenótipos de diferentes níveis de sintomas, os quais impedem a separação em classes distintas, a resistência é chamada de quantitativa (Camargo, 2018b). Por isso, na resistência quantitativa, os indivíduos se diferem quanto à agressividade, em relação às cultivares e, não, quanto a virulência (Camargo, 2018a). A abrangência das classificações dos fenótipos também assume escala contínua, a fim de identificar indivíduos desde altamente resistentes àqueles denominados altamente suscetíveis (Pataky; Carson, 2008; Camargo, 2018b).

Assim, é fundamental que a quantificação da severidade da doença seja realizada por meio de escalas diagramáticas e avaliações de diferentes componentes de resistência (Batista et al., 2021). Nesses casos, inúmeros genes (poligenia) estão envolvidos na expressão da resistência, somado a influência ambiental, que tende a aumentar a complexidade na hereditariedade (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). No entanto, é importante destacar que a resistência quantitativa tende a envolver, geralmente, menor número de genes que outras características de herança poligênica, como é o caso da produtividade (Pataky; Carson, 2008).

Pelo fato de algumas fontes de resistência atuarem contra um amplo espectro de raças fisiológicas, enquanto outras serem específicas para uma ou poucas, Van der Plank (1963) propôs a denominação como resistência do tipo vertical e horizontal. Desse modo, a resistência vertical se constitui como mono ou oligogênica, confere alto nível de resistência ao hospedeiro e sua reação às raças fisiológicas e séries diferenciadoras é dado, respectivamente, como específica e qualitativa. Por outro lado, o nível de resistência moderado, com herança poligênica, sem especificidade para raças fisiológicas e reações quantitativas em séries diferenciadoras são características que definem a resistência horizontal (Van Der Plank, 1963; Borém; Miranda; Fritsche Neto, 2021).

Borém, Miranda e Fritsche Neto (2021) relatam ainda que outras terminologias foram incorporadas à literatura para descrever os mesmos tipos de resistência. Assim, é comum que a resistência do tipo quantitativa seja nomeada como: horizontal (Van Der Plank, 1963; 1968), durável, lateral, generalizada, não específica, resistência de campo (Borém; Miranda; Fritsche

Neto, 2021), parcial (Silva et al., 2021) ou intermediária (Sera et al., 2022).

Do mesmo modo, para o caso da resistência qualitativa, termos como: resistência vertical (Van Der Plank, 1963; 1968), específica, perpendicular, monogênica (Borém; Miranda; Fritsche Neto, 2021) ou completa (Sera et al., 2022) são dados como sinônimos. Entretanto, Pataky e Carson (2008) destacam que é necessário adotar esses termos com cautela, visto que, nem todos os casos podem corresponder a todos os termos sugeridos como sinônimos. Isso pode ser observado pelo relato de Silva et al. (2021), os quais sugerem que a herança monogênica, por si só, não é suficiente para determinar a resistência como qualitativa.

Como relatado anteriormente, é comum que as resistências qualitativa e quantitativa sejam distinguidas, respectivamente, pela ausência e pelo grau de severidade dos sintomas (Camargo, 2018a). Em muitos casos, a resistência parcial, consequente da ação de genes de efeito quantitativo, costuma ser confundida com a tolerância (Pataky; Carson, 2008). Entretanto, é um equívoco considerar a resistência de natureza quantitativa com a tolerância. Principalmente, ao considerar que as plantas tolerantes não se distinguem das suscetíveis, fenotipicamente, ao avaliar a severidade de sintomas (Pataky; Carson, 2008; Camargo, 2018b).

A tolerância é descrita pela ausência de habilidades em prevenir o estabelecimento e restringir a colonização do patógeno (Camargo, 2018b). Em outras palavras, as plantas tolerância não exibem resistência que atuem contra o patógeno. Na tolerância à determinada doença, níveis satisfatórios de produção são obtidos pela planta hospedeira que apresenta taxa de sintomas semelhantes às suscetíveis (Littlefield; Li; Hensley, 2008; Camargo, 2018b). Diferentemente dos mecanismos de resistência, a natureza fisiológica da tolerância parece estar associada às respostas ao ataque do patógeno. Assim, a tolerância aos prejuízos foliares de um determinado patógeno podem ser compensados pelo maior vigor vegetativo e/ou elevada capacidade de refolhamento (Camargo, 2018b).

Uma das características que melhor distingue a resistência do tipo qualitativa e quantitativa são as suas ações em termos epidemiológicos (Van Der Plank, 1978; Silva et al., 2021). Segundo Camargo (2018a), a efetividade para raças específicas da resistência qualitativa age na redução do inóculo inicial, a fim de atrasar o início de epidemias. Por outro lado, a resistência quantitativa afeta a taxa de velocidade da doença, visto que esse tipo de resistência atua em vários componentes epidemiológicos (Van Der Plank, 1978; Camargo, 2018a). Esse contexto corrobora com a definição de Wingard (1953), na qual a resistência de plantas é a capacidade de reduzir ou inibir o ataque do patógeno.

Embora as resistências qualitativa e quantitativa sejam frequentemente distinguidas, não é possível denominar a superioridade de um dos tipos. Está claro que tanto a resistência

qualitativa quanto a quantitativa são complementares. A redução do inóculo inicial, resultante do tipo qualitativo, é determinante para reduzir os danos causados às culturas (Camargo, 2018a). Ao mesmo tempo, por mais que haja redução do inóculo, o controle do patógeno é favorecido em taxa mais lenta de infecção (Silva et al., 2021). Desse modo, o conjunto de ambas as abordagens apresentam potencial em diferentes circunstâncias para que a complementariedade resulte na durabilidade da resistência do hospedeiro (Mundt, 2014; Silva et al., 2021).

2.4.2.1 Aspectos relacionados à durabilidade da resistência

A durabilidade da resistência é um dos fatores mais relevantes para o melhoramento genético. Considera-se que a resistência de uma cultivar só é importante quando é durável e eficaz por muito tempo em um ambiente favorável à ocorrência da doença (Johnson, 1984; Silva et al., 2021). Alguns autores relatam que a durabilidade é menor para a qualitativa, devido a facilidade em ser suplantada dentro de uma escala microevolutiva do patógeno (Camargo, 2018a). Pela lógica probabilística, baseada na teoria Gene-a-Gene, bastaria apenas uma mutação no gene de avirulência correspondente a um único gene de resistência.

No caso da resistência quantitativa, seriam necessárias várias mutações simultâneas para os inúmeros genes que conferem a resistência, o que diminui a probabilidade de quebra da resistência (Camargo, 2018a). No entanto, existem casos em que a resistência qualitativa tem apresentado resistência duradoura por mais de 50 anos em algumas espécies agrícolas (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021; Sera et al., 2022). De acordo com Johnson (1984) citado por Silva et al. (2021), o nível da resistência e sua durabilidade não possuem relação estreita.

Os casos em que a resistência qualitativa é suplantada pelo patógeno, geralmente, ocorrem nas situações de alto risco de evolução do patógeno e quando não se utiliza estratégias de manejo da resistência em campo (Batista et al., 2021). A resistência permanece efetiva até que haja uma associação entre as mudanças para um ambiente mais favorável ao desenvolvimento da doença e para a evolução em variabilidade do patógeno (Silva et al., 2021). A questão da durabilidade, portanto, é tão diversa a ponto de nenhum modelo único ser capaz de representar ou definir qual tipo de resistência é mais ou menos durável (Johnson, 1984; Silva et al., 2021).

Ao desenvolver cultivares resistentes à determinada doença, deve-se considerar diversos critérios. Destacam-se a avaliação dos danos econômicos causados pela doença, a facilidade de manipulação do patógeno, assim como a frequência, prevalência e distribuição de raças

fisiológicas do patógeno na região (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Além disso, o melhoramento para resistência deve priorizar as doenças mais problemáticas na cultura ou na região de cultivo (Matiello, 2008). Outra questão importante, se deve às características da espécie em melhoramento (Thurow; Castro; Pereira, 2018, 2018).

2.4.2.2 Métodos e estratégias de melhoramento à resistência a patógenos

Assim como quaisquer outras características agronômicas, diversos métodos de melhoramento podem ser adotados, visto que as bases teóricas e práticas não se diferem para a resistência a doenças (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Camargo, 2018a). É fundamental que, antes da escolha do método de melhoramento, o melhorista tenha conhecimento acerca da herança genética da característica relacionada a resistência (Batista et al., 2021). Assim, é papel do melhorista a identificação das fontes de resistência e da complexidade da herança, bem como o mérito agrícola da fonte de resistência e a perspectiva de durabilidade da resistência (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

De modo geral, a resistência qualitativa costuma ser mais utilizada pelos melhoristas em comparação à quantitativa, devido à relativa simplicidade em introduzir um ou poucos genes que conferem resistência (Camargo, 2018a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Além disso, a facilidade na distinção fenotípica, o qual se manifesta pela proporção mendeliana é outro fator relevante, pois contribui com a adoção de métodos mais simples (Camargo, 2018a). Na resistência quantitativa, por outro lado, a complexidade é maior devido a simultaneidade de manipulação de vários genes de efeito menor (Batista et al., 2021).

Quando o melhoramento para resistência envolve genes de efeito qualitativo, o procedimento mais indicado e utilizado é o método de retrocruzamentos (Camargo, 2018a; Batista et al., 2021). Esse método é recomendado, principalmente, para genótipos elite de cultivares muito plantadas que apresentam suscetibilidade à uma doença ou raça na região de cultivo (Batista et al., 2021). Desse modo, a estratégia consiste na introgressão da resistência mono ou oligogênica provenientes de um genitor doador para um genótipo receptor, no qual é caracterizado como genitor recorrente (Farokhzadeh; Alifakheri, 2014; Thurow; Castro; Pereira, 2018). Geralmente, os genótipos não adaptados ou silvestres são utilizados como genitores doadores, enquanto os genótipos elite são usados como genitores recorrentes (Batista et al., 2021).

Pelo método de retrocruzamentos, portanto, são selecionados os híbridos F_1 resistentes, resultante do cruzamento entre ambos os genitores, seguido de retrocruzamentos com o genitor

recorrente em sucessivas gerações (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). É importante que, após cada retrocruzamento, as progênes sejam selecionadas para que apenas os indivíduos resistentes sejam cruzados com o genitor recorrente (Batista et al., 2021).

O objetivo do método de retrocruzamentos é recuperar mais de 98% do genótipo do genitor recorrente somada à resistência transferida pelo genitor doador (Lewis; Kernodle, 2009; Thurow; Castro; Pereira, 2018; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Assim, aproximadamente, cinco a seis retrocruzamentos são realizados, seguido por uma autofecundação, a fim de estabelecer a homozigose para a resistência (Lewis; Kernodle, 2009; Batista et al., 2021).

Tanto os alelos dominantes quanto recessivos podem ser transferidos pelo método de retrocruzamentos (Batista et al., 2021). Porém, em alelos dominantes, a autofecundação da progênie do último retrocruzamento é necessária somente para identificar os genótipos não segregantes. Quando os alelos de resistência são recessivos, as autofecundações devem ser intercaladas com os retrocruzamentos, a fim de identificar as plantas que serão retrocruzadas e àquelas que serão descartadas (Caixeta; Zambolim, 2014; Thurow; Castro; Pereira, 2018).

Recentemente, marcadores moleculares associados aos genes de resistência têm sido utilizados para identificar os genótipos das plantas resistentes (*foreground selection*) ao invés de determinar pelo fenótipo. Além disso, é possível eliminar ou minimizar ao máximo o arraste de ligação (*linkage drag*), caracterizado pelos segmentos de DNA ao redor do alelo de resistência, no qual é responsável por características não desejáveis oriundas do genitor doador (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Batista et al., 2021).

Assim, o conhecimento do alelo do marcador de DNA permite prever o fenótipo e acelerar a recuperação do genoma do genitor recorrente (*background selection*) (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Batista et al., 2021). O método de retrocruzamentos também pode ser realizado para a transferência simultânea de mais de um gene, como é o caso da piramidação (Thurow; Castro; Pereira, 2018).

A piramidação de genes é considerada como uma das principais estratégias para a utilização da resistência vertical (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). A piramidação é caracterizada pela introgressão de vários e quaisquer genes que confirmam resistência, como pela combinação de genes maiores e menores, bem como os genes de ação específica e não-específica (Pedersen; Leath, 1988; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Camargo (2018a) denomina essa estratégia como pirâmide gênica e relata que o termo se refere à uma alusão ao objetivo de desenvolver cultivares com múltiplos genes de resistência com efetividade para

diferentes raças fisiológicas.

Para a piramidação de genes, vários cruzamentos são realizados e os híbridos F₁ são cruzados entre si, assim como seus descendentes, até que os genes *R* de interesse sejam combinados em um único genótipo (Thurow; Castro; Pereira, 2018). Desse modo, o patógeno só sobreviverá se possuir todos os genes necessários para suplantar a resistência da totalidade dos genes *R*. Contudo, a pressão de seleção tende a ser alta e direcionada ao aparecimento de super raças, na qual pode resultar na inefetividade de todos os genes de resistência (Camargo, 2018a). Mundt (2014), por outro lado, sugere que a probabilidade de um patógeno assexuado sofrer mutação para virulência contra todos os genes piramidados é muito baixa.

Uma das maiores dificuldades da piramidação é a manutenção de características superiores em simultaneidade à transferência de vários genes em um único genótipo (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Nesse contexto, diversos retrocruzamentos e seleções criteriosas são necessários e, conseqüentemente, tende a aumentar o tempo de desenvolvimento de cultivares. Além disso, uma vez que cada gene pode conferir resistência para múltiplas raças do patógeno, é difícil que o efeito individual de gene seja precisamente distinguido pelas avaliações fenotípicas convencionais (Thurow; Castro; Pereira, 2018).

Nessas avaliações, quando há presença de genes dominantes e recessivos que conferem resistência, os recessivos podem ser mascarados (Collard; Mackill, 2008; Thurow; Castro; Pereira, 2018). A identificação das plantas com múltiplos genes tende a ser facilitada e econômica em tempo e recursos, quando realizada pelo uso de marcadores de DNA estreitamente associados a cada um dos genes de resistência (Thurow; Castro; Pereira, 2018). Os números de genes em transferência e dos genótipos selecionados em cada geração, a distância entre os genes alvo e marcadores flaqueadores, além da natureza do germoplasma utilizado, são fatores determinantes para a eficiência do processo de piramidação (Ashkani et al., 2015; Thurow; Castro; Pereira, 2018).

Entretanto, ao contrário da piramidação, que visa combinar vários genes de resistência em um único genótipo, é possível utilizar os diferentes genes de resistência em linhagens separadamente. Essa estratégia, chamada de multilinhas, se caracteriza pelo uso de diversos genes *R* em diferentes genótipos em uma mesma área, misturadas em proporções previamente estabelecidas (Camargo, 2018a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Na multilinha, as linhagens são caracterizadas como isogênicas ou isolinhas, sendo geneticamente divergentes em um único locus para o gene de resistência (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). A funcionalidade, no entanto, é dependente da correspondência adequada entre os genes de resistência incorporados nas linhagens e os genes de virulência presentes na

população do patógeno alvo (Thurrow; Castro; Pereira, 2018).

A obtenção de isolinhas é feita, inicialmente, pelo método de retrocruzamentos para que cada uma possua genes de resistência para uma ou algumas raças predominantes do patógeno. Posteriormente, as isolinhas são submetidas ao método de *bulk* e a resulta nas linhagens multilinhas (Hussain, 2015; Thurrow; Castro; Pereira, 2018). Conseqüentemente, as multilinhas previnem que a cultura hospedeira adquira um único isolado patogênico predominante e reduzem a pressão de seleção direcionada para uma super raça. Isso ocorre em função de cada uma das plantas apresentar um único gene *R*, ao contrário da piramidação que concentra todos os genes *R* em uma única planta (Fawke; Doumane; Schornack, 2015; Camargo, 2018a).

A estratégia de multilinhas é muito promissora para o desenvolvimento de resistência horizontal. Além disso, é bastante recomendada contra as doenças causadas por patógenos que apresenta modificação nas raças prevalecentes de ano a ano (Mundt, 2014; Thurrow; Castro; Pereira, 2018). Contudo, o desenvolvimento de linhagens em multilinhas tende a ser muito custoso e demorado. Nesse quesito, a adoção desse método é até mesmo desvantajosa em comparação à piramidação gênica (Camargo, 2018a). Camargo (2018a) relata que, principalmente no caso de cereais, tem-se adotado a estratégia de misturas com o mesmo objetivo que as multilinhas.

Enquanto as linhagens multilinhas são quase idênticas fenotipicamente, a estratégia de mistura consiste no plantio de cultivares que se diferem tanto para os genes de resistência quanto para as demais características agrônômicas. A heterogeneidade entre as linhagens é a desvantagem desse método, devido a possível inviabilidade quando a discrepância for muito alta entre as cultivares (Camargo, 2018a; Thurrow; Castro; Pereira, 2018).

No entanto, a flexibilidade na adoção desse esquema é um ponto positivo para as situações de diminuição do grau de resistência e de adaptação ambiental. Além disso, tanto as multilinhas quanto as misturas, resultam na redução nos efeitos diluição e barreira em que, respectivamente, reduzem a taxa de inóculo inicial e a taxa de progressão da doença. Para os casos de alta heterogeneidade entre as cultivares dentro de uma mesma, é possível diversificar o plantio entre campos de cultivo, o qual é denominado como método de divergência espacial (Camargo, 2018a).

Outro método para aumentar a eficiência e a durabilidade da resistência pode ser realizada pela rotação de genes. Essa estratégia envolve a implantação de um gene *R'* efetivo que, após o aparecimento de uma raça virulenta do patógeno, é substituído por um outro gene *R''*. Apenas com o futuro declínio da raça virulenta, o gene *R'* passa a ser reutilizado (Mundt, 2014). Semelhantemente ao processo de rotação de culturas, o princípio desse método é baseado

na utilização de cultivares que possuam diferentes genes de resistência às raças do patógeno alvo (Thurrow; Castro; Pereira, 2018).

Além de aumentar a longevidade da resistência específica e gerar alterações significativas na estrutura de população do patógeno, níveis inferiores da doença são observados com a rotação de genes (Burdon et al., 2014). Porém, a implantação ou manutenção dessa estratégia é dificultada por diversos fatores. A rotação de genes exige precisão quanto a logística de monitoramento da doença, o que nem sempre ocorre com a frequência necessária. Outro problema se deve a concordância entre agricultores, para a substituição de cultivares dentro de uma mesma região. Limitações para essa estratégia podem ocorrer em função da disponibilidade de sementes em quantidade adequada (Mundt, 2014; Thurrow; Castro; Pereira, 2018).

Estratégias como a rotação de genes de resistência no tempo e espaço, piramidação de genes, multilinhas e misturas de cultivares contendo diferentes genes de resistência são estratégias importantes para aumentar a durabilidade da resistência em campo (Batista et al., 2021). No desenvolvimento de cultivares com resistência duradoura à determinada doença, Robinson (1979) citado por Borém, Miranda e Fritsche Neto (2021) sugere que a resistência quantitativa seja trabalhada com exclusividade. Nesse contexto, é necessário priorizar os genótipos com nível moderado de resistência e evitar àqueles que se apresentam como altamente resistentes. Porém, essa estratégia nunca foi amplamente adotada pelos melhoristas, devido à existência de inúmeras restrições (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Para a resistência quantitativa, os métodos de melhoramento são semelhantes a quaisquer outras características de efeito poligênico e, portanto, é um processo lento e requer várias gerações de seleções (Camargo, 2018a; Thurrow; Castro; Pereira, 2018). De maneira geral, o melhoramento deve ser direcionado para o acúmulo gradual de alelos favoráveis nos vários genes que controlam o caráter (Camargo, 2018a; Thurrow; Castro; Pereira, 2018). Contudo, não existem métodos que visem, comprovadamente, o desenvolvimento de cultivares com elevado nível de resistência quantitativa (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Em todos os casos, a seleção é realizada com baixa herdabilidade e com influência ambiental (Thurrow; Castro; Pereira, 2018).

Camargo (2018a) relata que, quando a seleção é realizada para a resistência qualitativa, há poucas chances para selecionar alelos favoráveis de efeito quantitativo. A seleção para os genes *R* reduz a pressão de seleção para os genes quantitativos, os quais são perdidos pelo fenômeno da deriva genética. Consequentemente, os genótipos tendem a apresentar um baixo nível de resistência quantitativa. Essa erosão dos alelos de resistência quantitativa em

consequência ao foco sob os genes *R* foi denominado por Vanderplank (1963) como efeito Vertifolia.

Outra dificuldade é que os níveis de resistência só podem ser observados como efeito remanescente posterior à quebra da resistência qualitativa (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Além disso, as diferenciações sutis entre as progênies, para quantificar os níveis de resistência, tende a complicar o processo de avaliação (Camargo, 2018a). A quantificação da resistência parcial tende a ser eficiente quando são avaliados: período de incubação, período latente, período infeccioso, eficiência de infecção, taxa de expansão da lesão, capacidade de esporulação, tempo de infecção, intensidade da doença e taxa de infecção, dentre outros componentes de resistência (Kranz, 2002; Silva et al., 2021). Nesse contexto, é ideal que as avaliações sejam realizadas em vários estágios do ciclo de infecção, baseado na dissecação fenotípica dos componentes de resistência quantitativa e com análises precisas e acuradas de patometria (Camargo, 2018a; Silva et al., 2021).

O método de seleção recorrente também é um dos mais explorados no caso da resistência quantitativa, visando o aumento contínuo na frequência de alelos por meio de um processo cíclico de seleção e recombinação (Caixeta; Zambolim, 2014; Batista et al., 2021). Em espécies alógamas, os métodos de seleção massal e de família são os mais utilizados para acumulação de genes de resistência (Thurow; Castro; Pereira, 2018). Pela seleção massal, os indivíduos mais resistentes têm suas sementes colhidas e misturadas, repetidamente por diversas gerações necessárias, para dar origem a nova população com o nível de resistência desejado (Agrios, 2005). Como a seleção é baseada apenas no fenótipo resistente, é necessário que a resistência esteja presente em alta frequência na população (Thurow; Castro; Pereira, 2018).

No melhoramento de espécies autógamas para resistência quantitativa ou horizontal, Borém, Miranda e Fritsche-Neto (2021) recomendam a utilização de cruzamentos compostos a partir de diversos cruzamentos simples. Os cruzamentos compostos são submetidos ação do patógeno, a qual elimina os indivíduos com níveis reduzidos de resistência quantitativa pela seleção massal negativa (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Entretanto, os autores destacam a necessidade de mais estudos sobre a eficácia desse método, principalmente por demandar de um longo período para o desenvolvimento de cultivares.

Thurow, Castro e Pereira (2018) relatam que, para as espécies autógamas, o método genealógico (*pedigree*) e o populacional (*bulk*) são os mais utilizados para a resistência quantitativa. No caso do genealógico, a resistência qualitativa tende a ser enfatizada na seleção e, apenas nas gerações mais avançadas em homozigose, a seleção é realizada para a resistência quantitativa. Por outro lado, no método populacional, nenhuma seleção é feita nas gerações

iniciais, mas somente nas gerações mais avançadas (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Abordagens realizadas pela área da engenharia genética têm, também, revolucionado o melhoramento para a resistência a doenças, ao auxiliar com as técnicas tradicionais (Thurow; Castro; Pereira, 2018; Camargo, 2018a). Basicamente, as estratégias adotadas podem ser: na inibição da patogenicidade, por meio de genes de microrganismos, plantas ou animais que possam interferir na fisiologia do patógeno; transferência de genes de resistência qualitativa ou defesa; na estimulação do sistema de defesa da planta, pela transferência de genes do próprio patógeno, para que possam ser reconhecidos ou silenciados pelo hospedeiro (Camargo, 2018a).

Por meio da transgenia, é possível realizar a inserção simultânea de múltiplos genes de espécies não relacionadas ou mesmo, diretamente pela piramidação, de uma cultivar elite para outra (Thurow; Castro; Pereira, 2018). Pelo uso de marcadores moleculares associados aos genes de interesse, pode-se obter a localização em mapas genéticos de ligação. Esses casos, posteriormente aos estudos de herança, permitem auxiliar o melhoramento para resistência (Batista et al., 2021). De acordo com Batista et al. (2021), o conhecimento da região física do cromossomo em que os genes de resistência se localizam permitem, assim, a realização da seleção assistida por marcadores moleculares.

A aplicação de métodos tradicionais e moleculares no melhoramento genético tem a vantagem de ser utilizada nos estágios iniciais de desenvolvimento vegetal, além de reduzir o tempo para a obtenção dos genótipos, possibilitar a piramidação de genes de resistência e eliminar a necessidade dos testes de progênies em retrocruzamentos, nos casos de genes recessivos (Batista et al., 2021).

2.4.3 Resistência de Cafeeiros à Ferrugem Alaranjada

A resistência dos cafeeiros para a ferrugem alaranjada pode ser propiciada tanto pela ação de genes de efeito qualitativos quanto quantitativos (Sera et al., 2022a). Para a resistência qualitativa na interação entre cafeeiros e *H. vastatrix*, os genes *R* são denominados como *SH*, os quais atuam em condições homocigóticas (Eskes, 1989). Até o momento, nove genes *SH* são conhecidos (Zambolim; Caixeta, 2021), sendo bastante provável a existência de mais outros dois (Barka et al., 2020; Almeida et al., 2021; Sera et al., 2022a). Zambolim (2016) destacam também a existência de outras fontes de resistência com caráter monogênico, oligogênico e poligênico. Porém, ainda não existe conhecimento à nível molecular sobre os mecanismos de resistência desses genes.

2.4.3.1 Fatores *SH* para resistência qualitativa

Bettencourt e Carvalho (1968) relatam que o fator *SHI* foi verificado nos cafeeiros originados da Etiópia e Sudão. Alguns exemplos citados pelos autores são ‘Barbuk Sudan’, ‘BE-2 Ghembi’, ‘BE-4 Ennarea’, ‘BE-5 Wush-Wush’, ‘BE-6 Moderalo’, ‘BE-7 Boggia’, ‘BE-8 Era’, ‘BE-14 Loulo’, ‘Dilla&Alghe’, ‘Geisha’, ‘Lejeune’s’, ‘S.6 Cioiccie’, ‘S.9 Arba Gougou’ de frutos vermelhos, ‘S.12 Kaffa’, ‘S.17 Yrgalem’, ‘U.1 Dalecho’ (Bettencourt e Carvalho, 1968). Sabe-se também que o fator *SHI* está presente nos acessos silvestres coletados pela expedição da FAO em meados da década de 1960 (Meyer, 1968; Bettencourt e Carvalho, 1968).

As variedades Geisha e Dilla&Alghe, além de alguns acessos silvestres etíopes coletados pela FAO, tendem a apresentar plantas com a presença exclusiva de *SHI* (Bettencourt e Carvalho, 1968). Isso já foi verificado por Rodrigues Junior; Bettencourt e Rijo (1975) em ‘Geisha 1137’, ‘Geisha 1350’ e ‘Dilla&Alghe IIAA 859’. Entretanto, é mais comum que portadores de *SHI* também apresentem outros fatores *SH*. Nos estudos de Bettencourt e Carvalho (1968), por exemplo, a maioria das plantas testadas apresentavam associação de *SHI* e *SH5*, *SHI* e *SH4*, além de *SHI*, *SH4* e *SH5*. Os autores relatam essa ocorrência também em Geisha, as quais podem apresentar plantas com *SHI* e *SH5*.

Assim, percebe-se que a presença de *SHI* está relacionada às principais zonas cafeicultoras da Etiópia (Bettencourt; Carvalho, 1968). Apesar de serem inefetivos às raças predominantes na atualidade, Sera et al. (2005) relata a existência de uma certa resistência residual. É provável que essa resistência seja referente à associação de genes de efeito quantitativo ao fator *SHI*. Isso corrobora com Sera et al. (2022a) que descreve o uso de ‘Geisha’ como fonte para variabilidade à resistência quantitativa. Outra associação também é relatada por Sera et al. (2005), referente aos portadores de *SHI* também apresentarem resistência à *Pseudomonas syringae* pv. *garcae*.

Coleções etíopes e cafeeiros do Sudão também são consideradas portadores de *SH2* (Bettencourt; Carvalho, 1968; Fazuoli et al., 2005b). Um exemplo é ‘S.16 Wollamo’, coletado na Etiópia por Pierre Sylvain, no distrito de Wollamo em Soddu (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Bettencourt e Carvalho (1968) sugerem que o fator *SH2* pode ter sido, inclusive, originado dessa região da Etiópia. Diversas plantas derivadas da cultivar Kent como, por exemplo, ‘KP423’, ‘K7’ e ‘SL 6’, também são portadoras de *SH2*. Enquanto, nos genótipos resultantes de hibridações de ‘Kent’, existem associação de *SH2* e *SH3* (Bettencourt; Carvalho, 1968). Porém, Rodrigues Junior, Bettencourt e Rijo (1975), sugerem que cafeeiros que

apresentam somente *SH2* tendem a ser mais severamente atacados pela ferrugem.

A identificação de plantas portadoras de *SH4* é mais restrita aos cafeeiros de origem etíope (Bettencourt e Carvalho, 1968). Para esse fator, são conhecidos ‘S.4 Agaro’, ‘S.6 Cioiccie’, ‘S.12 Kaffa’ e ‘BE-5 Wush-Wush’ (Bettencourt e Carvalho, 1968; Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). O fator *SH4* também é presente nos acessos silvestres de Meyer (1968), denominados como ‘CIFC 619’ e ‘CIFC 1489’ (Bettencourt e Carvalho, 1968). Por outro lado, a maioria dos cafeeiros arábica em cultivo no mundo são portadores de *SH5*, sendo muito comum em cultivares comerciais do Brasil (Medina Filho; Bordignon; Carvalho, 2008).

Assim, em cafeeiros arábica considerados puros, ou seja, sem introgressão de genes de outras espécies diploides, encontram-se: *SH1*, *SH2*, *SH4* e *SH5* (Várzea et al., 2002). Os demais fatores *SH* que se tem conhecimento sobre a presença em cultivares arábicas atuais foram resultado da introgressão de genes das espécies *C. liberica* e *C. canephora* (Fazuoli et al., 2005b; Sera et al., 2022a). Enquanto *C. canephora* foi responsável pela transferência dos genes *SH6*, *SH7*, *SH8* e *SH9*, o fator *SH3* foi originado de *C. liberica* (Talhinhas et al., 2017).

A introgressão de genes por hibridações espontâneas e artificiais, é considerada uma das estratégias mais importantes no melhoramento genético (Caixeta et al., 2008). Além da ampliação da base genética, a relevância se destaca pela transferência de fatores de resistência que não eram comuns à espécie arábica (Van der Vossen, 1985). Principalmente por conta de *SH1*, *SH2*, *SH4* e *SH5* não propiciarem resistência durável e efetiva às raças mais difundidas do patógeno (Bettencourt; Carvalho, 1968; Gonzales-Martinez; Cortina-Guerrero; Herrera-Pinilla, 2009; Zambolim; Caixeta, 2021).

Ao contrário da Índia, o gene *SH3* foi pouco explorado pelos programas de melhoramento do Brasil no passado. Principalmente, devido à adaptabilidade apresentada pelos genótipos portadores. Pesquisadores da época relatam pouco vigor e baixa produtividade e qualidade dos frutos nos acessos indianos (Bettencourt e Carvalho, 1968). A maioria dos acessos da Série BA apresentavam baixa porcentagem de sementes normais, com elevada quantidade dos tipos moca, concha e outros defeitos (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962). Por meio dos dados de Carvalho, Monaco e Scaranari (1962), percebe-se também que os acessos BA eram 35,8% a 45,01% menos produtivos que as principais cultivares brasileiras. Para os autores, apenas a produção de ‘BA-13’, denominado como ‘IAC 1112’, era semelhante a cultivar Mundo Novo.

Apesar de serem significativamente diferentes das principais cultivares do Brasil na época, três materiais indianos apresentavam produção razoável. Baseado nos dados expostos por Carvalho, Monaco e Scaranari (1962), ‘BA-10’, ‘BA-8’ e ‘BA-2’ produziram 15% menos

que ‘BA-13’. Além disso, o acesso BA-10, posteriormente denominado ‘IAC 1110-8’, foi identificado com mais de 80% de sementes normais e com homozigose de *SH3* (Carvalho, Monaco e Scaranari, 1962; Bettencourt; Carvalho, 1968). Atualmente, esse genótipo é explorado em programas de melhoramento do Brasil para a resistência à ferrugem e outras características agrônômicas (Fazuoli et al., 2005b; 2019; Sera et al., 2022).

Mundialmente, a incorporação dos genes de resistência de *C. canephora* foi realizada, sobretudo, pelos acessos derivados de HdT. O germoplasma de HdT é conhecido por apresentar um amplo espectro de resistência, com os fatores *SH5*, *SH6*, *SH7*, *SH8* e *SH9* (Bettencourt; Rodrigues Junior, 1988; Fazuoli et al., 2005b). No Brasil, a transferência dos genes de resistência de *C. canephora* também foi realizada pelo germoplasma de Icatu. Apesar de Marques e Bettencourt (1979) relatarem similaridade com HdT, o germoplasma de Icatu apresenta diversos níveis de resistência (Fazuoli et al., 2005b). Além disso, os genes de resistência de Icatu não são os mesmos contidos em HdT (Marques; Bettencourt, 1979; Várzea; Marques, 2005; Fazuoli et al., 2005b).

Outros fatores qualitativos, ainda não caracterizados, podem ou não estar associado aos genes *SH6-SH9* (Eskes et al., 1990; Fazuoli et al., 2005b). Para Várzea e Marques (2005), esses outros fatores de resistência podem existir, inclusive, nas diferentes introduções do germoplasma de HdT. Recentemente, Almeida et al. (2020) e Barka et al. (2020) relataram possíveis novas identificações de genes *SH* originados de *C. canephora*, os quais Sera et al. (2022a) denominam como os fatores *SH10* e *SH11*.

Na resistência qualitativa, é comum a resposta de hipersensibilidade em hospedeiros resistentes (Van der Vossen, 2005), por meio da morte localizada de células que resultam na inibição do desenvolvimento do patógeno (Dangl; Jones, 2001). Assim, é comum que o desenvolvimento de *H. vastatrix* seja limitado nas primeiras fases da infecção, sendo mais frequente após a formação do primeiro haustório (Várzea et al., 2002). Conseqüentemente, a reação mais comum em cafeeiros resistentes é o aparecimento de flecks ou manchas cloróticas, com ausência de esporulação do patógeno (Várzea; Marques, 2005; Sera et al. 2022a).

2.4.3.2 Raças fisiológicas de *H. vastatrix*

A efetividade propiciada pelos *SH* ocorre com caráter específico às raças fisiológicas do patógeno (Várzea; Marques, 2005; Camargo, 2018a). Estudos indianos foram os pioneiros na compreensão da existência de diferentes patótipos e raças fisiológicas de *H. vastatrix* (Mayne, 1932). Essas pesquisas foram motivadas pelo aparecimento de sintomas em cultivares

previamente identificadas como resistentes no território indiano (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Fazuoli et al. (2005b) destacam o pioneirismo, principalmente, às pesquisas exercidas por Mayne (1932; 1939) e, posteriormente, às ampliações realizadas por pesquisadores de Portugal.

Os estudos de caracterização de raças se baseiam na utilização de clones diferenciadores de cafeeiros com diferentes combinações de genes *SH* de resistência, nos quais as pústulas do patógeno são inoculadas em discos foliares ou em folhas íntegras (Eskes; Toma-Braghini, 1981; Eskes; Costa, 1983; Eskes et al., 1990; Zambolim; Caixeta, 2021). No entanto, ao longo dos anos, os estudos e relatos têm demonstrado certas indefinições quanto ao número de raças fisiológicas identificadas.

Em 1952, pesquisas realizadas pelo CIFC identificaram um total de 45 raças do patógeno (Várzea; Marques, 2005), enquanto Rodrigues Junior; Bettencourt e Rijo (1975) mencionam a existência de 54. Por outro lado, Gichuru et al. (2012) relatam que o CIFC identificou somente 49 raças. Para Zambolim e Caixeta (2021), existem mais de 50 raças de *H. vastatrix* em todo o mundo. Embora o número não seja especificado, acredita-se que mais de 75% das raças estejam presentes na Índia (Prakash; Ganesh; Bhat, 2005) e 34% nas Américas (Zambolim; Caixeta, 2021).

Dentre todas as raças que já foram identificadas até o momento, os derivados de HdT são suscetíveis para, aproximadamente, 20 delas (Várzea; Marques, 2005; Gichuru et al., 2012). Apesar de demonstrarem baixa agressividade, raças de *H. vastatrix* com fatores de virulência capazes de superar os genes *SH6*, *SH7*, *SH8* e *SH9* já foram identificadas em 1993 (Van der Vossen, 2005). No entanto, tanto para Sarchimor quanto para Catimor, não existem diferenciadores suficientes para a completa caracterização (Várzea et al., 2002). Isso impossibilita que as cultivares derivadas desses germoplasmas sejam efetivamente caracterizadas.

Zambolim e Caixeta (2021) relatam ‘HdT CIFC 832/1’ como resistente a 10 diferentes patotipos identificados no Brasil, com genes de virulência conhecido. Semelhantemente a ‘HdT CIFC 832/1’, os fatores *SH6*, *SH7*, *SH8*, *SH9*, *SH?* são presentes em ‘HdT CIFC 832/2’ (Almeida et al., 2020; Zambolim; Caixeta, 2021). Para Zambolim e Caixeta (2021), a resistência de ‘HdT CIFC 832/2’ e ‘HdT CIFC 832/1’ não foi suplantada em nenhuma localidade do mundo, exceto na Índia. No entanto, ‘HdT CIFC 1343/269’ é resistente apenas para o patotipo *Hv04*, o qual possui os genes *v1*, *v2*, *v3*, *v4*, *v5*, *v6*, *v7*, *v8* e *v?* (Zambolim; Caixeta, 2021). Isso provavelmente se deve a presença exclusiva do fator *SH6* nesse acesso.

‘HdT CIFC 1343/269’ é considerado como um dos mais relevantes diferenciadores

derivados de HdT (Várzea et al., 2002). Além desse acesso, ‘CIFC H419/20’, ‘CIFC H420/2’ e ‘CIFC H420/10’ também são importantes diferenciadores derivados de HdT (Bettencourt, 1981; Várzea et al., 2002). Os diferenciadores ‘CIFC H419/20’, ‘CIFC H420/2’ e ‘CIFC H420/10’ foram originados da hibridação entre acessos de Catimor (‘CIFC HW26’) e uma planta da cultivar Mundo Novo. ‘H420/2’ e ‘H420/10’ são derivados do mesmo cruzamento entre ‘Mundo Novo CIFC 1535/22’ e ‘HW26/14’. Porém, ‘H420/10’ possui os fatores *SH5*, *SH6*, *SH7* e *SH9*, enquanto ‘H420/2’ apresenta apenas *SH5* e *SH8*. Sabe-se ainda que ‘H419/20’, originado da hibridação entre ‘Mundo Novo 1535/22’ e ‘HW26/13’, possui os fatores *SH5*, *SH6* e *SH9* (Bettencourt, 1981; Várzea et al., 2002).

Isso demonstra que o cruzamento entre genótipos de HdT e cultivares suscetíveis de *C. arabica*, como é o caso de ‘Mundo Novo’, tende a causar a erosão genética dos *SHs*. Conseqüentemente, nos genótipos resultantes dessas hibridações, o nível de resistência tende a ser reduzido em determinados indivíduos segregantes. Brito et al. (2010) relatam tal ocorrência em derivados de HdT, sucessivamente retrocruzados com *C. arabica*. A suscetibilidade à ferrugem já foi observada, inclusive, em segregantes de Sarchimor por Sera et al. (2005). Para esses autores, é comum a identificação de segregantes suscetíveis em campos de ‘Iapar 59’ e ‘Tupi 1669-33’, ambas cultivares derivadas de Sarchimor.

Várzea e Marques (2005) relatam que o número de cafeeiros diferenciadores disponível para uso, até o momento, impossibilita que mais raças sejam identificadas. Segundo Várzea et al. (2002), em várias cultivares desenvolvidas recentemente, não se conhece a categorização quanto aos grupos fisiológicos pertencentes para permitir a identificação de raças baseada nos diferenciadores. Além disso, os estudos dependem da disponibilidade de clones diferenciadores nos institutos de cada país.

Conforme Fazuoli et al. (2005), os diferenciadores disponíveis no Brasil são insuficientes para identificar novas raças emergentes em regiões cafeeiras do país (Fazuoli et al., 2005). Conseqüentemente, diversos patótipos tendem a serem caracterizados de forma incompleta ou sem nenhuma informação a respeito dos genes de virulência existentes (Zambolim; Caixeta, 2021). Embora algumas amostras estudadas sejam classificadas como raças I e II, pode-se existir alguns genes de virulência não detectados pelos diferenciadores (Várzea et al., 2002).

É possível, porém, que mais raças sejam identificadas no futuro, em consequência da quebra de resistência de alguns germoplasmas (Gichuru et al., 2012). Até o momento, são conhecidas 16 raças presentes no Brasil (Zambolim; Caixeta, 2021), sendo possível que a quantidade de genes de virulência seja superior à outros países (Zambolim et al., 2005). A

existência de alta variabilidade genética para as raças de *H. vastatrix* é, possivelmente, decorrente da pressão de seleção exercida sobre a resistência de derivados de HdT. Esses genótipos propiciaram o aparecimento de um complexo de raças diferentes dos países que adotam cultivares de outras origens (Talhinhas et al. 2017; Zambolim; Caixeta, 2021).

O maior número de raças fisiológicas com maior quantidade de genes de virulência possui relação com o alto e diversificado número de fatores de resistência expostos às populações do fungo (Várzea et al., 2002). No caso de culturas perenes, a pressão de seleção pela quebra de resistência tende a ocorrer com maior facilidade. Isso acontece devido ao período maior e mais constante no convívio entre patógeno e hospedeiro (Camargo, 2018a).

2.4.3.3 Durabilidade da resistência à ferrugem em cafeeiros

A durabilidade da resistência genética tem sido um grande desafio para melhoristas, em razão da variabilidade de populações do patógeno (Cabral et al., 2009). Nos programas de melhoramento genético latino-americanos, o desenvolvimento de cultivares resistentes foi altamente favorecido pela introgressão de genes de *C. canephora* (Avelino et al., 2015). Entretanto, a resistência desses materiais vem sendo gradualmente suplantada desde o início do século atual (Silva et al. 2006). Até o momento, apenas a resistência propiciada pelo *SH3* tem se mostrado mais duradoura nos países da América Latina (Avelino et al., 2015; Morales; Grajeda, 2021; Sera et al., 2022a). Por outro lado, esse mesmo gene não tem efetividade para o complexo de raças presentes na Índia (Várzea et al., 2002; Prakash; Ganesh; Bhat, 2005).

A ocorrência de quebra é um fator recorrente em genes qualitativos (Camargo, 2018a), na qual pode ocorrer aos genes *SH* pela deleção ou mutação de genes de virulência (Van der Vossen, 2005). Quando os genes *SH* são suplantados, reações de resistência incompleta ou intermediária podem ser evidenciadas (Nelson, 1978; Eskes et al., 1990; Sera et al., 2022a). Isso acontece pois, além dos genes *SH*, existe a atuação de outros genes de resistência com efeito menor (Bettencourt; Rodrigues Junior, 1988; Sera et al., 2010; 2022a). Como resultado, os cafeeiros se diferenciam quanto a agressividade ao invés da não virulência (Camargo, 2018a), de acordo com o tipo de lesões e intensidade do ataque do fungo (Eskes; Toma-Braghini, 1981; Guerreiro Filho et al., 2008b).

Os sintomas são evidentes tanto em número quanto no tipo das lesões apresentadas, se diferenciando em relação ao período de latência entre a infecção até a esporulação, a taxa de esporos produzidos e no desenvolvimento das lesões em quantidade e tamanho (Van der Plank, 1968; Cadena-Gomez, 2005). Além disso, reações quanto a porcentagem de sintomas e de

desfolha também tendem a demonstrar diferenças (Monaco, 1977; Cadena-Gomez, 2005). Contudo, a intensidade dos sintomas se apresenta em níveis inferiores aos materiais suscetíveis ou altamente suscetíveis (Sera et al., 2022a). Assim, as plantas podem ser classificadas como moderadamente ou medianamente resistentes, pouco resistentes ou moderadamente suscetíveis, e como altamente ou extremamente suscetíveis (Wingard, 1953; Camargo, 2018a; Sera et al., 2022a).

O melhoramento de genes que conferem resistência quantitativa é mais difícil em função da distinção entre plantas (Camargo, 2018a). Porém, o caráter é mais duradouro contra um amplo espectro de raças e permite ser acumulado (Van der Plank, 1968; Nelson, 1978). Assim, essa resistência pode ser efetiva em diferentes áreas de cultivo, independente da raça predominante. Níveis de resistência quantitativa podem ser encontradas na maior parte das cultivares. Na realidade, são raros os casos de genótipos que não apresentam nenhuma resistência quantitativa (Do Vale; Parlevliet; Zambolim, 2001).

A resistência quantitativa, conforme a ausência ou suplantação de *SH*, pode ser evidenciada em derivados de Icatu e HdT com resistência incompleta (Eskes et al., 1990; Várzea et al., 2002; Fazuoli et al., 2005b; Sera et al., 2022a). Nesses materiais, diferentes níveis de resistência à doença demonstram a existência de variação quantitativa propiciada por genes de efeito secundário ou poligênicos (Eskes, 1982; Eskes; Costa, 1983). O mesmo pode ser observado ao considerar o nível de sintomas em cultivares consideradas, no passado, como resistentes à ferrugem (Silva et al., 2006).

Na Índia, a resistência propiciada por *SH3* motivou cultivo de cafeeiros portadores em grande escala, além do desenvolvimento de diversos germoplasmas (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975). Entretanto, a resistência foi suplantada com a disseminação e predominância das raças VIII (v2, v3, v5), XII (v1, v2, v3, v5), XIV (v2, v3, v4, v5) e XVI (v1, v2, v3, v4, v5) (Fazuoli et al., 2005b). Mesmo assim, cultivares com *SH3* ainda são cultivadas na Índia, inclusive sem a adoção de controle químico (Várzea et al., 2002). Isso acontece pela baixa severidade da doença, devido a companhia de outros genes de resistência horizontal à *SH3* (Vishveswara, 1974b; Fazuoli et al., 2005b).

Por outro lado, Várzea e Marques (2005) avaliam que reações intermediárias e aparecimento de poucas pústulas são o estágio inicial da completa suscetibilidade. Os autores descrevem que essas situações podem, à princípio, serem relatadas como resistência incompleta. No entanto, esses casos tendem a resultar no aumento da suscetibilidade da variedade e na agressividade do patógeno (Várzea; Marques, 2005). Para esses mesmos autores, a observação de altos níveis de resistência intermediária, continuamente ao longo dos anos,

é uma questão de sorte.

Várzea e Marques (2005) citam que plantas suscetíveis ao patógeno já foram verificadas em pesquisas de inoculações artificiais do CIFC em derivados de HdT. Esses autores relatam que a identificação, inclusive, em plantas das cultivares derivadas de HdT CIFC 832/2. São evidenciadas as cultivares: Obatã, Tupi IAC 1669-33, Iapar 59 e Acauã como alguns dos exemplos. Além de ‘Oeiras MG 6851’, ‘IBC-Palma 1’, ‘IBC-Palma 2’, ‘Sabiá’ e ‘Canário’, as quais são cultivares derivadas de ‘HdT CIFC 832/1’ (Várzea et al., 2002; Várzea; Marques, 2005). Dependendo da população local de raças, várias dessas cultivares se comportam como moderadamente resistente (MR) ou moderadamente suscetíveis (MS) (Sera et al., 2022a).

Porém, Sera et al. (2022a) classificam às derivadas de ‘HdT CIFC 832/1’ como MR ou MS em todas as regiões de cultivo do Brasil. Cultivares derivadas desse germoplasma também tem apresentado resistência incompleta na Colômbia (Alvarado, 2005; Cristancho-Ardila, Escobar-Ochoa e Ocampo-Muñoz, 2007). Segundo Cristancho-Ardila, Escobar-Ochoa e Ocampo-Muñoz (2007), ‘HdT CIFC 832/2’ é o único que parece manter a resistência completa à ferrugem.

É importante retomar que ‘HdT CIFC 832/1’ e ‘HdT CIFC 832/2’ originaram, respectivamente, os germoplasmas de Catimor e Sarchimor. A resistência de Sarchimor é, aparentemente, mais duradoura do que Catimor. Isso pode ser justificado por algumas plantas de Catimor apresentarem menos fatores de resistência (Várzea; Marques, 2005). Além disso, segundo Várzea e Marques (2005), as cultivares derivadas de Catimor não apresentam nenhum nível de resistência intermediária na Índia. No Brasil, a resistência em derivados de Catimor é encontrada em poucas as cultivares e, geralmente, classificada como intermediária (Zambolim e Caixeta, 2021; Sera et al., 2022a).

Na América Central, Honduras era considerado um dos países com menores taxas de danos causados pela ferrugem, devido ao cultivo massivo da cultivar Lempira (Avelino et al., 2015). Lançada em 1998 como altamente resistente à doença, a variedade foi originada de ‘Catimor T8667’, descrito por Bertrand et al. (2003) como derivado de ‘HdT CIFC 832/1’. Entretanto, a quebra da resistência de ‘Lempira’ foi identificada em meados da década de 2010 (Zambolim; Caixeta, 2021). Os relatos de agricultores indicavam alta severidade de desfolha, além da queda de produtividade das lavouras (Morales; Grajeda, 2021).

As observações feitas pelos agricultores de Honduras podem indicar uma semelhança com o ocorrido com a variedade Cauvery na Índia. ‘Lempira’ e ‘Cauvery’ foram originadas de ‘Caturra’ x ‘HdT CIFC 832/1’, ou seja, do germoplasma Catimor (Várzea; Marques, 2005; Avelino et al., 2015). Segundo Várzea e Marques (2005), Cauvery demonstrava um alto nível

de resistência à ferrugem, há algumas décadas. Gradualmente, com o aparecimento de novas raças, essa variedade passou a apresentar alta suscetibilidade, sem nenhuma resistência intermediária (Várzea; Marques, 2005).

Situações relativamente semelhantes às de Honduras, foram relatadas nas epidemias de ferrugem Colômbia por Cristancho-Ardila, Escobar-Ochoa e Ocampo-Muñoz (2007). Esses autores verificaram que derivados de ‘HdT CIFC 832/2’ e ‘HdT CIFC 832/1’ apresentavam suscetibilidade à doença. Entretanto, o germoplasma original dos acessos continuava a apresentar resistência completa à *H. vastatrix*. A resistência desses acessos, além de ‘HdT CIFC 1343’, também foi observada por Alvarado e Moreno (2005) na Colômbia. Anos depois, Rozo et al. (2012) confirmou que as epidemias foram decorrentes das condições ambientais proporcionadas em todo o período. Portanto, não houve o aparecimento de uma nova raça ou de mutações na virulência do patógeno na Colômbia, durante os anos de 2006 e 2011 (Roza et al., 2012; Cristancho et al., 2012).

A influência ambiental na expressão do nível de resistência relatado por Roza et al. (2012) está relacionada ao que Sera et al. (2022a) define como resistência quantitativa à ferrugem. É possível que as cultivares da Colômbia e Honduras, não apresentassem os fatores *SH* para a resistência completa. Outra hipótese é que os fatores originados de Catimor tenham sido suplantados em outro período. A erosão genética para essas cultivares, sobretudo às colombianas, pode ser justificada pelo fato dos germoplasmas originais não serem afetados. Isso foi relatado tanto nos estudos de Alvarado e Moreno (2005) quanto aos realizados por Cristancho-Ardila, Escobar-Ochoa e Ocampo-Muñoz (2007).

Alvarado e Moreno (2005) relatam, também, que plantas suscetíveis têm aumentado gradualmente na variedade Colômbia, desde a década de 1990. Assim, as cultivares já não apresentavam resistência completa às raças locais. Isso também é confirmado pelo relato de Alvarado (2005) a respeito da resistência intermediária da variedade Colômbia. Entretanto, derivados de Catimor apresentam baixo nível de resistência horizontal (Várzea; Marques, 2005). Consequentemente, condições favoráveis ao desenvolvimento das raças predominantes resultaram na alta severidade de sintomas nessas cultivares.

Diversos autores relatam que a resistência de materiais derivados de ‘S.795’ foi suplantada na Índia (Mayne, 1939; Vishveshwara, 1974a; Eskes, 1989). Entretanto, isso é discordado por Ram (2006), o qual sugere a erosão genética do fator *SH3* em ‘S.795’. O autor argumenta que análises do CIFC identificaram esporulações de raças I e II em folhas de ‘S.795’, o que supostamente não aconteceria na presença de *SH3*. Prakash, Ganesh e Bhat (2005) também relatam que é comum a segregação de plantas suscetíveis às raças I e II em algumas

populações de ‘S.795’, ao contrário de ‘S.288’. Seleções em ‘S.288’ corroboram com a hipótese de segregação para a suscetibilidade, visto a virulência às raças III e IV constatadas em ‘S.288-19’ por Mayne (1939).

No entanto, o amplo cultivo de cafeeiros derivados de ‘S.288’ e ‘S.795’ favoreceu a origem e perpetuação da raça VIII durante a década de 1960 (Rodrigues Junior; Bettencourt; Rijo, 1975; Prakash; Ganesh, Bhat, 2005). A resistência de *SH3* foi suplantada na Índia, após o aparecimento da raça VIII, XII, XIV e XVI, que possuem o fator de virulência *v3* (Fazuoli et al., 2005b). Além disso, se os materiais mais cultivados fossem todos suscetíveis às raças I e II, o complexo de raças do país mudaria também. Desse modo, é muito provável que os esporos de raça I e II tenham sido verificados em um segregante de ‘S.795’ para *SH3*, embora o fator permaneça presente na variedade.

Várzea e Marques (2005) descrevem que a durabilidade da resistência à ferrugem é, essencialmente, imprevisível. A obtenção de genótipos com resistência completa e durável é muito dificultada pela alta variabilidade genética apresentada por *H. vastatrix* (Zambolim et al., 2005). O reconhecimento de genótipos como resistentes não implica que a efetividade seja permanente (Várzea e Marques, 2005). Principalmente, nos cafeeiros com resistência qualitativa, visto que essa não é uma estratégia durável (Zambolim, 2016). Por isso, a reavaliação de variedades consideradas resistentes deve ser realizada com frequência (Várzea et al., 2002).

Por outro lado, as variedades com resistência horizontal apresentam maior durabilidade frente à variabilidade de *H. vastatrix* (Zambolim, 2016). Cadena-Gomez (2005) destacam o uso de germoplasmas com genes de *C. canephora* como fonte de resistência quantitativa. Principalmente, em vista de todos os relatos obtidos por cafeeiros da população de Icatu e cultivares derivadas desse germoplasma (Eskes et al., 1990; Sera et al., 2022a). A exploração de genes de *C. canephora* também é enfatizada por Zambolim (2016) como estratégia para durabilidade da resistência à ferrugem. Segundo o autor, já foram identificadas 9 a 15 variedades clonais de Conilon com resistência qualitativa e quantitativa.

Fontes de resistência horizontal também podem ser identificadas em acessos silvestres da Etiópia e Sudão (Castilho; Moreno; Lopez, 1976). Isso pode ser evidenciado pelas informações obtidas com diversos *heirloom* e *landraces* de seleções em *C. arabica* (Fazuoli et al., 2005b). Há quase 60 anos, Bettencourt e Carvalho (1968) também enfatizavam a importância dos acessos silvestres coletados pela FAO na Etiópia. A alta variabilidade genética possibilita a identificação de novos fatores de resistência, não apenas qualitativos. Isso pode auxiliar na transferência de genes via piramidação, a fim de propiciar resistência durável à

ferrugem (Sera et al., 2022).

Assim, a piramidação de genes de efeito qualitativo e quantitativo pode resultar numa maior durabilidade da resistência à ferrugem (Várzea et al., 2002). Outra estratégia seria a adoção de variedades compostas, com diferentes combinações de genes nas linhagens (Gonzales-Martinez; Cortina-Guerrero; Herrera-Pinilha, 2009). A aplicação de métodos que permitam o acúmulo gradual dos alelos favoráveis é um processo lento e que requer várias gerações, como qualquer característica quantitativa (Camargo, 2018a). Porém, a priorização da resistência quantitativa somada a efetividade dos genes *SH* é uma estratégia inteligente visando a durabilidade (Avelino et al., 2015).

2.4.4 Resistência aos Nematoides Causadores de Galhas em Cafeeiros

A resistência de plantas à nematoides é definida como a habilidade do organismo vegetal em inibir a reprodução do nematoide (Cook; Evans, 1987; Trudgill, 1991). Para Roberts (2002), além da reprodução, a resistência também se refere à supressão do desenvolvimento do nematoide. Enquanto Russel (1978) considera que qualquer característica que resulte na diminuição do efeito de parasitismo, deve ser considerada como um mecanismo de resistência da planta. A supressão do efeito de patogenicidade é descrita como resistência, principalmente, em relação a *Meloidogyne* spp. (Roberts, 2002).

A inibição reprodutiva de nematoides é verificada tanto na resistência de não hospedeiro, quanto em plantas altamente resistentes (Roberts, 2002). Para *Meloidogyne* spp., a resistência costuma estar associada à mecanismos hipersensitivos (Sosa-Moss; Barker; Daykin, 1983; Barker, 1993). Conseqüentemente, após a invasão dos nematoides às raízes, as plantas podem apresentar determinados sintomas temporários e, subseqüentemente, recuperados (Barker; Melton, 1990; Barker, 1993). Portanto, mesmo em plantas altamente resistentes, até 10% de reprodução pode ser observada (Roberts, 2002; Fatobene et al., 2022).

De modo contrário, a suscetibilidade do hospedeiro ocorre nas plantas que permitem uma abundante reprodução do nematoide (Trudgill, 1991; Roberts, 2002). Nesse caso, qualquer expressão associada a doença ocorre na planta hospedeira, visto que não há inibição no desenvolvimento e reprodução do nematoide (Roberts, 2002). Baseado na capacidade reprodutiva com taxas intermediárias, entre às resistentes e às suscetíveis, as plantas são denominadas como resistência parcial ou moderada, (Cook; Evans, 1987; Barker, 1993; Roberts, 2002). Além das reações de resistência e suscetibilidade, existem também respostas de tolerância e intolerância de plantas hospedeiras à nematoides.

Plantas tolerantes apresentam menor supressão à produção em áreas contaminadas por nematoides (Cook; Evans, 1987; Trudgill, 1991; Matsuo et al., 2012). Para Salgado e Rezende (2010), a tolerância é dada pela capacidade de suportar o parasitismo, sem danos significativos às funções fisiológicas. Por outro lado, plantas intolerantes apresentam mais injúrias, menor desenvolvimento vegetativo e podem morrerem em baixas quantidades de nematoides (Dropkin; Nelson, 1960; Roberts, 2002). Isso acontece devido a própria reprodução do nematoide ser prejudicada, em consequência da drástica redução do sistema radicular das plantas intolerantes (Salgado; Rezende, 2010).

Entretanto, muitas divergências são encontradas na literatura quanto ao uso correto e à relação entre as terminologias. Roberts (2002) relata que, em alguns casos, a resistência parcial é confundida e tratada como tolerância, devido às dificuldades em distinguir os casos. O mesmo pode acontecer às plantas suscetíveis e às intolerantes, as quais tendem a ser tratadas como sinônimos (Sikora; Bridge; Starr, 2005). A resistência e a tolerância nem sempre estão associadas e possuem herança independente nas interações planta-nematóide (Trudgill, 1991; Roberts, 2002). Além disso, o desempenho produtivo e vegetativo associados à tolerância são mais difíceis e demorados de serem identificados, o que diminui a eficiência de programas de melhoramento (Barker, 1993).

2.4.4.1 Caracterização e herança da resistência para *Meloidogyne* sp.

As definições abordadas anteriormente indicam que, para determinar o nível de resistência de uma espécie vegetal, é necessário que haja a comparação com outra reconhecidamente suscetível (Sikora; Bridge; Starr, 2005). Assim, baseado na taxa reprodutiva do padrão suscetível, são determinadas as categorias de resistência dos demais genótipos em estudo (Matsuo et al., 2012). Nos estudos de interação entre cafeeiros e *Meloidogyne* sp., é comum a utilização de cultivares do grupo Catuaí e Mundo Novo como padrão suscetível (Salgado; Resende; Campos, 2005; Rezende et al., 2015; 2017; Fatobene et al., 2017; Pereira et al., 2021). Embora essas cultivares estejam entre as mais plantadas no Brasil, em vista dos atributos agrônômicos favoráveis, todas são suscetíveis às principais espécies de *Meloidogyne* sp. (Fatobene et al., 2022).

A identificação de fontes de resistência deve ser o ponto de partida para o melhoramento genético e, preferencialmente, deve ser realizada em condições de campo (Roberts, 2002). No entanto, Fatobene et al. (2022) enfatizam que as avaliações devem ser realizadas, primeiramente, em condições controladas para a obtenção de resultados mais acurados. Essas

avaliações são, frequentemente, realizadas por meio de características fenotípicas (Matsuo et al., 2012). No caso da resistência a *Meloidogyne* sp., considera-se o desenvolvimento do vegetal, em relação ao nível reprodutivo e formação de galhas do nematoide (Barker, 1993).

Desse modo, a primeira etapa à caracterização de resistência é realizada pela observação de sintomas de parasitismo no sistema radicular (Fatobene et al., 2022). Diferentes variáveis costumam ser utilizadas em trabalhos de resistência, sendo que não existe uma padronização de metodologias e procedimentos entre os programas de melhoramento (Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022). Segundo Matsuo et al. (2012), é ideal considerar as frequentemente abordadas e mais atuais para o patossistema específico em estudo.

No estudo de resistência em cafeeiros, as avaliações costumam ser realizadas para: índice de galhas (*IG*) e de massa de ovos (*IMO*); fator de reprodução (*FR*); número de ovos e juvenis por planta (*Nem. planta*⁻¹) ou por grama de raiz (*Nem. g*⁻¹); porcentagem de plantas resistentes (%*R*); índice de dano (*ID*); índice de suscetibilidade hospedeira (*ISH*); e redução do fator de reprodução (*RFR*) (Sera et al., 2006; Muniz et al., 2009; Boisseau et al., 2009; Shigueoka et al., 2016b; Holderbaum et al., 2020; Sera et al., 2021; Fatobene et al., 2017; 2022; Lima-Rivera et al., 2024). A utilização dessas variáveis é recomendada por garantir a precisão das avaliações (Starr; Mercer, 2010; Matsuo et al., 2012), além de influenciarem na classificação dos níveis de resistência (Sera et al., 2006).

Os resultados de *FR* são obtidos pela razão entre a quantificação da população final (*Pf*) e a inicialmente inoculada às plantas (*Pi*), sendo: $FR = Pf/Pi$ (Fatobene et al., 2022). A classificação das plantas como resistentes ou suscetíveis é dada respectivamente por $FR < 1,0$ ou $FR \geq 1,0$, conforme Oostenbrink (1966). Por isso, Matsuo et al. (2012), destaca que o uso dessa variável permite verificar tanto a capacidade reprodutiva do nematoide quanto à resposta da planta, de maneira conjunta. Apesar dos resultados baseados em *FR* serem os mais utilizados para a identificação de resistência, associações à outras variáveis pode ser uma estratégia auxiliar nos estudos de resistência.

Para alguns autores, a quantificação dos nematoides nas plantas por *Nem. g*⁻¹ pode ser uma variável complementar aos resultados obtidos por *FR* (Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022). Boisseau et al. (2009) sugere que *Nem. g*⁻¹ seja considerada em conjunto com o número total de nematoides extraídos das plantas, dado por *Pf*. Avaliações quanto ao *IG* também oferecem grande similaridade com *FR* para determinar genótipos resistentes e suscetíveis (Pereira et al., 2021; Fatobene et al., 2022). Para Fatobene et al. (2022), o uso de *IG* e *ID* são preferíveis em avaliações quando se deseja obter os resultados rapidamente para um alto

número de plantas.

No entanto, Muniz et al. (2009) definem *IG* como um parâmetro subjetivo, assim como a variável *IMO*. Para os autores, nem todas as populações de *Meloidogyne* formam galhas típicas para serem identificadas por meio de *IG*. Conforme os resultados de Gonçalves et al. (1996) citados por Sera et al. (2006), os mesmos genótipos considerados suscetíveis por meio do *IMO*, foram considerados como moderadamente resistentes conforme a variável *ISH*. Baseado em *IMO*, é comum que plantas sejam consideradas suscetíveis mesmo que apresentem redução do fator de reprodução do nematoide (Sera et al., 2006).

Além disso, massas de ovos podem não se estender além do tecido radicular para algumas populações, enquanto outras podem apresentar massas de ovos que extrapolam a área das raízes e necessitam de coloração (Muniz et al., 2009). Uma estratégia sugerida por Muniz et al. (2009) é a utilização das variáveis *IG* e *IMO* com a finalidade de descrição de sintomas, porém, isentas de avaliarem a infecção do nematoide. Para Sera et al. (2006), é preferível que a classificação de resistência seja abordada por parâmetros como *RF* ou *ISH*.

Segundo Andreazi et al. (2015), o uso de *ISH* é importante para minimizar possíveis interferências na classificação de resistência, causadas pela diferença quanto ao volume de raízes dos genótipos em estudo. Essa variável auxilia na classificação de plantas resistentes mesmo na ocorrência de determinada taxa de reprodução do nematoide ou da expressão de sintomas (Lima-Rivera et al., 2024). Expresso em porcentagem, o *ISH* é calculada pela comparação da densidade populacional de nematoides nas raízes dos genótipos em estudo em relação à referência suscetível. Assim, pode-se determinar os cafeeiros como: altamente resistentes, quando $ISH \leq 1,0\%$; resistentes para $1,0\% < ISH \leq 10,0\%$; moderadamente resistentes em $10,0\% < ISH \leq 25,0\%$; moderadamente suscetíveis para $25,0\% < ISH \leq 50,0\%$; ou como suscetíveis quando $ISH > 50,0\%$ (Shigueoka et al., 2016b; Lima-Rivera et al., 2024).

Em situações de alta diversidade genética entre as progênes, como os resultados trabalhados por Holderbaum et al. (2020), é importante basear os resultados pela variável *%R*. Assim, pode-se determinar a frequência de genótipos resistentes em segregação (Holderbaum et al., 2020). Por outro lado, *RFR* pode ser utilizada para melhor expressar os resultados de experimentos em que a reprodução verificada nas testemunhas é relativamente baixa (Moura, 1997; Salgado; Rezende; Campos, 2005). Andreazi et al. (2015) enfatiza que o uso de *RFR* e *ISH* permitem, inclusive, detalhar a comparação de genótipos considerados altamente resistentes.

Matsuo et al. (2012) também relata a possibilidade de utilizar os resultados de *ID* e *FR* para verificar tanto a resistência quanto a tolerância das plantas. Desse modo, em casos de $FR \geq 1,0$, as plantas são classificadas como suscetíveis ou tolerantes, respectivamente, na presença ou ausência de danos. Para $FR < 1,0$, caso o resultado de *ID* seja considerado alto, as plantas podem ser classificadas como intolerantes (Canto-Sáenz, 1985; Matsuo et al., 2012). Como as diferentes variáveis influenciam diretamente na caracterização da reação dos cafeeiros, o uso e a interpretação de forma isolada ou conjunta tende a ser definido pelo próprio estudo em questão.

O número de ovos inoculados também costuma influenciar as avaliações que visam classificar o nível de resistência de cafeeiros. Mesmo ao adotar uma padronização, a diferença de agressividade entre as espécies de nematoides pode fazer com que o número de ovos inoculados seja considerado alto ou baixo (Sera et al., 2006). Em espécies mais agressivas, por exemplo, Sera et al. (2006) relata que determinado número de ovos pode ser considerado alto, ao considerar a mesma metodologia adotada às espécies menos agressivas. Caso haja diminuição do número de ovos e a espécie seja menos agressiva os autores levantam a possibilidade de que não haja pressão de inóculo o suficiente.

Para os estudos envolvendo *M. exigua*, a densidade inicial da população em 2000 ovos.plantas⁻¹ é considerada a ideal (Gonçalves, 1998), enquanto para *M. incognita* é sugerido de 700 a 2000 ovos.plantas⁻¹ (Silva et al., 2020). Para *M. paranaensis*, Andreazi et al. (2015), relata que 3000 ovos.plantas⁻¹ foi o número mais eficiente à inoculação, pois permitiu a identificação de diferentes níveis de resistência. Esses autores também reportaram que a inoculação de 1500 ovos.plantas⁻¹ foi considerada adequada para testar a resistência a *M. paranaensis*. Porém, Carraro-Lemes, Deuner e Machado (2021) sugerem que a densidade inicial da população inoculada deve assumir um número menor, visando tanto o aumento da precisão dos resultados, quanto evitar classificações equivocadas à resistência. De acordo com os autores, é ideal que a inoculação seja de 1000 ovos.plantas⁻¹ em estudos para resistência à *M. paranaensis*.

Em estudos relacionados a *M. paranaensis* e *M. incognita*, é provável que o menor número de ovos e juvenis inoculados possa facilitar a identificação de genótipos resistentes (Sera et al., 2006). Em alta densidade inicial da população, ocorre uma alta taxa de mortalidade aos nematoides que competem pelos sítios de alimentação, o que resulta na redução da infecção às raízes. Assim, é possível que genótipos suscetíveis possam ser classificados equivocadamente como resistentes (Carraro-Lemes; Deuner; Machado, 2021). No entanto, Carraro-Lemes, Deuner e Machado (2021) ressaltam que as diferenças na interação patógeno-

hospedeiro impedem que uma recomendação, quanto ao nível de inóculo, seja extrapolada para todas as espécies de nematoides.

A adoção de critérios quanto a idade das mudas utilizadas também é um fator essencial à experimentação de estudos para resistência aos nematoides. Tanto as raízes pouco desenvolvidas em mudas muito jovens, quanto a maior lignificação do sistema radicular em mudas mais velhas, tendem a dificultar o parasitismo de nematoides (Silva et al., 2020; Carraro-Lemes; Deuner; Machado, 2021). Essas situações comprometem a penetração e desenvolvimento dos nematoides e, conseqüentemente, geram resultados pouco precisos à identificação da resistência (Carraro-Lemes; Deuner; Machado, 2021). Nesse sentido, tanto para avaliar a resistência a *M. paranaensis* quanto *M. incognita*, mudas com quatro pares de folhas são recomendadas (Silva et al., 2020; Carraro-Lemes; Deuner; Machado, 2021)

Após à confirmação de resistência em condições controladas, os cafeeiros podem ser avaliados em campos infestados com nematoides (Fatobene et al., 2022). Embora a necessidade de avaliar a resistência à nematoides em condições de campo, essa etapa deve ser realizada com bastante cautela (Bertrand; Anthony, 2008). O potencial de danos causado pelo nematoide está intimamente associado com às populações presentes no solo (Salgado; Rezende, 2010). Nesse sentido, Fatobene et al. (2022) enfatizam a realização de análises de solos para identificar as espécies presentes e a densidade populacional.

O conhecimento prévio desses fatores permite evitar que a resistência seja mal interpretada, além de auxiliar no acompanhamento da dinâmica populacional do nematoide (Bertrand; Anthony, 2008; Fatobene et al., 2022). A atenção também se deve a possibilidade de genótipos com resistência específica favorecerem espécies de nematoide de menor incidência (Roberts, 2002; Ferraz et al., 2010; Fatobene et al., 2022). Por isso, a resistência para múltiplas espécies de nematoides é muito relevante, sobretudo às regiões cafeeiras com populações mistas de *Meloidogyne* sp. (Fatobene et al., 2022).

Outro fator importante para o melhorista se deve ao conhecimento da herança da resistência ou tolerância (Roberts, 2002). Estudos de herança em fontes de resistência disponíveis em bancos de germoplasma são o primeiro passo para o melhoramento. De acordo com Bertrand e Anthony (2008), é essencial o conhecimento acerca da origem, frequência e herança dos genes de resistência. Porém, a transferência dos genes de resistência às cultivares é uma tarefa relativamente difícil, sobretudo pela capacidade de introgridir genes de outras espécies de *Coffea* e de evitar a associação de outras características indesejáveis (Roberts, 2002; Bertrand; Anthony, 2008).

2.4.4.2 Fontes de resistência aos principais nematoides das galhas

A resistência à nematoides pode ser propiciada pela herança mono, oligo ou poligênica, nos quais tanto os genes de efeitos principal (*major genes*) quanto secundários (*minor genes*) resultam na expressão fenotípica (Matsuo et al., 2012). No patossistema de cafeeiros e *M. exigua*, a resistência é controlada por um *major gene* de caráter dominante, denominado como *Mex-1* por Noir et al. (2003). Conforme os autores, o gene foi identificado em progênies F₂ derivadas do germoplasma de HdT e, portanto, deve-se a introgressão de *C. canephora*. Conforme Anthony et al. (2003), todos os acessos de *C. canephora* var. robusta e a maioria de *C. canephora* var. Cafèier de la Nana são resistentes a *M. exigua*.

A constatação de Noir et al. (2003) é enfatizada pelos estudos de Bertrand, Anthony e Lashermes (2001), no qual diversas linhagens derivadas de HdT foram altamente resistentes a *M. exigua*. No mesmo estudo, os autores relataram que 98% das plantas de cafeeiros arábica não introgrididos foram suscetíveis à *M. exigua*, enquanto 100% de *C. canephora* apresentaram resistência. Além de *C. canephora*, cafeeiros da espécie *C. racemosa* também podem apresentar resistência completa a *M. exigua* (Fazuoli, 1975; Anthony et al., 2003).

Rezende et al. (2017) também verificou a resistência para *M. exigua* em ‘IPR 100’, na qual é uma cultivar portadora de genes de *C. liberica*. Isso significa que, possivelmente, *C. liberica* apresente resistência a *M. exigua*, assim como relatado para *C. canephora* e *C. racemosa* (Sera et al., 2022b). Portanto, várias espécies diploides do gênero *Coffea* podem ser utilizadas para a transferência de resistência aos cafeeiros arábica, visto que as cultivares sem introgressão são suscetíveis (Anthony et al., 2003; Bertrand; Anthony, 2008).

Para Sera et al. (2022b), além de *Mex-1*, é provável que exista mais um *major gene* associado a resistência a *M. exigua*, o qual poderia ser denominado como *Mex-2*. Os autores ressaltam a presença de um desses genes na cultivar ‘Tupi IAC 1669-33’, enquanto ‘Iapar 59’ e ‘Paraíso H419-5-4-5-2’ apresentariam ambos os genes. Esse relato se baseia nas diferentes reações de derivados de HdT para quatro populações de *M. exigua* (Mexi-1, Mexi-2, Mexi-3 e Mexi-4) verificados por Muniz et al., 2009. Segundo os autores, apenas ‘Iapar 59’ e ‘Paraíso H419-5-4-5-2’ foram altamente resistentes para Mexi-1, Mex-2 e Mex-4. Por outro lado, ‘Tupi IAC 1669-33’ foi classificada como resistente apenas para Mexi-1, por apresentar $FR > 1,0$ para as outras três populações.

Os diferentes tipos de reação nas cultivares derivadas de HdT podem estar associados ao nível ou número de fragmentos cromossômicos introgrididos, o que resulta em diferentes graus de retenção de genes de resistência (Bertrand; Anthony; Lashermes, 2001). As linhagens

de Catimor e Sarchimor apresentam alta variação quanto ao número de fragmentos de DNA provenientes de *C. canephora* (Lashermes et al., 2000; Anthony et al., 2003). A introgressão de *C. canephora* tende a variar de 8% a 25% entre os dois germoplasmas, enquanto os derivados de HdT apresentam entre 25% e 27% do genoma de *C. canephora* (Lashermes et al., 2000).

Entretanto, o estudo de Herrera et al. (2014) sugere que essa porcentagem de introgressão pode ser inferior. Enquanto o acesso HdT CIFIC 1343 apresenta a frequência de introgressão de *C. canephora* em maior porcentagem (16,8%), HdT CIFIC 832/1 e HdT CIFIC 832/2 possuem 10,6% e 14,2%, respectivamente (Herrera et al., 2014). Eliminações de grande parte desses fragmentos são resultados de processos de seleção e retrocruzamentos realizados em derivados de HdT (Lashermes et al., 2000; Anthony et al., 2003). Em determinados casos, Bertrand, Anthony e Lashermes (2001) sugerem que o nível de introgressão de *C. canephora* pode influenciar tanto na resistência à *M. exigua*, quanto à outras doenças. É possível, inclusive, que os derivados de HdT CIFIC 1343, HdT CIFIC 832/1 e HdT CIFIC 832/2 apresentem diferentes genes de resistência.

Embora Muniz et al. (2009) tenham classificado ‘Tupi IAC 1669-33’ como suscetível às populações Mexi-2, Mexi-3 e Mexi-4, os autores ressaltam que os valores de *RF* foram significativamente inferiores às mais suscetíveis. Tal reação pode estar associada a resistência quantitativa, caracterizada pela diferença em nível de agressividade ao invés de apresentar ou não virulência (Camargo, 2018a). Conforme Bertrand, Anthony e Lashermes (2001), *minor genes* que conferem resistência quantitativa também podem estar presentes em acessos silvestres etíopes de *C. arabica*. Porém, Bertrand e Anthony (2008) e Anthony et al. (2003) sugerem que não há resistência para os genótipos silvestres oriundos da Etiópia.

De acordo com Sera et al. (2006) e Anzueto et al. (2001), aparentemente, a resistência também é governada por um ou poucos genes em outras espécies do gênero *Meloidogyne*, como *M. paranaensis* e *M. incognita*. No entanto, Sera et al. (2006) relatam a ocorrência de reações intermediárias de resistência, na qual se deve a ação de genes de efeito menor. A resistência para *M. paranaensis* e *M. incognita* é mais difícil de ser encontrada em cultivares de cafeeiros arábica, ao contrário do que foi relatado para *M. exigua*. Em vista de *C. canephora* apresentar uma frequência variável de plantas resistentes para *Meloidogyne* spp. (Gonçalves et al., 1996; Sera et al., 2006), algumas cultivares são recomendadas como porta-enxerto de *C. arabica* (Fahl et al., 1998; Andreazi et al., 2015; Sera et al., 2006; 2022b).

A resistência simultânea às raças 1 e 2 de *M. incognita* e para *M. paranaensis* foi verificada por Sera et al. (2006) em nove cafeeiros porta-enxerto de *C. canephora*. No entanto, os autores ressaltam que nenhum dos 24 tratamentos estudados apresentaram resistência

completa. Para a espécie *M. paranaensis*, Sera et al. (2006) identificou 14 genótipos resistentes e outros 10 apresentaram resistência moderada. Os autores verificaram que todos os 24 cafeeiros de *C. canephora* foram resistentes para a raça 1 de *M. incognita*, enquanto apenas metade foram resistentes à raça 2. Entre os 12 cafeeiros moderadamente resistentes à raça 2 de *M. incognita*, Sera et al. (2006) também verificaram que todos apresentavam segregação de plantas suscetíveis.

Por oferecerem dificuldades no processo de enxertia, Sera et al. (2006) desaconselham o uso de *C. canephora* var. kouillou como porta-enxerto. Os autores argumentam que, além dessa variedade apresentar menor volume radicular, as plantas têm caules mais finos em consequência das sementes menores. Variedades de conilon são preferíveis, devido ao sistema radicular abundante e sementes mais graúdas (Sera et al., 2006). Na América Central, é comum a utilização de *C. canephora* var. Nemaya como porta-enxerto (Anthony et al., 2003). Em áreas infestadas com *M. exigua*, *M. paranaensis* e/ou *M. incognita* no Brasil, ‘Apoatã IAC 2258’ é a cultivar de *C. canephora* mais indicada (Salgado; Resende; Campos, 2005; Andreazi et al., 2015; Sera et al., 2006; 2022b). No entanto, a recomendação é restrita para a resistência aos nematoides, visto que nenhum outro benefício é oferecido ao desenvolvimento de *C. arabica* enxertados (Paiva et al., 2012).

Apenas ‘IPR 100’, ‘IPR 106’, ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ são reportadas como cultivares resistentes a *M. paranaensis* e *M. incognita*, entre as 124 registradas no Brasil (Sera et al., 2022b; Brasil, 2024). Por isso, considera-se escasso o número de cultivares resistentes com registro para cultivo comercial (Carvalho et al., 2022; Fatobene et al., 2022; Sera et al., 2022b). Antes do lançamento dessas cultivares, inclusive, considerava-se qualquer cafeeiro arábica como suscetível para ambas as espécies (Bertrand; Anthony, 2008). Atualmente, sabe-se que o pé franco de ‘IPR 100’ apresenta nível de resistência superior ao propiciado pelo uso de ‘Apoatã IAC 2258’ como porta-enxerto (Andreazi et al., 2015; Sera et al., 2022b).

No entanto, assim como relatado a respeito de *M. exigua*, cultivares consideradas resistentes para *M. paranaensis* e *M. incognita* podem apresentar suscetibilidade para determinadas populações (Sera et al., 2022b). Dependendo do nível de inóculo utilizado em experimentações, ‘IPR 100’ pode ser considerada como moderadamente resistente ou suscetível (Sera et al., 2009). Fatobene et al. (2022) também destaca que a ocorrência de segregação para a resistência. Porcentagens inferiores a 90% de plantas resistentes a *M. paranaensis* já foram verificadas em quase metade das progênies de ‘IPR 100’ estudadas por Sera et al. (2007b) e Ito et al. (2008). A mesma frequência de segregantes foi verificada por Ito et al. (2008) em relação a resistência a *M. incognita* em progênies de ‘IPR 100’. Fatobene et al. (2022) sugerem que

esses casos podem estar associados a variabilidade patogênica populacional dos nematoides.

A cultivar IPR 100 foi um marco para o melhoramento genético de cafeeiros, pois foi a primeira lançada como resistente a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Sera et al., 2017; Carvalho et al., 2022; Sera et al., 2022b). Além disso, ‘IPR 100’ também possui resistência a *M. exigua*, como relatado anteriormente (Rezende et al., 2017; Sera et al., 2022b). Conforme Sera et al. (2022b), a alta resistência é, possivelmente, oriunda de ‘IAC 1110-8’, também conhecido como ‘BA-10’. Esse acesso é derivado do germoplasma indiano da Série B.A., os quais são portadores de genes de *C. liberica* (Sera et al., 2022b). Desse modo, cafeeiros liberianos ou os pertencentes a Série B.A., podem ser considerados fontes de resistência para *M. paranaensis*, *M. incognita* e *M. exigua* (Sera et al., 2020a).

Em 2017, ‘IPR 106’ foi a segunda cultivar lançada como resistente a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Sera et al., 2020b; 2022b). Também é importante destacar que ‘IPR 106’ apresenta resistência para um maior número de populações, em comparação a ‘IPR 100’ (Ito et al., 2008; Sera et al., 2022b). Além disso, o número de segregantes para a resistência à *M. paranaensis* e *M. incognita* é, aparentemente, inferior ao de ‘IPR 100’ (Sera et al., 2007b; Ito et al., 2008). Possivelmente, a resistência de ‘IPR 106’ é oriunda de ‘Icatu IAC 925’ e, portanto, está associada à introgressão de *C. canephora* (Sera et al., 2022b). Conforme Shigueoka et al. (2016a), diversas progênies F₄ derivadas de ‘Icatu IAC 925’ foram identificadas como resistentes para *M. paranaensis*, além de apresentarem baixa taxa de segregantes. Desse modo, os autores destacam esse acesso como importante fonte de resistência.

Historicamente, o desenvolvimento de cultivares resistentes às principais doenças se baseou na exploração de cafeeiros com introgressão de diploides de *Coffea* sp. (Cui et al., 2020). Porém, as fontes de resistência para *M. paranaensis* e *M. incognita* não são restritas à introgressão de *C. canephora* ou *C. liberica*. Alguns autores consideram ‘Amphyлло’ como uma possível fonte de resistência para *M. paranaensis* e *M. incognita* (Peres et al., 2017; Sera et al., 2022b). Esse relato está associado a resistência verificada em três progênies derivadas de ‘Catuaí Vermelho’ x ‘Amphyлло MR 2-161’, além de uma originada de ‘Catuaí Vermelho’ x ‘Amphyлло MR 2-474’ (Peres et al., 2017). A resistência em derivados de ‘Amphyлло’ foi verificada tanto em infestação natural de *M. paranaensis* em campo, quanto para a raça 1 de *M. incognita* em casa de vegetação (Peres et al., 2017; Fatobene et al., 2022; Salgado et al., 2022).

Algumas das progênies avaliadas por Peres et al. (2017) deram origem a ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ (Salgado et al., 2022). Ambas as cultivares, registradas em 2021, são consideradas como resistentes a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Salgado et al., 2022; Sera et al., 2022b). Conforme Peres et al. (2017) e Sera et al. (2022b), a *landrace* Amphyлло foi a

responsável pela resistência expressada por ‘MGS Guaíçara’ e ‘MGS Veredas’. Outras *landraces* etíopes também podem apresentar resistência, como verificado em Geisha por Holderbaum et al. (2020). Entretanto, assim como Peres et al. (2017) relata para ‘Amphylo’, informações quanto a resistência de *landraces* são escassas.

Acessos silvestres de *C. arabica* provenientes da Etiópia também são considerados como importantes fonte de resistência a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Anthony et al., 2003; Bertrand; Anthony, 2008; Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020). Os cafeeiros originados da Etiópia tendem a apresentar, de um modo geral, alta variabilidade genética para resistência durável à patógenos (Alemayehu, 2017; Cui et al., 2020). Até o momento, a maioria dos acessos silvestres etíopes foram caracterizados como altamente resistentes a *M. paranaensis* e *M. incognita* (Anzueto et al, 2001; Holderbaum et al., 2020).

Anzueto et al. (2001) identificou resistência em acessos derivados de 61 cafeeiros coletados na Etiópia em 1966, mantidos em germoplasmas costarricenses e camaroneses. Para tanto, os autores avaliaram 73 cafeeiros considerados como semissilvestres, derivados da polinização aberta dos acessos da coleção camaronesa. Anzueto et al. (2001) verificaram que 40% dos acessos não apresentavam massa de ovos em suas raízes, enquanto níveis de 0,1 a 10 foram observados em 41% dos acessos. Embora houvesse alguns acessos tão suscetíveis quanto uma cultivar Catuaí, o número de massa de ovos presente nos acessos etíopes foi bastante inferior, de maneira geral (Anzueto et al., 2001).

Anzueto et al. (2001) avaliaram também, em outros ensaios, a herança da resistência em progênies F₁ e F₂ derivadas da hibridação entre os acessos silvestres e cultivares suscetíveis. A resistência foi verificada na maioria das progênies F₂ derivadas do cruzamento entre cultivares suscetíveis de ‘Caturra’ ou ‘Java’ e acessos etíopes resistentes: ET-6, ET-54 e ET-25. Devido aos padrões de proporção mendeliana observados, os autores sugerem que a resistência de ‘ET-54’ e ‘ET-25’ é governada por um gene principal, enquanto ‘ET-6’ apresenta dois genes dominantes complementares. Além disso, é possível que alguns acessos compartilhem o mesmo gene de resistência. Isso foi verificado na frequência de 100% de plantas resistentes em progênies resultantes do cruzamento entre acessos resistentes de ‘ET-50’ e ‘ET-54’ (Anzueto et al., 2001).

Embora Anzueto et al. (2001) tenha descrito que os acessos foram resistentes para *M. incognita*, alguns autores sugerem que parte dos isolados utilizados eram, na realidade, referentes a *M. paranaensis* (Carneiro et al., 2004; Boisseau et al., 2009). Isso significa que Anzueto et al. (2001) pode ter identificado a resistência de acessos etíopes tanto para *M. incognita* quanto *M. paranaensis*. Sete dos acessos caracterizados como resistentes no estudo

de Anzueto et al. (2001) também foram avaliados por Bouisseau et al. (2009), os quais confirmaram a resistência para *M. paranaensis*. Todos os acessos apresentaram $RF < 1,0$, semelhante ao fator de reprodução verificado em ‘Nemaya’ ($RF = 0,3$) (Bouisseau et al., 2009).

Bouisseau et al. (2009) também verificou a resistência nos acessos ‘ET-32b’ e ‘ET-52’, junto a ‘ET-15’, ‘ET-25’, ‘ET-25b’, ‘ET-57’, ‘ET-59’, anteriormente identificados por Anzueto et al. (2001). Em outro estudo, realizado em duas localidades da Guatemala, Anthony et al. (2003) verificaram a resistência a *M. paranaensis* em ‘T16733’ e ‘T16739’. Os autores destacam maior nível de homozigose para ‘T16733’, visto que todas as plantas apresentaram resistência, além de 44% não apresentarem formação de galhas às raízes. Por outro lado, os resultados de ‘T16739’ indicaram maior taxa de segregação para a resistência. Para esse acesso, 87,1% das plantas foram identificadas como resistentes e 25,8% não apresentaram galhas (Anthony et al., 2003).

Em 71 cafeeiros arábica silvestres, Fatobene et al. (2017) identificaram 47 como resistentes a *M. paranaensis*. Embora apresentassem ao menos um segregante suscetível, ‘E-46’, ‘E-233’, ‘E-287’, ‘E-428’ e ‘E546’ foram os acessos com maiores níveis de resistência, baseado nos resultados de FR e $Nem. g^{-1}$. Por outro lado, não foi observada taxa significativa de segregantes em outros acessos caracterizados resistentes como: ‘E-37’, ‘E-80’, ‘E-288’, ‘E-417’ e ‘E-444’ (Fatobene et al., 2017). Ao reavaliar os 47 acessos resistentes, Fatobene et al. (2017) relata que a resistência em homozigose a *M. paranaensis* foi confirmada em ‘E-37-3B’, ‘E-46-5A’, ‘E-80-1C’, ‘E-288-4A’ e ‘E-444-5B’. Os autores também destacam a resistência simultânea para *M. incognita* e *M. exigua* em ‘E-37-3B’, ‘E-288-4A’ e ‘E-444-5B’, enquanto ‘E-80-1C’ é resistente somente para *M. incognita*.

Os cafeeiros silvestres avaliados por Fatobene et al. (2017) foram originados de 20 acessos mantidos no banco ativo de germoplasma do IAC, os quais possuem origem etíope (FAO, 1968). Acessos dessa mesma origem, mantidos no germoplasma do IDR-Paraná, também foram avaliados para a resistência a *M. paranaensis* por Holderbaum et al. (2020). No estudo constituído por dois experimentos, os autores constataram a resistência de ‘E-228’, ‘E-209’, ‘E-464’, ‘E-123’ e ‘E-333’, além de confirmarem a resistência reportada por Fatobene et al. (2017) para ‘E-546’. Além desses acessos considerados resistentes por apresentarem $RF < 1,0$, a alta resistência foi identificada em E-428 e E-298 com base nos resultados de RFR (Holderbaum et al., 2020).

Holderbaum et al. (2020) sugerem a adoção de RFR para auxiliar a identificação de acessos heterozigotos à resistência, devido aos segregantes elevarem a média de RF . No caso de ‘E-428’ e ‘E-298’, os autores verificaram $RF > 1,0$ em ao menos um dos experimentos e a

identificação da resistência só foi possível ao adotar a variável *RFR* (Holderbaum et al., 2020). Semelhantemente, os resultados de ‘E-428’ de Fatobene et al. (2017) também indicaram a segregação de plantas derivadas desse acesso. Enquanto ‘E-428-4A’ apresentou $FR = 1,5$, os resultados para ‘E-428-4B’ e ‘E-428-4C’ foram de $FR = 0,3$ (Fatobene et al., 2017). É possível ainda que ‘E-131’, ‘E279’ e ‘M7846’ também apresentem resistência em heterozigose, devido à alta resistência verificada em apenas um dos experimentos (Holderbaum et al., 2020).

Respostas associadas a heterogeneidade para a reação a nematoides foram relatadas por Anzueto et al. (2001) aos acessos ET-37 e ET-11. Conforme os autores, esses acessos apresentaram algumas progênies altamente resistentes como: ‘ET-37c6’ e ‘ET-11c’, ao mesmo tempo que ‘ET-37c1’ e ‘ET-11b’ foram suscetíveis. Diversos acessos estudados por Fatobene et al. (2017) também se comportaram de maneira semelhante, inclusive àqueles considerados, em média, com maior nível de resistência. A frequente segregação da resistência demonstra a importância em utilizar variáveis como %R, como realizado por Fatobene et al. (2017) e Holderbaum et al. (2020). Assim, é possível identificar a taxa de segregantes para a resistência e à suscetibilidade.

Fatobene et al. (2017) classificaram os acessos E-12, E-22, E-47, E-156, E-270, E-351, E454 e E486 como suscetíveis a *M. paranaensis*. Entretanto, pelos resultados apresentados pelos autores, verifica-se que os valores de *RF* desses acessos foram bastante inferiores ao de ‘Mundo Novo IAC 515-20’. Apenas duas progênies derivadas do acesso E-22, denominadas ‘E-22-1A’ e ‘E-22-1B’, apresentaram resultados de *RF* e *Nem. g*⁻¹ semelhantes a testemunha suscetível (Fatobene et al., 2017). Para Holderbaum et al. (2020), a suscetibilidade similar a ‘Mundo Novo IAC 376-4’ foi verificada apenas em ‘E-302’. Os autores sugerem que, possivelmente, esse caso está associado a resistência do tipo quantitativa para *Meloidogyne* spp.. Esse é o caso observado para ‘E-007’, o qual pode ser explorado em combinação aos acessos que apresentam genes de efeito principal, visando aumentar o nível e a durabilidade da resistência (Holderbaum et al., 2020).

É importante destacar que os estudos de Holderbaum et al. (2020) consideraram apenas 14 acessos entre os 132 existentes no banco de germoplasma do IDR-Paraná. Desse modo, é provável que vários outros acessos etíopes que apresentem alta resistência a *M. paranaensis*, bem como a *M. incognita*. O mesmo é válido sobre a quantidade de acessos avaliados por Fatobene et al. (2017). Sera et al. (2001) relata que o germoplasma etíope do IDR-Paraná é, em sua maioria, derivada do germoplasma do IAC. Por isso, mesmo que o número de acessos avaliados por Fatobene et al. (2017) seja superior ao de Holderbaum et al. (2020), o número de cafeeiros presentes no IAC é ainda maior.

Para Bouisseau et al. (2009), a resistência para *M. paranaensis* é, possivelmente, uma característica comum e amplamente distribuída em acessos silvestres. Por esse motivo, a frequência de plantas resistentes à *M. paranaensis* e *M. incognita* é considerada alta (Anzueto et al., 2001). Com identificação de acessos silvestres resistentes para *M. incognita* e *M. paranaensis*, novos recursos genéticos podem ser utilizados em programas de melhoramento (Boisseau et al., 2009). Consequentemente, esses acessos oferecem um alto potencial à ampliação da base genética de *C. arabica* à resistência para alguns nematoides causadores de galhas.

2.5 DETERMINAÇÃO DO MODELOS ESTATÍSTICOS IDEAIS AO MELHORAMENTO

Os modelos estatísticos possibilitam o estudo das relações entre uma ou mais variáveis dependentes e uma ou mais variáveis independentes (Duchateau; Janssen, 1997). Existem numerosas classes de modelos estatísticos e diferentes opções em cada uma das classes (Gurka; Kelley; Edwards, 2011). A escolha do modelo mais apropriado deve ser fundamentada, principalmente, na obtenção de resultados realistas com base na precisão e acurácia trabalhada (Resende; Alves, 2020). É importante que os modelos expressem os fatores previsíveis e imprevisíveis que resultam no valor mensurado para a característica em estudo (Cruz, 2005).

Ao avaliar a influência de fatores para uma determinada característica, a observação (Y) é determinada pela média geral (μ), o erro ou resíduo (e) e os efeitos avaliados (Cruz, 2005). Nas experimentações, os efeitos em estudo são considerados como fixos ou como aleatórios, conforme a natureza amostral. Em experimentos de campo no melhoramento genético, a definição é comumente abordada para os efeitos de tratamentos e dos efeitos ambientais identificáveis (Resende, 2004). Assim, o modelo estatístico genérico é expresso por: $Y = \mu + \boxed{\text{Efeitos fixos}} + \boxed{\text{Efeitos aleatórios}} + e$ (Cruz, 2005).

Além de explicar relações entre variáveis, os modelos também são utilizados para fornecer ferramentas de predição (Gurka; Kelley; Edwards, 2011). No contexto estatístico, as predições não necessariamente se referem a previsões de eventos futuros em análises de séries temporais. Lane e Nelder (1982) relatam as predições como os resultados experimentais que ocorreriam na prevalência de outras condições. Robinson (1991) descreve que a terminologia de predição se refere a natureza do efeito dos estimadores adotados.

Para Henderson (1984) e Robinson (1991), a denominação de preditor é válida para os estimadores de efeito aleatório, ao contrário dos efeitos fixos. Por outro lado, em efeitos fixos se denomina, simplesmente, como estimadores (Henderson, 1984; Robinson, 1991). Apesar das

definições relatadas anteriormente, Robinson (1991) sugere a adoção do termo de “estimador”, tanto quando os efeitos são considerados fixos como aleatório. Para Gurka, Kelley e Edwards (2011), a caracterização de preditores como efeitos fixos ou como aleatórios deve ser realizada independentemente do modelo estatístico escolhido.

Pode-se admitir a presença exclusiva de efeito fixos ou somente efeitos aleatórios no modelo estatístico. De modo homônimo, esses casos são denominados como modelos fixos e modelos aleatórios, respectivamente (Resende, 2002a; 2004; 2016). Algebricamente, modelos fixos são, portanto, expressos como: $Y = \mu + \boxed{\text{Efeitos fixos}} + e$, enquanto para os aleatórios têm-se que: $Y = \mu + \boxed{\text{Efeitos aleatórios}} + e$. Por outro lado, os modelos que contêm fatores tanto de efeitos fixos quanto aleatórios são denominados como mistos (Resende, 2004). Para os modelos mistos, portanto, têm-se a expressão dada por Cruz (2005): $Y = \mu + \boxed{\text{Efeitos fixos}} + \boxed{\text{Efeitos aleatórios}} + e$.

Embora os modelos se diferenciem quanto aos efeitos considerados, observa-se que os efeitos são sempre somados à média geral e ao erro. Isso significa que os efeitos fixo e aleatório, respectivamente, da média e do erro não são considerados para denominar o modelo. Portanto, modelos aleatórios são aqueles em que todos os efeitos são aleatórios, com exceção da média geral que é sempre fixa. De modo análogo, os modelos fixos são constituídos apenas por elementos fixos, exceto o erro que é sempre aleatório (Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Ao considerar a existência de efeitos fixos e aleatórios, além da média geral e do erro, tem-se um modelo misto (RESENDE, 2004).

Efeitos de natureza fixa são aqueles em que as conclusões admitidas a seu respeito são válidas somente para ele mesmo. Em outras palavras, o objeto de estudo não se constitui como uma amostra representativa da população, mas como o próprio material de interesse (Cruz, 2005; Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Em fatores considerados fixos, assume-se a existência de um conjunto finito de respostas, contendo todos os níveis de interesse ao estudo (Duchateau; Janssen, 1997). Além de impossibilitarem quaisquer suposições sobre as suas distribuições, variáveis fixas são caracterizadas como parâmetros exclusivamente delas mesmas (Townsend et al., 2013; Resende; Alves, 2020).

Um fator é considerado de efeito aleatório em objetos de estudo tratados como uma amostra, na qual se admite a existência de um conjunto infinito de respostas à sua população (Duchateau; Janssen, 1997). Assim, é presumido que tal efeito possa apresentar respostas aleatoriamente variadas da população que representam (Snijders, 2005). Isso permite que as conclusões dos dados amostrais sejam utilizadas para a caracterização da população (Cruz,

2005; Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Por outro lado, as respostas obtidas por fatores aleatórios não permitem a interpretação sobre estas próprias unidades específicas (Snijders, 2005).

A aleatoriedade de um efeito exige cautela quanto ao número de níveis dos fatores em avaliação. Resende (2004) relata que fatores com números superiores à dez são, usualmente, considerados como aleatórios. Além disso, o autor também descreve a exigência de normalidade quanto a simetria de distribuição dos dados. Isso se deve aos níveis observados serem assumidos como uma amostra aleatória de uma população. Em outras palavras, a amostra tem caráter aleatório em uma assumida distribuição de probabilidade (Resende, 2004; Resende; Alves, 2020).

A escolha da natureza do efeito tem implicação na interpretação dos componentes de variância e parâmetros genéticos estimados, além da eficiência da estimação (Townsend et al., 2013). Entretanto, essa especificação é uma das grandes preocupações na área do melhoramento genético (Duarte; Vencovsky, 2001). As definições, comparações e contrastes da natureza dos efeitos, tem sido foco de muitos debates ao longo das décadas. Os debates nesse âmbito se devem a ausência de mecanismos de consenso para determinar os efeitos como fixo ou aleatório (Gurka; Kelley; Edwards, 2011).

Na escassez de diretrizes teóricas ou de caráter prévio para determinar a natureza dos efeitos, o pesquisador pode se basear em seu objetivo principal de pesquisa, pelas descobertas empíricas e pela parcimônia da modelagem (Snijders, 2005). Na maioria das vezes, a distinção da natureza dos efeitos é determinada pela interpretação do contexto da experimentação e avaliação (Gurka; Kelley; Edwards, 2011). Assim, o esclarecimento da natureza de efeitos é ideal para a determinação dos fatores considerados no modelo. Consequentemente, é possível realizar a escolha da metodologia estatística ideal ao estudo (Resende, 2002b).

2.5.1 Caracterização da Natureza dos Efeitos às Abordagens Genéticas

No melhoramento genético, genótipos em estudos podem ser tratados como fixos ou aleatórios. Contudo, os relatos da literatura indicam que a definição da natureza do efeito de genótipo deve ser baseada na geração dos genótipos em estudo, bem como no objetivo abordado. O efeito de genótipo é, geralmente, considerado como fixo em experimentos de competição ou recomendação de cultivares (Cruz, 2005; Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Frequentemente, os efeitos são considerados fixos nas comparações estatísticas entre níveis de uma determinada variável (Gurka; Kelley; Edwards, 2012). Ensaios com o objetivo de determinar os genótipos com melhores desempenhos, por exemplo, são baseados em testes de

comparações estatísticas de média. Por isso, os materiais genéticos são tratados como efeitos fixos (Cruz, 2005).

Nos genótipos em processo de melhoramento, os indivíduos podem ser considerados como membros aleatórios dentro de suas populações (Cockerham, 1980). Desse modo, baseado no próprio conceito de um efeito aleatório, as informações obtidas pelas progênes permitem caracterizar toda a população em melhoramento (Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Por essa razão, o genótipo deve ser estabelecido como efeito aleatório em estudos de avaliação de progênes derivadas de populações segregantes sob seleção (Cruz; Regazzi; Carneiro, 2012). Esses casos são mais adequados para obter estimativas precisas de média dos tratamentos ou ganho de seleção (Tomé; Bueno Filho; Ferreira, 2002).

As abordagens que assumem o genótipo como efeito aleatório tendem a apresentar maior acurácia preditiva, além de permitir obter informações intertratamentos (Duarte; Vencovsky, 2001; Resende, 2004). Conseqüentemente, os resultados obtidos são mais realistas e precisos (Resende, 2004; Resende; Duarte, 2007). De acordo com Resende (2004), considerar os efeitos de tratamentos como aleatório, conduz a maior acurácia preditiva devido às predições de efeito aleatório serem forçadas (*shrinkage*) em direção à média geral, penalizando predições baseadas em pequenas amostras. Por meio do *shrinkage*, os efeitos ambientais residuais embutidos nos fenótipos são eliminados, minimizando o erro de predição, gerando predições não viciadas de valores genéticos e maximizando o ganho genético por ciclo de seleção. Dessa forma, é possível favorecer a seleção genética ao invés da fenotípica (Resende, 2004).

Os testes de comparações múltiplas de médias de tratamentos, no entanto, são reprováveis ao assumir o efeito de genótipo como aleatório (Resende, 2004). Para dez ou mais acessos, Resende (2004) sugere evitar os testes de comparação de médias com tratamentos de efeito fixos em ensaios de comparação de genótipos. Porém, a fim de evitar o viés dos estimadores, Resende e Duarte (2007) relatam que é possível considerar como efeito aleatório mesmo em números inferiores à dez (Resende; Duarte, 2007). Na abordagem Bayesiana, por exemplo, os efeitos de genótipos são sempre considerados como aleatórios, independentemente do número de tratamentos (Resende, 2004; Resende; Duarte, 2007).

Gurka, Kelley e Edwards (2011) relatam que, em resumo, a definição dos efeitos depende do objetivo proposto pelo estudo. Análises de interesse comparativo de médias entre níveis de uma variável exigem o estabelecimento do efeito como fixo. Em efeitos aleatórios, deve-se descartar a ideia de comparar as médias de tratamentos para a variável. Nesses casos, o foco do estudo é apropriado à quantificação da variância associada ao efeito assumido como aleatório. Tem-se, portanto, a finalidade de generalizar às informações de uma amostra para o

conhecimento de níveis da variável à toda sua população (Gurka; Kelley; Edwards, 2012).

Além do genótipo, outros efeitos considerados na experimentação podem ser tomados como fixos ou aleatórios. É necessário que o vetor de efeito fixo possa abranger os efeitos ambientais identificáveis do experimento. O efeito de blocos possui a maior relevância dentre estes, por ser caracterizado como principal estrato homogêneo para a comparação não enviesada dos tratamentos. Entretanto, a definição da natureza de efeito de blocos é muito polêmica, pois dependem da situação experimental (Resende, 2002b; Tomé; Bueno Filho; Ferreira, 2002).

Em experimentações com blocos completos, em total representatividade dos efeitos de tratamentos em cada um de seus níveis, sugere-se que o efeito seja fixo (Resende, 2004). Isso significa que as avaliações genéticas são invariantes aos efeitos de bloco e não viciadas, em função de sua correlação ao nível genético dos indivíduos (Resende, 2002b). Entretanto, para considerar como efeito fixo, os blocos não devem ser alocados de forma sistemática (Gusmão, 1986).

Durante a experimentação, os efeitos de blocos e de parcelas, mesmo que sejam no mesmo local ou região experimental, muito provavelmente não se repetirão (Resende; Duarte, 2007). Por esse motivo, ao apresentar conclusões válidas somente ao próprio bloco, esses podem ser considerados fixos, conforme a definição de efeitos fixos de Cruz; Regazzi; Carneiro (2012). Além disso, no delineamento em blocos ao acaso, os tratamentos é que são casualizados e não os blocos (Resende, 2002b).

Por outro lado, em situações experimentais em que não há completa representatividade dos blocos aos efeitos de tratamentos, é recomendado tratar o efeito de blocos como aleatório. Assim, na adoção ou ocorrência de delineamento de blocos incompletos ou aumentados, por exemplo, tal efeito é assumido como aleatório (Resende, 2004). A suposição de aleatoriedade para os efeitos de bloco corresponde à adoção de um modelo de análise com recuperação das informações interblocos (Duarte; Vencovsky, 2001).

Essa justificativa também é importante quando se deseja estimar contrastes entre tratamentos de efeito fixos em látices não completamente balanceados. No entanto, quando o interesse maior é o ordenamento dos valores genéticos preditos (aleatórios) para auxiliar a seleção, a recuperação da informação interblocos é inferior, pois considera o tratamento como fixo (Tomé; Bueno Filho; Ferreira, 2002). Em blocos incompletos (desbalanceados ou não), a realização de ajustes para os efeitos de blocos causa diferenças no ordenamento de médias produzidas pela abordagem de modelo misto e por uma análise convencional intrablocos, onde o modelo é fixo (Duarte; Vencovsky, 2001).

Resende e Duarte (2007) consideram, também, que a definição do fator de bloco é

dependente do número de seus níveis. Os autores recomendam assumir o efeito de blocos como fixo, quando o seu número for menor ou igual a dez. Em delineamentos que apresentarem número de blocos superior a dez, portanto, esse efeito pode ser considerado aleatório (Resende; Duarte, 2007). Entretanto, é importante considerar que os modelos com blocos aleatórios costumam ser menos informativos. Isso acontece devido a associação de um elevado número de estimativas de parâmetros de covariância, sem que os modelos tenham qualquer diferença essencial de eficiência (Tomé; Bueno Filho; Ferreira, 2002).

2.5.2 Modelos Mistos REML/BLUP na Avaliação e Seleção Genética

A modelagem estatística é baseada em fundamentos matemáticos, aplicações biométricas e aplicações computacionais. Para uma análise estatística completa, realiza-se a estimação dos componentes de média e o teste de hipóteses. Após essas etapas, são feitas as inferências acerca da acurácia, do viés e, assim, quanto a precisão das estimações e predições (Resende, Silva e Azevedo, 2014). No melhoramento genético, o emprego de abordagens analíticas foi iniciado a partir do modelo genético infinitesimal e a análise de variância de Fisher (1918; 1925).

Com os avanços da tecnologia computacional, passaram-se a utilizar métodos mais acurados e apropriados à avaliação e seleção individual. Atualmente, os quadrados mínimos (LS) ou método generalizado dos momentos, a máxima verossimilhança restrita (REML), a máxima verossimilhança hierárquica (HIML) e a estimação Bayesiana (BAYES), são os principais métodos de abordagens de estimação e inferência estatística (Resende; Silva; Azevedo, 2014; Resende; Alves, 2020).

Durante muitos anos, os melhoristas de plantas adotaram abordagens baseadas no ajuste de modelos fixos, associados ao emprego de LS em análises de variância (ANAVA) e de regressão (Resende, 2004; 2007; Duarte; Vencovsky, 2001). Mesmo para a estimação de médias de genótipos obtidos por amostragem de uma população, Duarte e Vencovsky (2001) relatam que é comum verificar abordagens de análises em modelos fixos. No entanto, a modelagem para essas situações é tipicamente mista, em vista dos genótipos se constituírem como efeitos aleatórios em conjunto aos efeitos fixos relacionados à experimentação (Duarte; Vencovsky, 2001).

Diversos métodos podem ser abordados para a estimação de componentes de variância em modelos mistos, inclusive o procedimento de ANAVA (Gumedze; Dunnet, 2011). Porém, métodos com emprego de LS possuem limitações para lidar com dados desbalanceados e dados

com estrutura de variâncias mais complexas (Gumedze; Dunnet, 2011; Resende; Alves, 2020). Conforme Resende (2002a), o desbalanceamento de dados costuma ser mais comum às espécies perenes, devido a determinados aspectos biológicos. Entre esses aspectos estão a sobreposição de gerações, ciclo reprodutivo longo, reprodução sexuada e assexuada, expressão de características ao longo de várias idades, e avaliações repetidas aos mesmos genótipos (Resende, 2002a).

Outras situações podem resultar em dados desbalanceados, independentemente da espécie. Algumas das situações mais comuns são: as perdas de plantas ou parcelas em experimentos, a disponibilidade de diferentes quantidades de mudas ou sementes para cada tratamento, bem como ao número de blocos e repetições diferentes (Resende, 2016). Com a ocorrência de dados desbalanceados, as estimativas de componentes de variância obtidas pelo procedimento de LS podem ser imprecisas. Consequentemente, as predições de valores genotípicos tendem a ser inacuradas (Resende, 2007). Além disso, os métodos REML, BAYES e HIML são preferíveis ao analisar as correlações entre níveis ou efeitos para variáveis fatores em estudos (Resende; Alves, 2020).

Para espécies perenes, Resende (2004; 2007; 2016) recomendam a adoção do procedimento REML em substituição à ANAVA. Em situações mais simples, Resende (2004) descrevem que REML e ANAVA são considerados procedimentos equivalentes. Além disso, não há alteração na ordem de classificação dos genótipos para delineamentos ortogonais ou balanceados (Duarte; Vencosvsky, 2001). Por outro lado, em situações mais complexas, os resultados da ANAVA são apenas aproximados (Resende, 2004; 2007). Nesse sentido, o REML é um dos métodos mais eficientes ao estudo com diversas fontes de variação associadas à avaliação de experimentos. Sobretudo, por permitir desdobrar a variância fenotípica em diferentes componentes genéticos, ambientais e de interação (Resende, 2007). Portanto, o REML é considerado um procedimento ideal para a estimação de componentes de variância em espécies perenes com dados desbalanceados (Resende, 2002a; 2007; 2016).

No método REML, Patterson e Thompson (1971) possibilitaram a maximização da porção de verossimilhança invariável aos efeitos fixos. Isso permitiu que as propriedades da máxima verossimilhança fossem mantidas, combinadas a eliminação do vício e às imposições de restrições de não negatividade (Resende, 2002a). Com isso, as estimativas obtidas pelo REML passaram a ser utilizadas como um padrão à estimação de componentes de variância com maior precisão (Resende, 2002a; 2004; 2016). Tal situação propiciou, consequentemente, a aplicação dos resultados de REML ao procedimento da melhor predição linear não viciada (BLUP) em modelos lineares mistos (Resende; Alves, 2020).

O BLUP é o procedimento ótimo para a predição e seleção de valores genéticos aditivos, de dominância e genotípicos (Resende, 2007; 2016). A utilização do BLUP permite maximizar a acurácia seletiva, por meio do uso simultâneo de diversas fontes de informações (Resende, 2004; 2016). Também é evidente, pelos preditores BLUP, o efeito *shrinkage* que força as predições em direção à média geral da população (Resende, 2004; Resende; Duarte, 2007). Assim, por meio do *shrinkage*, são eliminados os efeitos ambientais residuais embutidos nos dados fenotípicos (Resende, 2004). Desse modo, os valores genéticos preditos pelo BLUP são considerados livres de quaisquer efeitos não genéticos (Nogueira et al., 2003).

A predição dos valores genéticos de candidatos à seleção necessita de componentes de variância conhecidos ou estimados com precisão (Resende, 2004; 2007; 2016). Nesse sentido, as estimativas fidedignas obtidas pelo REML são fundamentais à aplicação no BLUP para que, subsequentemente, sejam preditos valores genotípicos com maior acurácia (Resende, 2007; 2016). Na maioria das vezes, a estimação de componentes de variância e a predição de valores genotípicos são realizadas, simultaneamente, pelo emprego do método REML/BLUP (Resende, 2002a; Resende; Alves, 2020). Em casos da análise não simultânea, o procedimento é denominado como BLUP Empírico ou E-BLUP (Resende, 2002a).

Conforme Resende (2004; 2016), as análises de modelos de efeitos fixos assumem que todas as observações são não relacionadas, ao contrário da modelagem de estrutura correlacionada dos modelos mistos em REML/BLUP. Desse modo, o método REML/BLUP permite lidar com estruturas complexas de dados, como medidas repetidas, diferentes anos, locais e delineamentos. As estimativas e predições, desse modo, tendem a ser mais precisas em experimentos com dependência espacial, medidas repetidas e em múltiplos experimentos (Resende, 2004; 2016). Pode-se, assim, realizar a comparação de indivíduos ou variedades ao longo do tempo (gerações, anos) e do espaço (locais, blocos) (Resende, 2016).

Resende (2004; 2016) relatam que a metodologia REML/BLUP é apropriada para dados desbalanceados e delineamentos não ortogonais. Nessas situações, ao considerar os genótipos como efeito aleatório, são obtidos resultados mais realistas (Duarte; Vencovsky, 2001; Resende, 2016). Em outras palavras, resultados confiáveis podem ser obtidos via REML/BLUP, mesmo em condições experimentais com dados perdidos ou com dados em estrutura hierárquica ou em multiníveis (Resende, 2004; 2007; 2016). Isso se deve a minimização do erro de predição dada pelo preditor BLUP, o que permite que a predição de valores genéticos não seja viesada (Resende, 2004).

Conforme Resende (2016), o método REML/BLUP realiza a correção simultânea de efeitos ambientais, estimação de componentes de variância e a predição de valores genéticos.

Além de possibilitar o ajuste de diferentes variâncias para cada grupo de tratamentos e, portanto, permite considerar variâncias heterogêneas (Resende, 2004; 2016). Outra vantagem se deve a maximização do ganho genético por ciclo de seleção e da probabilidade de selecionar o melhor entre dois genótipos. Conseqüentemente, são obtidas informações que permitem orientar na estratégia de seleção com maior eficiência (Resende, 2004; 2007).

No contexto de modelos mistos, ao assumir como aleatório o efeito de genótipo, testes de comparações múltiplas às médias de tratamentos são reprovados por Resende (2004). No entanto, com base nos valores genotípicos preditos pelo procedimento REML/BLUP, Resende (2007) descreve duas abordagens para as comparações múltiplas entre tratamentos. Assim, as diferenças significativas entre os genótipos podem ser inferidas por meio de seus valores genotípicos preditos, ao invés de comparações múltiplas associadas às médias fenotípicas em tratamentos de efeito fixos.

Comparações entre tratamentos podem ser adequadas, quando realizadas a partir das informações a respeito de intervalos de confiança (Resende, 2007). Os intervalos de confiança (IC) dos são obtidos por meio do desvio padrão dos valores genotípicos preditos (SEP), por meio da expressão: $IC = (\mu + g) t SEP$. Nessa expressão, tem-se que $t = 1,96$, conforme o valor tabelado da distribuição t de Student. Assim, os intervalos de limite superior (LSIC) e de limite inferior (LIIC) dos valores genotípicos preditos são sobrepostos para inferir as diferenças significativas entre os genótipos (Resende, 2007). Outra abordagem relatada por Resende (2007) se refere a determinação da diferença mínima significativa. Entretanto, o autor ressalta que a estratégia de sobreposição de intervalos de confiança é mais criteriosa, no sentido de que as diferenças significativas são detectadas com maior dificuldade.

Para a significância dos efeitos aleatórios em modelos mistos, o teste da razão de verossimilhança (*Likelihood Ratio Test* – LRT) ou a análise de deviances (ANADEV), é o método mais recomendado (Resende, 2007; 2016; Resende; Alves, 2020). Resende (2007) descreve o LRT como uma estatística derivada da razão entre as verossimilhanças do modelo saturado em relação ao modelo reduzido. Enquanto o modelo saturado ou completo é caracterizado pela presença da maior quantidade de parâmetros, o modelo com o menor número de parâmetros é definido como reduzido (Resende; Alves, 2020).

Tanto para os modelos completo e reduzido, a obtenção do logaritmo do ponto máximo da função de verossimilhança residual ($\log L$) permite obter as deviances (D) por meio de: $D = -2 \log L$ (Resende, 2007). Assim, tem-se: $D_{FM} = (-2 \log L)_p$ para o modelo completo, enquanto a deviances ao modelo sem o efeito que se deseja testar é dada por:

$D_{RM} = (-2 \log L)_{p-1}$. Pela diferença entre os modelos, obtém-se a razão de verossimilhança (LR), algebricamente descrita como: $LR = (-2 \log L)_p - (-2 \log L)_{p-1}$. Assim, com a associação de LR aos valores de probabilidade do teste de χ^2 para um determinado número de graus de liberdade, tem-se o LRT (Resende, 2007; Resende; Alves, 2020).

Resende (2007) relata que, além da ANADEV via LRT, a significância dos efeitos aleatórios genotípicos pode ser avaliada pela estimativa de herdabilidade e seu desvio padrão. Com a posse desses valores, é possível criar um intervalo de confiança e, então, inferir sobre a significância da variabilidade genotípica (Resende, 2007). A significância desse efeito implica na presença de variabilidade genética, viabilizando a seleção dos tratamentos avaliados. Por outro lado, para os efeitos fixos considerados no modelo, pode-se usar um teste F aproximado (Resende, 2007; Resende; Alves, 2020).

Na avaliação genética de cafeeiros, vários modelos estatísticos podem ser aplicados para estimação de parâmetros genéticos e de predição de valores genotípicos (Resende et al, 2001). Correlações em nível dos efeitos de genótipos através dos ambientes são presentes em experimentos que consideram diferentes ambientes para os mesmos genótipos (Resende, 2007). Na disponibilidade dessas informações, é importante o emprego de modelos que consideram o efeito da interação genótipo x ambiente, sobretudo à seleção em ambientes específicos ou ambiente médio (Resende; Fernandes; Simeão, 1999; Resende, 2002a; 2007; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Para esses casos, são considerados os efeitos livres do ambiente para a média (μ^*) e para genótipos (g^*), além dos efeitos do ambiente (ℓ) e da interação genótipo ambiente (g_ℓ^*) (Resende, 2002a).

Assim, enquanto o modelo para um grupo de indivíduos num mesmo local é dado por: $y = \mu + g + e$, tem-se o modelo expandido para mais de um ambiente como: $y = \mu^* + \ell + g^* + g_\ell^* + e$ (Resende, 2002a). Para Resende (2002a), em avaliações realizadas em um único ambiente, a média genotípica tende a ser inflacionada pelo efeito de locais, visto que: $\mu = \mu^* + \ell$. Novamente ao comparar os modelos por meio de igualdades, nota-se que o efeito genotípico em um único ambiente também é inflacionado pelo efeito da interação, visto que: $g = g^* + g_\ell^*$ (Resende, 2002a; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Diferentemente das correlações de diferentes ambientes, estudos com medidas repetidas no tempo apresentam correlações com alguns padrões em função das distâncias entre as medidas consideradas (Resende, 2007). Além das correlações entre parcelas e indivíduos, pode-se existir heterogeneidade de variâncias e covariâncias entre as safras (Resende, 2007; Mariguele et al., 2011). No entanto, Resende (2007) ressalta que o efeito de safras não deve ser

tomado como efeito ambiental. Enquanto para diferentes locais, os blocos são hierárquicos, o mesmo não ocorre ao avaliar os mesmos genótipos em diferentes safras e, portanto, não há casualização de parcelas (Resende, 2007).

A realização de medidas repetidas é comum no melhoramento de cafeeiros arábica, assim como diversas outras espécies perenes (Resende, 2002a; Mistro et al., 2008; Andrade et al., 2016). No contexto de avaliações em um mesmo experimento por diversas safras, é importante que os modelos considerem o efeito de interação genótipos x medidas repetidas. Com a finalidade de analisar as mensurações repetidas ao longo do tempo para um grupo de genótipos, o emprego de modelos de repetibilidade é recomendado (Resende, 2007; Mariguele et al., 2011).

Para um determinado delineamento de blocos ao acaso com uma medida por parcela em k safras, o modelo de repetibilidade considera os efeitos de j blocos (b_j), i genótipos (g_i) e as m medidas para k safras (m_k), além da classificação cruzada entre os níveis. Desse modo, tem-se também os efeitos das interações: genótipos x blocos (gb_{ij}), genótipo x medições (gm_{ik}), blocos x medições (bm_{jk}), além da interação tripla (gbm_{ijk}). Assim, o modelo completo de repetibilidade é definido como: $y = \mu + g_i + b_j + m_k + gb_{ij} + gm_{ik} + bm_{jk} + gbm_{ijk}$ (Resende, 2007).

Na metodologia de modelos mistos, diferentes abordagens foram estudadas na predição de efeitos e modelagem da estrutura de correlação entre medidas repetidas (Resende; Sturion, 2001; Gilmour et al., 2004; Resende, 2007; Mariguele et al., 2011). Conforme Mariguele et al. (2011), modelos com estrutura de simetria composta (CS) é um dos mais viáveis ao melhoramento de plantas perenes. Essa abordagem depende de um menor número de parâmetros, embora possa ser ineficiente em casos de heterogeneidade de variância e de covariância entre safras (Resende, 2007; Mariguele et al., 2011).

Para Resende (2007), a aplicação segura da estrutura CS requer a correção das heterogeneidades. Isso pode ser realizado por meio da multiplicação dos dados pela razão:

$\sqrt{h_i^2/h_{mk}^2}$, dadas pelas raízes quadradas da herdabilidade estimada à safra i (h_i^2) e da média das herdabilidades em k safras (h_{mk}^2). Por outro lado, medidas repetidas para um mesmo caráter costumam apresentar correlações mais homogêneas entre safras, o que justifica a aplicação do modelo (Resende, 2007). Ao considerar, de modo simultâneo, as heterogeneidades de variâncias genética e fenotípica entre safras, a alta variância fenotípica é penalizada e a alta variância genética é capitalizada (Resende, 2007; Mariguele et al., 2011). Para Mariguele et al.

(2011), isso equivale de modo aproximado à correção das heterogeneidades.

3 ARTIGO A: IDENTIFICAÇÃO DE ACESSOS SILVESTRES DE *Coffea arabica* COM MAIORES NÍVEIS DE RESISTÊNCIA À FERRUGEM POR MEIO DE VALORES GENOTÍPICOS PREDITOS

3.1 RESUMO

No melhoramento de *Coffea arabica* à resistência a patógenos, uma das principais doenças abordadas é a ferrugem alaranjada (CLR), causada por *Hemileia vastatrix*. Ao longo dos anos, diversas iniciativas foram realizadas para ampliar os recursos genéticos de resistência à CLR, incluindo a coleta de acessos silvestres na Etiópia. Embora a ausência de genes qualitativos de interesse tenha desmotivado a exploração por esses acessos no passado, alguns deles podem ser importantes fontes de resistência quantitativa à CLR. Nesse contexto, a predição de valores genotípicos desempenha um papel essencial na identificação e seleção genética dos acessos mais promissores para exploração. Assim, o estudo teve como objetivo identificar acessos silvestres com os maiores níveis de resistência quantitativa à CLR, com base em valores genotípicos preditos. Foram considerados 117 acessos silvestres de *C. arabica*, originados de coletas em diferentes regiões e zonas da Etiópia, além das cultivares ‘Catuaí Vermelho IAC 99’ e ‘IPR 99’, utilizadas como testemunhas. As avaliações fenotípicas para a severidade da CLR foram conduzidas nos anos de 2021, 2022 e 2023, em condições de campo, por meio de escalas de notas de 1,0 a 5,5. A estimação de parâmetros genéticos e predições de valores genotípicos foram obtidos pela metodologia de modelos mistos - REML/BLUP. As magnitudes moderada e alta, respectivamente, às estimativas de herdabilidade individual ($h_g^2 = 0,32$) e ao nível de média ($h_{mg}^2 = 0,77$), confirmaram a alta variabilidade genética entre os acessos. Os maiores ganhos genotípicos para a redução da severidade da doença foram preditos para 14 acessos, os quais apresentaram os menores valores genotípicos - todos inferiores a 3,00. Entre esses acessos com maior nível de resistência a CLR, seis foram originados da zona de Sheka. Além disso, a maioria dos acessos coletados dessa zona etíope demonstrou algum grau de resistência a CLR.

Palavras-chave: *Hemileia vastatrix*; modelos mistos; cafeeiros arábica; Sheka zone.

3.2 INTRODUÇÃO

Um dos fatores determinantes para a eficiência no desenvolvimento de cultivares é a

disponibilidade de variabilidade genética (Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). No caso de *Coffea arabica* L., estudos associados à diversidade são ainda mais relevantes devido a base genética estreita (Setotaw et al., 2013; Silva et al., 2019). A maioria dos germoplasmas obtidos para essa espécie foi baseada, historicamente, no melhoramento para resistência a ferrugem alaranjada, causada por *Hemileia vastatrix* (Ram, 2006; Talhinhos et al., 2017).

A ampliação dos recursos genéticos para essa mesma finalidade, suscitou a realização de expedições de coletas de cafeeiros silvestres na Etiópia. Uma das principais foi realizada pela Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO), em meados da década de 1960 (Meyer, 1968). Em vista do país ser caracterizado como centro de origem de *C. arabica*, centenas de acessos silvestres foram coletados pela FAO em diferentes locais da Etiópia, (Meyer, 1968). Até hoje, esses germoplasmas são considerados como grande fonte de incremento da variabilidade em programas de melhoramento genético (Silvestrini et al., 2007; Labouisse et al., 2008; Silva et al., 2019).

No entanto, o conhecimento acerca de acessos etíopes ainda é, relativamente, baixo (Silvestrini et al., 2007; Peres et al., 2017). Diversas características apresentadas pelos acessos silvestres resultaram na desmotivação dos estudos ao longo dos anos (Carvalho; Monaco; Scaranari, 1962; Eskes; Leroy, 2009). Além da baixa produtividade, os acessos não apresentam resistência completa à ferrugem (Bettencourt; Carvalho, 1968; Sera et al., 2022a). Entre os nove genes qualitativos que propiciam a resistência completa, apenas *SH1*, *SH2*, *SH4* e *SH5* estão presentes nos cafeeiros de origem etíope (Bettencourt; Carvalho, 1968; Várzea et al., 2002). Porém, esses fatores não são efetivos às raças mais difundidas de *H. vastatrix* (Zambolim; Caixeta, 2021).

Por outro lado, diversos estudos relatam a importância dos cafeeiros silvestres originários da Etiópia como fontes de resistência quantitativa (Bettencourt; Carvalho, 1968; Castilho; Moreno; Lopez, 1976; Sera et al., 2022a). O melhoramento focado na resistência quantitativa é considerado mais difícil, porém, oferece maior durabilidade frente à variabilidade de *H. vastatrix* (Zambolim, 2016; Camargo, 2018a Zambolim; Caixeta, 2021). Nesse sentido, a caracterização de germoplasmas silvestres é fundamental, visando a identificação de genótipos mais promissores à exploração da resistência (Mohammadi; Prasanna, 2003).

É importante considerar que, em espécies perenes, os bancos de germoplasma *in vivo* possuem complicações quanto ao estado vegetativo, idade, depauperamento e até mesmo a morte de plantas (Sera, 2001; Resende, 2016). Além disso, a avaliação dos mesmos genótipos em diferentes condições propostas pelas safras é uma situação comum em cafeeiros arábica (Resende, 2016). Essas situações dificultam a expressão dos fenótipos e resulta em medidas

repetidas e desbalanceadas, o que exige a adoção de metodologias robustas à análise genética (Resende, 2016; Resende; Alves, 2020).

Dados desbalanceados e medidas repetidas podem ser analisados por modelos de repetibilidade na metodologia de modelos mistos REML/BLUP (*Restricted Maximum Likelihood/Best Linear Unbiased Prediction*) (Mariguele et al., 2011; Resende, 2016). No contexto de modelos mistos, ao assumir como aleatório o efeito de genótipo, as diferenças entre os genótipos podem ser inferidas por meio de seus valores genotípicos preditos. Ao invés de comparações múltiplas associadas às médias fenotípicas, os resultados do BLUP são considerados livres de quaisquer efeitos não genéticos (Nogueira et al., 2003; Resende, 2016).

A abordagem REML/BLUP permite obter resultados confiáveis, devido a predição de valores genéticos não viesados e com minimização dos erros de predição (Resende, 2004). Outra vantagem se deve a maximização do ganho genético por ciclo de seleção e da probabilidade de identificar os melhores genótipos com maior eficiência (Resende, 2004; 2016). Nesse contexto, o objetivo do estudo foi identificar acessos silvestres etíopes de *C. arabica* com os maiores níveis de resistência quantitativa à ferrugem, por meio de seus valores genotípicos preditos.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado no banco de germoplasmas de acessos etíopes silvestres de *C. arabica*, localizado na área experimental do Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná IAPAR-EMATER (IDR-Paraná), em Londrina, Paraná, Brasil. A área está localizada na latitude 23°21'36'' S e longitude 51°09'36'' W, com altitude de 577 m e solo do tipo Latossolo Vermelho Distrófico. A região possui clima subtropical úmido com verão quente (Cfa), de acordo com a classificação de Köppen-Geiger, com pluviosidade média anual de 1429 mm e temperatura média de 21,1 °C (Aparecido et al., 2016).

Os acessos em estudo se constituem como uma amostra dos 621 genótipos coletados pela FAO em meados da década de 1960, os quais foram encaminhados para os institutos de pesquisa da Índia, Tanzânia, Etiópia, Costa Rica, Peru e Portugal (Meyer, 1968). O germoplasma recebido pela Costa Rica foram instalados no Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), em Turrialba, e originaram os acessos que estão presentes nos bancos de germoplasma de institutos brasileiros.

Os acessos silvestres etíopes do CATIE foram, inicialmente, disponibilizados ao Instituto Agrônomo (IAC) em 1973, por meio de amostras de sementes originadas de

polinização aberta (Silvestrini et al., 2007). Nos anos seguintes, o IAC encaminhou 144 acessos ao IDR-Paraná, onde foram plantados em 1976 na cidade de Londrina (Sera, 2001; Scholz et al., 2016). Os cafeeiros foram instalados em delineamento de blocos ao acaso, com cinco repetições, contendo uma planta por parcela, no espaçamento de 3,5 m x 2,5 m. Atualmente, o banco de germoplasma do IDR-Paraná possui 130 acessos, além de cultivares de ‘Catuaí Vermelho IAC 99’ e ‘IPR 99’.

O presente estudo considerou a avaliação de 117 acessos silvestres, dentre os 130 existentes no banco de germoplasma etíope do IDR-Paraná. Como testemunhas experimentais, foram consideradas as cultivares Catuaí Vermelho IAC 99 e IPR 99, totalizando 119 tratamentos avaliados. As avaliações fenotípicas para a severidade da ferrugem alaranjada (SFA) foram realizadas nos anos de 2021, 2022 e 2023. Durante esse período, não houve nenhum tipo de controle para *H. vastatrix* e, portanto, as avaliações ocorreram em condições naturais à população de raças local do patógeno.

As avaliações para SFA foi realizada conforme escala de notas de 1,0 a 5,5, descrita por Sera et al. (2024). Para tanto, considerou-se: nota 1,0 = plantas sem lesões nas folhas; nota 1,5 = folhas com lesões que variam desde “flecks” até cloroses mais ou menos intensas, acompanhadas de pequenas necroses, porém sem esporulação; nota 2,0 = lesões cloróticas com esporulação, situadas no terço inferior com leve severidade; nota 2,5 = lesões cloróticas com esporulação, situadas no terço inferior com moderada severidade; nota 3,0 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior e médio, respectivamente, com severidade moderada e leve; nota 3,5 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior e médio, respectivamente, com severidade alta e moderada; nota 4,0 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior, médio e superior, respectivamente, com severidade alta, alta e leve; nota 4,5 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior, médio e superior, respectivamente, com severidade alta, alta e moderada; nota 5,0 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior, médio e superior, respectivamente, com severidade muito alta, alta e alta; e nota 5,5 = lesões cloróticas com esporulação, situadas nos terços inferior, médio e superior, respectivamente, com severidade muito alta, muito alta e alta.

Os componentes de variância foram estimados pelo REML e os valores genéticos foram preditos pelo BLUP, através do modelo linear misto implementado no software Selegen – REML/BLUP (Resende, 2016), descrito por:

$$y = Xm + Zg + Wp + Ts + e$$

em que y é o vetor dos dados fenotípicos; m é o vetor dos efeitos das combinações medições-repetições (assumidos como fixos) somados à média geral; g é o vetor dos efeitos

genotípicos (assumidos como aleatórios), $g \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_g^2)$; p é o vetor do efeito de parcelas (aleatório), $p \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_{plot}^2)$; s é o vetor dos efeitos de ambiente permanente (aleatórios), $s \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_{perm}^2)$; e o e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios), $e \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_e^2)$. $\hat{\sigma}_g^2$; $\hat{\sigma}_{plot}^2$; $\hat{\sigma}_{perm}^2$; e $\hat{\sigma}_e^2$ são os componentes de variância genotípica; de parcela; de ambiente permanente; e residual, respectivamente. As letras maiúsculas X , Z , W e T representam as matrizes de incidência para os respectivos efeitos de m , g , p e s .

A significância do efeito aleatório do genótipo foi testada via teste da razão de verossimilhanças (LRT), através da análise das deviances (ANADEV) entre os modelos com e sem o efeito de genótipo. Do mesmo modo, foi realizada a ANADEV para os demais efeitos aleatórios, a fim de verificar a significância pelo LRT para os efeitos de parcelas e de ambiente permanente. Para cada efeito aleatório, o LRT foi testado pelos valores de qui-quadrado, considerando 1 grau de liberdade e nível de significância de 1% (Wilks, 1938).

Conforme Resende (2016) e Cruz (2005), a variância fenotípica ($\hat{\sigma}_{phen}^2$) e os coeficientes de herdabilidade no sentido amplo ao nível de indivíduos (h_g^2) e ao nível de média de genótipos (h_{mg}^2) foram, respectivamente, obtidos por:

$$\hat{\sigma}_{phen}^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_{plot}^2 + \hat{\sigma}_{perm}^2 + \hat{\sigma}_e^2$$

$$h_g^2 = \hat{\sigma}_g^2 / \hat{\sigma}_{phen}^2$$

$$h_{mg}^2 = \hat{\sigma}_g^2 / [\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2 / b)]$$

em que b é o número de blocos presentes no banco de germoplasma.

A acurácia de seleção na média dos acessos ($r_{g\hat{g}}$) e os coeficientes de determinação dos efeitos de parcela (c_{parc}^2) e de ambiente permanente (c_{perm}^2) foram estimados, respectivamente, por Resende (2016):

$$r_{g\hat{g}} = \sqrt{h_m^2}$$

$$c_{plot}^2 = \hat{\sigma}_{plot}^2 / \hat{\sigma}_{phen}^2$$

$$c_{perm}^2 = \hat{\sigma}_{perm}^2 / \hat{\sigma}_{phen}^2$$

Devido à relação inversamente proporcional do nível de resistência e dos efeitos e valores genotípicos preditos, os acessos foram classificados em ordem crescente pelos resultados do BLUP, a fim de identificar os maiores níveis de resistência à ferrugem.

3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Conforme os resultados na Tabela 1 para o LRT, o efeito genotípico para a severidade

da ferrugem alaranjada (SFA) foi significativo ao nível de 1% de probabilidade. Esse resultado confirma a existência de variabilidade genética entre os acessos silvestres de origem etíope. Conforme Alemayehu (2017) e Cui et al. (2020), cafeeiros etíopes tendem a apresentar alta variabilidade genética para a resistência à patógenos, de modo geral. Tal situação possibilita a identificação de acessos com maior nível de resistência para *H. vastatrix*, a fim de serem explorados em programas de melhoramento.

Tabela 1 – Deviances e teste da razão de verossimilhança (LRT) para os efeitos aleatórios do modelo linear misto referentes severidade da ferrugem alaranjada (SFA), avaliada em acessos silvestres etíopes de *C. arabica* do banco de germoplasma do IDR-Paraná.

Efeitos	SFA	
	Deviance	LRT
Genotípico	1024,81	102,17**
Parcela	1056,63	133,99**
Ambiente permanente	922,65	0,01 ^{ns}
Modelo completo	922,64	

** e ^{ns}: Resultados significativos ($p < 0.01$) e não significativos, respectivamente, conforme o teste de qui-quadrado para 1 grau de liberdade e nível de significância de 1%.

Os resultados do LRT também indicaram a significância do efeito aleatório de parcelas ($p < 0,01$). É provável que a diferença existente entre as diferentes parcelas seja resultado da variabilidade genética entre os acessos em diferentes repetições. De acordo com Meyer (1965), as populações silvestres de *C. arabica* apresentam altas condições heterozigóticas. Além disso, em cerca de 40% a 60% dos cafeeiros silvestres, é comum a predominância de fecundações cruzadas (Meyer, 1965). Conseqüentemente, plantas derivadas de um mesmo acesso tendem a apresentar níveis significativos de variabilidade genética.

Apenas o efeito de ambiente permanente não foi significativo ($p > 0,01$), nos resultados obtidos pelo LRT. Isso significa que, na reação apresentada à ferrugem, os fatores ambientais não atuaram constantemente durante na expressão dos acessos durante as três safras avaliadas. Apenas ações ambientais efêmeras a cada uma das medições foram detectadas e, portanto, com influência de efeitos ambientais temporários.

Em vista da significância do efeito genotípico, os parâmetros genéticos estimados assumiram valores diferentes de zero (Tabela 2). A estimativa de herdabilidade individual no sentido amplo ($h_g^2 = 0,322$) demonstra que o parâmetro teve magnitude moderada, com base na classificação de Resende e Alves (2020). Por outro lado, o resultado foi bastante superior para a herdabilidade ao nível de média entre os acessos ($h_{mg}^2 = 0,769$). Conforme as classificações

mais abordadas em estudos de cafeeiros etíopes (Verma; Agarwal, 2009; Bourdon, 2014), a magnitude da estimativa ao nível de média pode, inclusive, ser caracterizada como alta.

Tabela 2 – Componentes de variância e parâmetros genéticos estimados à severidade da ferrugem alaranjada (SFA) em acessos silvestres de *C. arabica* originados da Etiópia.

Componentes de variância / Parâmetros genéticos	Variável
	SFA
$\hat{\sigma}_g^2$	0,289
$\hat{\sigma}_{plot}^2$	0,172
$\hat{\sigma}_{perm}^2$	0,002
$\hat{\sigma}_e^2$	0,434
$\hat{\sigma}_{phen}^2$	0,897
h_g^2	0,322
h_{mg}^2	0,769
$r_{g\hat{g}}$	0,877
c_{parc}^2	0,192
c_{perm}^2	0,002
Média geral	3.508

$\hat{\sigma}_g^2$: variância genotípica; $\hat{\sigma}_{plot}^2$: variância de parcela; $\hat{\sigma}_{perm}^2$: variância do efeito de ambiente permanente; $\hat{\sigma}_e^2$: variância residual; $\hat{\sigma}_{phen}^2$: variância fenotípica; h_g^2 : herdabilidade individual no sentido amplo; h_{mg}^2 : herdabilidade ao nível de média dos genótipos no sentido amplo; $r_{g\hat{g}}$: acurácia de seleção ao nível de média; c_{parc}^2 : coeficiente de determinação do efeito de parcelas; c_{perm}^2 : coeficiente de determinação do efeito de ambiente permanente.

As diferenças entre as magnitudes das estimativas de herdabilidade indicam que a variabilidade genética é maior entre os acessos do que entre os indivíduos que compõe o germoplasma. Em centros de origem, as interações genéticas entre as plantas de determinados locais favorecem a diversidade genética (Charrier; Berthaud, 1985; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021). Os resultados obtidos evidenciam que a variabilidade genética entre os acessos, pode ser consequente da coleta realizada em diferentes locais da Etiópia (Meyer, 1968; Charrier; Lashermes; Eskes, 2009).

Ao nível de médias, a herdabilidade do presente estudo foi superior a maioria das estimativas obtidas em estudos de cafeeiros etíopes para a mesma característica. Magnitudes moderadas ($0,20 < h_{mg}^2 < 0,50$) tendem a ser mais comuns em populações avaliadas para a reação à ferrugem, sobretudo em *landraces* etíopes (Belete; Argaw, 2015; Malau, 2019; Yirga; Gebreselassie; Tesfaye, 2020; Degefa et al., 2021). Apenas as *landraces* etíopes estudadas por

Atinafu, Mohammed e Kufa (2017), Alemayehu (2019) e Merga, Mohammed e Ayano (2021) são relatadas com estimativas de alta magnitude para a herdabilidade ao nível de média.

É possível que a variabilidade genética para a reação à ferrugem alaranjada seja maior em acessos derivados de determinadas locais da Etiópia. Esse pode ser o caso de cafeeiros coletados nas zonas de Sidama (Atinafu; Mohammed; Kufa, 2017), Amaro (Alemayehu, 2019) e West Wollega (Merga; Mohammed; Ayano, 2021). Enquanto os germoplasmas originários de regiões etíopes do sudoeste (Belete; Argaw, 2015; Yirga; Gebreselassie; Tesfaye, 2020) e sul (Degefa et al., 2021) apresentam menor variabilidade para a resistência à ferrugem, em vista das magnitudes inferiores da herdabilidade estimadas.

Por outro lado, as *landraces* de Merga, Mohammed e Ayano (2021) apresentaram alta magnitude de herdabilidade ($h_{mg}^2=0,86$) para SFA apenas no experimento realizado em Haru Agricultural Research Sub-Center. Os mesmos cafeeiros de West Wollega apresentaram magnitude moderada ($h_{mg}^2=0,33$), quando avaliados em Mugi Agricultural Research Sub-Center (Merga; Mohammed; Ayano, 2021). Conforme os autores, determinados locais podem favorecer ou dificultar a identificação de variabilidade para algumas características. Principalmente, devido aos efeitos de influência ambiental (Merga; Mohammed; Ayano, 2021).

Frequentemente, em estudos de parâmetros genéticos em *C. arabica*, as estimativas de herdabilidade no sentido amplo são obtidas ao nível de médias. Esse parâmetro apresenta menor influência dos erros experimentais, conforme a quantidade de plantas por parcela e o número de repetições ou blocos (Resende et al., 2001; Pinto, 2009; Borém; Fritsche-Neto, 2021). Por isso, o aumento no número de blocos ou repetições e a redução de plantas por parcela é uma estratégia sugerida à elevação da herdabilidade em cafeeiros arábica (Resende et al., 2001).

No presente estudo, as estimativas foram obtidas pelos acessos alocados com uma única planta por parcela, o que corrobora com a recomendação de Resende et al. (2001). Conforme esses autores, magnitudes muito altas à herdabilidade média de genótipos podem ser estimadas com parcelas de uma ou duas plantas de *C. arabica*. Adicionalmente, é possível aumentar a acurácia seletiva em decorrência da contribuição à homogeneidade dos blocos (Resende et al., 2001). Isso é evidenciado pelo resultado obtido aos acessos ($r_{g\hat{g}}=0,877$), o qual Resende e Duarte (2007) consideram como altamente acurado.

Também é importante relatar que, no presente estudo, foram considerados acessos de diferentes zonas e regiões de origem, referente às coletas realizadas pela FAO. Isso pode ter contribuído na elevação do coeficiente de variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$) e, conseqüentemente, a alta estimativa de herdabilidade ao nível de médias. Os valores genotípicos preditos indicam que a

localidade de origem pode estar associada, inclusive, para os níveis de resistência apresentados pelos acessos (Tabela 3).

Tabela 3 – Resultados do BLUP para os efeitos genotípicos (g), valores genotípicos (VG), limite inferior (LIIC) e superior (LSIC) dos intervalos de confiança e acurácia seletiva, referentes a resistência a ferrugem em 117 acessos silvestres originários da coleta de Meyer (1968) em diferentes localidades da Etiópia.

Acessos ⁽¹⁾	Origem ⁽²⁾		g	VG	LIIC	LSIC	Acurácia
	Zona	Região					
E201	Sheka	Sudoeste	-0.894	2.615	2.186	3.044	0.913
E450	Sheka	Sudoeste	-0.837	2.671	2.220	3.122	0.904
E030	Jimma	Oromia	-0.780	2.728	2.094	3.362	0.798
E386	Jimma	Oromia	-0.687	2.821	2.275	3.368	0.855
E046	Jimma	Oromia	-0.675	2.833	2.335	3.332	0.881
E552	Bench Sheko	Sudoeste	-0.649	2.859	2.253	3.466	0.817
E486	Jimma	Oromia	-0.646	2.862	2.343	3.381	0.870
E442	Sheka	Sudoeste	-0.625	2.883	2.344	3.422	0.859
E419	Keffa	Sudoeste	-0.622	2.887	2.352	3.422	0.861
E428	Sheka	Sudoeste	-0.614	2.895	2.478	3.312	0.918
E115	East Gojjam	Amhara	-0.589	2.919	2.401	3.438	0.870
E221	Sheka	Sudoeste	-0.575	2.933	2.398	3.469	0.861
E196	Sheka	Sudoeste	-0.557	2.951	2.478	3.424	0.893
E061	Jimma	Oromia	-0.525	2.984	2.377	3.590	0.818
E068	Jimma	Oromia	-0.477	3.032	2.398	3.666	0.799
E571	West Gojjam	Amhara	-0.459	3.049	2.624	3.474	0.915
E456	Sheka	Sudoeste	-0.435	3.073	2.562	3.585	0.874
E071	Jimma	Oromia	-0.427	3.082	2.499	3.664	0.833
E220	Sheka	Sudoeste	-0.425	3.084	2.646	3.522	0.909
E457	Sheka	Sudoeste	-0.409	3.100	2.652	3.547	0.905
E209	Sheka	Sudoeste	-0.405	3.103	2.683	3.524	0.917
E055	Jimma	Oromia	-0.400	3.108	2.573	3.643	0.861
E081	Jimma	Oromia	-0.377	3.131	2.578	3.685	0.851
E218	Sheka	Sudoeste	-0.372	3.136	2.553	3.718	0.833
E287	Jimma	Oromia	-0.365	3.143	2.679	3.607	0.898
E511	Bench Sheko	Sudoeste	-0.355	3.154	2.559	3.748	0.825
E326	Jimma	Oromia	-0.354	3.154	2.588	3.720	0.843

E325	Jimma	Oromia	-0.350	3.158	2.440	3.877	0.731
E174	Jimma	Oromia	-0.345	3.163	2.644	3.682	0.870
E208	Sheka	Sudoeste	-0.342	3.166	2.533	3.800	0.799
E124	Keffa	Sudoeste	-0.332	3.177	2.641	3.712	0.861
E151	Jimma	Oromia	-0.305	3.203	2.485	3.922	0.731
E430	Sheka	Sudoeste	-0.301	3.207	2.601	3.814	0.817
E041	Jimma	Oromia	-0.287	3.221	2.792	3.650	0.913
E315	Jimma	Oromia	-0.276	3.232	2.815	3.649	0.918
E404	Keffa	Sudoeste	-0.268	3.240	2.474	4.007	0.686
E516	Jimma	Oromia	-0.262	3.246	2.825	3.667	0.917
E308	Jimma	Oromia	-0.261	3.248	2.446	4.050	0.648
E025 ⁽³⁾	-	-	-0.246	3.262	2.668	3.857	0.825
E088	Jimma	Oromia	-0.220	3.288	2.803	3.773	0.888
E139	Jimma	Oromia	-0.218	3.290	2.873	3.707	0.918
E199	Sheka	Sudoeste	-0.218	3.291	2.571	4.010	0.730
E514	Bench Sheko	Sudoeste	-0.203	3.305	2.854	3.757	0.903
E454	Sheka	Sudoeste	-0.202	3.306	2.821	3.791	0.888
E047	Jimma	Oromia	-0.200	3.308	2.789	3.827	0.870
E205	Sheka	Sudoeste	-0.192	3.316	2.878	3.754	0.909
E189	Sheka	Sudoeste	-0.192	3.316	2.887	3.745	0.913
E237	Sidama	Sidama	-0.189	3.319	2.800	3.838	0.870
E228	Bench Sheko	Sudoeste	-0.186	3.322	2.897	3.747	0.915
E213	Sheka	Sudoeste	-0.182	3.327	2.761	3.892	0.843
E467	Semien Shewa	Amhara	-0.170	3.338	2.620	4.057	0.731
E621	Jimma	Oromia	-0.167	3.341	2.868	3.814	0.894
E383	Jimma	Oromia	-0.152	3.356	2.590	4.123	0.685
E458	Sheka	Sudoeste	-0.144	3.365	2.944	3.785	0.917
E085	Kelem Welega	Oromia	-0.128	3.380	2.614	4.147	0.685
E302	Jimma	Oromia	-0.089	3.419	2.883	3.954	0.861
E126	Keffa	Sudoeste	-0.080	3.429	2.710	4.147	0.731
E481	Jimma	Oromia	-0.076	3.432	2.666	4.199	0.686
E123b	Keffa	Sudoeste	-0.070	3.438	2.805	4.072	0.799
E505	Wolayita	Sul	-0.068	3.440	2.979	3.902	0.899
E298	Jimma	Oromia	-0.049	3.460	2.693	4.226	0.685
E351	Jimma	Oromia	-0.004	3.504	2.922	4.087	0.833

E116	Bench Sheko	Sudoeste	0.003	3.512	3.013	4.010	0.881
E254	Keffa	Sudoeste	0.008	3.517	2.797	4.236	0.731
E464	Sheka	Sudoeste	0.009	3.517	3.053	3.981	0.898
E320	Jimma	Oromia	0.022	3.530	3.032	4.029	0.881
E190	Sheka	Sudoeste	0.029	3.538	3.065	4.010	0.894
E494	Jimma	Oromia	0.041	3.550	2.996	4.103	0.851
E338	Jimma	Oromia	0.044	3.553	3.080	4.025	0.894
E238	Sidama	Sidama	0.050	3.559	3.111	4.006	0.905
E114	Bench Sheko	Sudoeste	0.055	3.564	2.845	4.282	0.731
E520	Jimma	Oromia	0.056	3.564	3.126	4.002	0.909
E118	Sheka	Sudoeste	0.071	3.579	3.026	4.132	0.851
E131	Keffa	Sudoeste	0.073	3.581	2.975	4.188	0.817
E405	Keffa	Sudoeste	0.082	3.590	2.984	4.196	0.818
E439	Sheka	Sudoeste	0.088	3.597	3.124	4.070	0.894
E057	Jimma	Oromia	0.124	3.633	3.061	4.204	0.840
E152	Jimma	Oromia	0.129	3.637	3.055	4.220	0.833
E370	Jimma	Oromia	0.130	3.638	3.111	4.166	0.866
E368	Jimma	Oromia	0.132	3.640	3.087	4.194	0.851
E089	Jimma	Oromia	0.161	3.669	3.036	4.303	0.799
E324	Jimma	Oromia	0.168	3.676	3.042	4.310	0.799
E233	Bench Sheko	Sudoeste	0.174	3.682	3.220	4.144	0.899
E037	Sidama	Sidama	0.193	3.702	3.173	4.231	0.865
E080	Jimma	Oromia	0.207	3.715	2.949	4.482	0.686
E268	Jimma	Oromia	0.214	3.722	3.249	4.195	0.894
E478	Jimma	Oromia	0.236	3.744	3.138	4.350	0.818
E283	Bench Sheko	Sudoeste	0.260	3.768	3.233	4.303	0.861
E180	Jimma	Oromia	0.266	3.774	3.168	4.381	0.818
E146	Jimma	Oromia	0.278	3.787	3.314	4.259	0.894
E148	Jimma	Oromia	0.303	3.811	3.177	4.445	0.799
E332	Jimma	Oromia	0.354	3.862	3.309	4.416	0.851
E301	Jimma	Oromia	0.377	3.886	3.291	4.480	0.825
E039	Keffa	Sudoeste	0.411	3.919	3.286	4.553	0.799
E546	Bench Sheko	Sudoeste	0.419	3.927	3.454	4.400	0.894
E270	Jimma	Oromia	0.469	3.977	3.497	4.458	0.890
E021	Wolayita	Sul	0.496	4.004	3.469	4.539	0.861

E364	Jimma	Oromia	0.526	4.035	3.555	4.514	0.890
E408	Keffa	Sudoeste	0.534	4.042	3.435	4.649	0.817
E087	Jimma	Oromia	0.557	4.065	3.546	4.584	0.870
E044	Jimma	Oromia	0.616	4.125	3.663	4.586	0.899
E123a	Keffa	Sudoeste	0.625	4.133	3.499	4.767	0.799
E389	Jimma	Oromia	0.637	4.145	3.379	4.912	0.686
E344	Jimma	Oromia	0.652	4.160	3.703	4.617	0.901
E534	Keffa	Sudoeste	0.683	4.191	3.608	4.774	0.833
E565	West Gojjam	Amhara	0.705	4.214	3.785	4.643	0.913
E267	Keffa	Sudoeste	0.752	4.260	3.706	4.814	0.851
E016	West Arsi	Oromia	0.765	4.274	3.739	4.809	0.861
E333	Jimma	Oromia	0.771	4.279	3.842	4.717	0.909
E327	Jimma	Oromia	0.774	4.282	3.563	5.001	0.730
E409	Keffa	Sudoeste	0.817	4.325	3.900	4.750	0.915
E012	East Hararghe	Harari	0.838	4.347	3.909	4.784	0.909
E159	Jimma	Oromia	0.913	4.421	3.886	4.956	0.861
E261	Jimma	Oromia	0.980	4.488	3.969	5.007	0.870
E272	Keffa	Sudoeste	1.016	4.524	4.084	4.964	0.909
E022	Wolayita	Sul	1.080	4.588	4.035	5.142	0.851
E007	Debub Wollo	Amhara	1.133	4.642	4.241	5.042	0.925
Média Geral			0.000	3.508	2.960	4.057	0.846

⁽¹⁾Acessos silvestres de *Coffea arabica* presentes no banco de germoplasma do IDR-Paraná, originados da coleta de Meyer (1968) em diferentes regiões da Etiópia; ⁽²⁾Locais de origem correspondentes as atuais divisões geográficas da Etiópia, baseado nas descrições de províncias etíopes de coletas; ⁽³⁾Especificação desconhecida quanto a zona e região de coleta da Etiópia.

Os acessos originários na zona de Sheka demonstraram o maior potencial de resistência à ferrugem. Dentre os 23 materiais de Sheka, apenas quatro (E464, E190, E118 e E439) apresentaram efeitos genotípicos com valores positivos. Isso significa que, aproximadamente, 82,61% dos acessos de Sheka apresentaram reduções nos valores genotípicos preditos para SFA. Além disso, os efeitos genotípicos preditos para E201 e E450 foram inferiores a -0,800 e conduziram, respectivamente, aos valores genotípicos de 2,615 e 2,671. Esses acessos, portanto, foram os que apresentaram os menores níveis de severidade aos sintomas de *H. vastatrix*.

Além de E201 e E450, valores genotípicos inferiores a 3,000 foram verificados somente para 12 acessos. Desse modo, 14 genótipos apresentaram níveis mais elevados para potencial

resistência a ferrugem, em consequência de seus efeitos genotípicos preditos entre -0,525 e -0,894. Entre esses acessos, E552, E419 e E115 são, respectivamente, originários das zonas de Bench Sheko, Keffa e East Gojjam, enquanto seis de Sheka (E201, E450, E442, E428, E221 e E196) e cinco de Jimma (E030, E386, E046, E486, E061).

Entre os 14 acessos mais resistentes, três acessos de Sheka (E201, E450 e E428) foram os únicos que apresentaram acurácia de magnitude muito alta (>0.90), conforme a classificação de Resende e Duarte (2007). Embora a acurácia não tenha a propriedade de informar se um indivíduo é bom ou não, a magnitude é um indicativo de confiança às predições e ordenamento do genótipo (Resende, 2002a; Resende; Duarte, 2007). Portanto, os valores preditos e verdadeiros apresentaram correlação muito alta para E201, E450 e E428, o que confirma o maior potencial de resistência para esses acessos.

Os demais cafeeiros considerados como potencialmente resistentes apresentaram acurácia de magnitude alta, visto que os valores foram superiores a 0,70 (Resende; Duarte, 2007). Conforme Resende (2002a), elevados efeitos genotípicos e menor acurácia resultam em maiores penalizações na avaliação genética. Nessas situações, os intervalos de confiança são mais amplos ao valor genético predito (Resende, 2002a). Por esse motivo, outros acessos com efeitos genotípicos negativos não apresentaram diferenças significativas aos valores genotípicos preditos para SFA. Isso pode ser evidenciado pela sobreposição dos limites inferiores (LIIC) e superiores (LSIC) de intervalos de confiança.

Entretanto, deve-se ressaltar que a finalidade do presente estudo foi identificar os acessos que possam oferecer os maiores ganhos à resistência. Conforme Resende (2002a), a determinação de indivíduos superiores pode ser realizada apenas com as informações dos efeitos genotípicos preditos. Desse modo, os 14 acessos silvestres podem ser considerados superiores aos demais acessos avaliados no estudo. Embora não tenha sido evidenciada a resistência completa para *H. vastatrix*, os acessos são bastante promissores para a exploração da resistência quantitativa, em vista do menor nível de severidade de sintomas da doença.

O desenvolvimento de cultivares com a combinação das resistências de tipo quantitativa e qualitativa pode resultar em maior durabilidade da resistência frente à variabilidade de *H. vastatrix* (Mundt, 2014; Zambolim, 2016; Silva et al., 2021; Sera et al., 2022a). A aplicação de métodos que permitam o acúmulo gradual dos alelos favoráveis é um processo lento e que requer várias gerações, como qualquer característica quantitativa (Camargo, 2018a). Porém, a priorização da resistência quantitativa somada a efetividade dos genes *SH* é uma estratégia inteligente visando a durabilidade (Avelino et al., 2015).

3.5 CONCLUSÃO

O maior nível de resistência quantitativa à ferrugem foi identificado em 14 acessos silvestres do banco de germoplasma etíope do IDR-Paraná. Dentre esses acessos: E552, E419 e E115 são, respectivamente, originários das zonas de Bench Sheko, Keffa e East Gojjam, enquanto E201, E450, E442, E428, E221 e E196 são de Sheka e E030, E386, E046, E486, E061 são oriundos de Jimma.

Embora a variabilidade genética seja maior entre os acessos do que entre os indivíduos que constituem o germoplasma, também foi evidenciada variações em acessos de diferentes parcelas. Além disso, determinados locais de coleta da Etiópia tendem a apresentar maior ou menor número de cafeeiros resistentes à ferrugem, sendo que a zona de Sheka apresentou a maior porcentagem, além de seis acessos classificados entre os mais resistentes.

3.6 REFERÊNCIAS (ARTIGO A)

ALEMAYEHU, D. Review on genetic diversity of coffee (*Coffea arabica* L.) in Ethiopia. **International Journal of Forestry and Horticulture**, v. 3, n. 2, p. 18-27, 2017.

ALEMEYEHU, D. Estimation of genetic component and heritability for quantitative traits in Amaro coffee (*Coffea Arabica* L.) landrace at Awada, Southern Ethiopia. **International Journal of Research Studies in Science, Engineering and Technology**, v. 6, n. 11, p. 1-9, 2019.

APARECIDO, L. E. O.; ROLIM, G. S.; RICHETTI, J.; SOUZA, P. S.; JOHANN, J. A. Köppen, Thornthwaite and Camargo climate classifications for climatic zoning in the State of Paraná, Brazil. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 40, n. 4, p. 405-417, 2016.

ATINAFU, G.; MOHAMMED, H.; KUFA, T. Genetic variability of Sidama coffee (*Coffea arabica* L.) landrace for agro-morphological traits at Awada, Southern Ethiopia. **Academic Research Journal of Agricultural Science and Research**, v. 5, n. 4, p. 263-275, 2017.

AVELINO, J.; CRISTANCHO, M.; GEORGIU, S.; IMBACH, P.; AGUILAR, L.; BORNEMANN, G.; LÄDERACH, P.; ANZUETO, F.; HRUSKA, A. J.; MORALES, C. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008-2013): impacts, plausible causes and proposed solutions. **Food Security**, v. 7, n. 2, p. 303-321, 2015.

BELETE, Y.; ARGAW, T. Genetic variation and extent of heritability of the various agronomic traits of arabica coffee (*Coffea arabica* L.) genotypes grown across different environments in Ethiopia. **Greener Journal of Agronomy, Forestry and Horticulture**, v. 3, n. 1, p. 1-10, 2015.

BETTENCOURT, A. J.; CARVALHO, A. Melhoramento visando a resistência do cafeeiro à ferrugem. **Bragantia**, v. 27, n. 4, p. 35-68, 1968.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V.; FRITSCHÉ-NETO, R. **Melhoramento de plantas**. 8ª Edição,

São Paulo: Oficina de Textos, 2021. 384 p.

BOURDON, R. M. **Understanding animal breeding**. 2nd Edition, London: Pearson Education Limited, 2014. 513 p.

CAMARGO, L. E. A. Controle genético. *In*: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia**, 5ª edição, Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018a. p. 229-238.

CARVALHO, A.; MONACO, L. C.; SCARANARI, H. J. Melhoramento do cafeeiro XXIV – Variação na produtividade de cafeeiros importados, com referência especial ao material da Etiópia e do Sudão. **Bragantia**, v. 21, n. 13, p. 215-239, 1962.

CASTILHO, Z. J.; MORENO, R. G.; LOPEZ, D. S. Uso de resistência genética a *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. existente en germoplasma de café en Colombia. **Cenicafé**, v. 27, n. 1, p. 3-25, 1976.

CHARRIER, A.; BERTHAUD, J. Botanical classification of coffee. *In*: CLIFFORD, M. N.; WILSON, K. C. (Eds). **Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage**. Croom Helm: London & Sidney, 1985, p. 13-47.

CHARRIER, A.; LASHERMES, P.; ESKES, A. Botany, genetics and genomics of coffee. *In*: WINTGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: growing, processing, sustainable production: A guidebook for growers, processors, traders, and researchers**. Weinheim: Wiley-VCH, 2009. p. 25-60.

CUI, L.; HANIKA, K.; VISSER, R. G. F.; BAI, Y. Improving pathogen resistance by exploiting plant susceptibility genes in coffee (*Coffea* spp.). **Agronomy**, v. 10, n. 12, p. 1928-1948, 2020.

DEGEFA, M.; ALAMEREW, S.; MOHAMMED, A.; GEMECHU, A. Variability of coffee (*Coffea arabica* L.) germplasm collections based on morphological quantitative characters. **Agriculture, Forestry, Fisheries**, v. 10, n. 4, p. 160-169, 2021.

ESKES, A. B.; LEROY, T. Coffee selection and breeding. *In*: WINTGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: growing, processing, sustainable production: A guidebook for growers, processors, traders, and researchers**. Weinheim: Wiley-VCH, 2009, pp. 61-90.

LABOUISSSE, J. P.; BELLACHEW, B.; KOTECHA, S.; BERTRAND, B. Current status of coffee (*Coffea arabica* L.) genetic resources in Ethiopia: implications for conservation. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 55, n. 7, p. 1079-1093, 2008.

MALAU, S. Resistance variability of Arabica coffee genotypes (*Coffea arabica* L.) to leaf rust disease (*Hemileia vastatrix*). **Journal of Industrial and Beverage Crops**, v. 6, n. 2, p. 69-78, 2019.

MARIGUELE, K. H.; RESENDE, M. D. V.; VIANA, J. M. S.; FONSECA e SILVA, F.; SILVA, P. S. L.; KNOP, F. C. Métodos de análise de dados longitudinais para o melhoramento genético da pinha. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 12, p. 1657-1664, 2011.

MERGA, D.; MOHAMMED, H.; AYANO, A. Estimation of genetic variability, heritability and genetic advance of some Wollega coffee (*Coffea arabica* L.) landrace in Western Ethiopia using quantitative traits. **Journal of Plant Sciences**, v. 9, n. 4, p. 182-191, 2021.

MEYER, F. G. Notes on wild *Coffea arabica* from southwestern Ethiopia, with some historical considerations. **Economic Botany**, v. 19, p. 136-151, 1965.

MEYER, F. G. Further observations on the history and botany of the Arabica coffee plant. *In*: MEYER, F. G.; FERNIE, L. M.; NARASIMHASWAMY, R. L.; MONACO, L. C.; GREATHEAD, D. J. **FAO Coffee Mission to Ethiopia 1964–1965**. FAO, Rome, 1968. p. 1-5.

MOHAMMADI, S. A.; PRASANNA, B. M. Analysis of genetic diversity in crop plants – Salient statistical tools and considerations. **Crop Science**, v. 43, p. 1235-1248, 2003.

MUNDT, C. C. Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection*, **Genetics and Evolution**, v. 27, p. 446-455, 2014.

NOGUEIRA, D. A.; SÁFADI, T.; BEARZOTI, E.; BUENO FILHO, J. S. S. Análises clássica e bayesiana de um modelo misto aplicado ao melhoramento animal: uma ilustração. **Ciência e Agrotecnologia**, Edição Especial, p. 1614-1624, 2003.

PERES, A. C. J.; SALGADO, S. M. L.; CORREA, V. R.; SANTOS, M. F. A.; MATTOS, V. S.; MONTEIRO, J. M. S.; CARNEIRO, R. M. D. G. Resistance of *Coffea arabica* genotypes against *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita* under controlled and field condition. **Nematology**, v. 19, p. 617-626, 2017.

PINTO, R. J. B. **Introdução ao melhoramento genético de plantas**. 2ª Edição, Maringá: Eduem, 2009. 351 p.

RAM, A. S. Popular Indian coffee selections. **Indian Coffee**, v. 70, n. 10, p. 12-18, 2006.

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

RESENDE, M. D. V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. 57 p.

RESENDE, M. D. V. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 16, n. 4, p. 330-339, 2016.

RESENDE, M. D. V.; FURLANI JUNIOR, E.; MORAES, M. L. T.; FAZUOLI, L. C. Estimativas de parâmetros genéticos e predição de valores genotípicos no melhoramento do cafeeiro pelo procedimento REML/BLUP. **Bragantia**, Campinas, v. 60, n. 3, p. 185-193, 2001.

RESENDE, M. D. V.; ALVES, R. S. Linear, generalized, hierarchical, bayesian and random regression mixed models in genetics/genomics in plant breeding. **Scientific Journal**, v. 2, n. 2, p. 1-31, 2020.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.

SCHOLZ, M. B. S.; KITZBERGER, C. S. G.; PAGIATTO, N. F.; PEREIRA, L. F. P.; DAVRIEUX, F.; POT, D.; CHARMETANT, P.; LEROY, T. Chemical composition in wild ethiopian Arabica coffee accessions. **Euphytica**, v. 209, p. 429-438, 2016.

SERA, G. H.; CARVALHO, C. H. S.; REZENDE-ABRAHÃO, J. C.; POZZA, E. A.; MATIELLO, J. B.; ALMEIDA, S. R.; BARTELEGA, L.; SANTOS-BOTELHO, D. M. Coffee leaf rust in Brazil: Historical events, current situation, and control measures. **Agronomy**, v. 12, p. 496-515, 2022a.

SERA, G. H.; SERA, T.; MARIUCCI-JUNIOR, V.; SHIGUEOKA, L.; BORTOLATO, K. S. IPR Pérola – Dwarf Arabica cultivar with high resistance to leaf rust e large beans. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 24, n. 4, p. 1-6, 2024.

SERA, T. Coffee genetic breeding at IAPAR. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, n. 2, p. 179-199, 2001.

SETOTAW, T. A.; CAIXETA, E. T.; PEREIRA, A. A.; OLIVEIRA, A. C. B.; CRUZ, C. D.; ZAMBOLIM, E. M.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N. S. Coefficient of parentage in *Coffea arabica* L. cultivars grown in Brazil. **Crop Science**, v. 53, p. 1237-1247, 2013.

SILVA, B. S. R.; SANT'ANA, G. C.; CHAVES, C. L.; ANDROCIOLI, L. G.; FERREIRA, R. V.; SERA, G. H.; CHARMETANT, P.; LEROY, T.; POT, D.; DOMINGUES, D. S.; PEREIRA, L. F. P. Population structure and genetic relationships between Ethiopian and Brazilian *Coffea arabica* genotypes revealed by SSR markers. **Genetica**, v. 147, p. 205-216, 2019.

SILVA, J. A.; BARROS, A. P. O.; RIOS, J. A.; CORREIA, K. C.; MICHEREFF, S. J. Componentes de resistência parcial de plantas a doenças. *In*: RIOS, J. A.; ALMEIDA, L. C.; SOUZA, E. B. **Resistência de plantas à patógenos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco (UFRPE), 2021. p. 46-69.

SILVESTRINI, M.; JUNQUEIRA, M. G.; FAVARIN, A. C.; GUERREIRO-FILHO, O.; MALUF, M. P.; SILVAROLLA, M. B.; COLOMBO, C. A. Genetic diversity and structure of Ethiopian, Yemen and Brazilian *Coffea arabica* L. accessions using microsatellites markers. **Springer Science + Business Media**, v. 6, p. 1367-1379, 2007.

TALHINHAS, P.; BATISTA, D.; DINIZ, I.; VIEIRA, A.; SILVA, D. N.; LOUREIRO, A.; TAVARES, S.; PEREIRA, A. P.; AZINHEIRA, H. G.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; VÁRZEA, V.; SILVA, M. C. The coffee leaf rust pathogen *Hemileia vastatrix*: one and a half centuries around the tropics. **Molecular Plant Pathology**, v. 18, n. 8, p. 1039-1051, 2017.

VÁRZEA, V. M. P.; RODRIGUES JUNIOR, C. J.; SILVA, M. C. M. L.; GOUVEIA, M.; MARQUES, D. V.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; RIBEIRO, A. Resistência do cafeeiro a *Hemileia vastatrix*. *In*: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **O estado da arte de tecnologias na produção de café**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2002. p. 297-320.

VERMA, P. S.; AGARWAL, V. K. **Genetics**. 9th Edition. New Dehli: S. Chand Publishing, 2009. 1294 p.

YIRGA, M.; GEBRESELASSIE, W.; TESFAYE, A. Estimate of genetic variability components via quantitative traits in coffee (*Coffea arabica* L.) germplasm in Ethiopia. **Academic Research Journal of Agricultural Science and Research**, v. 8, n. 5, p. 492-504, 2020.

ZAMBOLIM, L. Current status and management of coffee leaf rust in Brazil. **Tropical Plant Pathology**, v. 41, p. 1-8, 2016.

ZAMBOLIM, L.; CAIXETA, E. T. An overview of physiological specialization of coffee leaf rust – new designation of pathotypes. **International Journal of Current Research**, v. 13, n. 1, p. 15564-15575, 2021.

4 ARTIGO B: ÍNDICE DE SELEÇÃO POR EFEITOS GENOTÍPICOS PREDITOS À RESISTÊNCIA PARA *Meloidogyne paranaensis* EM ACESSOS SILVESTRES DE CAFEEIROS ARÁBICA

4.1 RESUMO E ABSTRACT

Nematoides de *Meloidogyne paranaensis* são considerados um dos principais fatores limitantes do cultivo de *Coffea arabica*. Dada a escassez de cultivares e outras fontes conhecidas de resistência a *M. paranaensis*, a caracterização de germoplasmas silvestres de cafeeiros arábica é essencial à ampliação de recursos genéticos. No entanto, a maioria dos estudos sobre resistência a nematoides costuma ser baseada em resultados fenotípicos, os quais possuem efeitos residuais embutidos que comprometem a seleção genética. Nesse contexto, este estudo teve como objetivo identificar acessos silvestres com os maiores ganhos genotípicos preditos para resistência a *M. paranaensis*. Foram avaliados 54 acessos silvestres de *C. arabica*, além de duas cultivares utilizadas como testemunhas resistentes ('IPR 100' e 'IPR 106') e duas como suscetíveis ('Catuaí Vermelho IAC 99' e 'Mundo Novo IAC 376-4'). O experimento foi conduzido em casa de vegetação, em delineamento inteiramente casualizado, com dez repetições e uma planta por parcela. Os dados obtidos pelas variáveis de fator de reprodução (FR) e nematoides por grama de raiz (NEM.g⁻¹) foram analisados pela metodologia de modelos mistos - REML/BLUP para estimação de parâmetros genéticos e predição de valores genotípicos. Os resultados do BLUP foram padronizados em porcentagens de efeitos genotípicos (%g) e utilizados na aplicação de índice de seleção, a fim de complementar os resultados obtidos para FR e NEM.g⁻¹ para a identificação dos acessos mais resistentes. A variabilidade para resistência nos acessos foi confirmada por ambas as variáveis. No entanto, NEM.g⁻¹ apresentou magnitudes superiores aos parâmetros genéticos estimados, além de resultados mais criteriosos na predição de ganhos para resistência. No total, 40 acessos demonstraram diferentes níveis de resistência a *M. paranaensis*, representando a maioria dos genótipos avaliados. Contudo, o índice de seleção possibilitou a identificação de 10 acessos com maior nível de resistência a *M. paranaensis*, em resultados acurados e balanceados de FR e NEM.g⁻¹.

Palavras-chave: *Coffea arabica*; modelos mistos; REML/BLUP; nematoides.

4.2 INTRODUÇÃO

No desenvolvimento de cultivares de cafeeiros arábica (*Coffea arabica* L.), os programas de melhoramento são pautados no aumento da rentabilidade da cultura. Por isso, além do aumento da produtividade, quaisquer outras características que favoreçam a economicidade do sistema produtivo são bastante relevantes (Sera et al., 2022b). Um dos fatores primordiais à rentabilidade é a disponibilidade de cultivares resistentes a doenças (Pereira et al., 2022). Nesse sentido, é fundamental que o melhoramento de *C. arabica* atue com prioridade à resistência aos principais patógenos da cultura (Matiello et al., 2024).

Nematoides do gênero *Meloidogyne* são considerados como um dos principais fatores limitantes ao desenvolvimento e produtividade de cafeeiros (Campos; Villain, 2005; Hein; Gatzweiler, 2006; Salgado; Resende, 2010). As reduções de produtividade em cafeeiros são estimadas em, aproximadamente, 15% à nível mundial e 20% no Brasil (Fatobene et al., 2022). O controle genético é considerado o método mais eficiente, econômico e apropriado para nematoides (Roberts, 2002; Fatobene et al., 2022). Além de reduzir em, pelo menos, 90% das perdas de produtividade (Hein; Gatzweiler, 2006), o uso de cultivares resistentes pode possibilitar uma economia de 15% a 18% nos custos de produção (Pereira et al., 2022).

Contudo, a suscetibilidade em cafeeiros arábica é bastante comum para algumas espécies, como é o caso de *M. paranaensis* (Fatobene et al., 2017; Carvalho et al., 2022). Apenas quatro cultivares brasileiras apresentam resistência a *M. paranaensis*, sendo elas: ‘IPR 100’, ‘IPR 106’, ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ (Sera et al., 2017; Sera et al., 2020b; Salgado et al., 2022; Brasil, 2024). Para ‘IPR 100’ e ‘IPR 106’, a resistência se deve às introgressões de *C. liberica* e de *C. canephora*, respectivamente (Sera et al., 2020b; 2022b). Por outro lado, a *landrace* Amphylo é relatada como a responsável pela resistência de ‘MGS Guaiçara’ e ‘MGS Veredas’ (Peres et al., 2017; Salgado et al., 2022; Sera et al., 2022b).

Além de Amphylo, outros cafeeiros etíopes são relatados como importantes fontes de resistência a nematoides, tanto *landraces* como acessos silvestres (Anthony et al., 2003; Bertrand; Anthony, 2008; Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020). Sobretudo em acessos silvestres, Bouisseau (2009) sugere que a resistência a *M. paranaensis* é uma característica comum e amplamente distribuída. Por isso, a maioria dos acessos etíopes tende a ser caracterizada como altamente resistentes nos estudos de banco de germoplasma (Anzueto et al., 2001; Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020).

A exploração de acessos oriundos de centros de diversidade é considerada uma estratégia primordial à eficiência do melhoramento genético (Borém; Miranda; Fritsche-Neto,

2021). Sobretudo para os estudos de *C. arabica*, visto que 97,55% da base genética das cultivares é constituída de apenas sete genótipos ancestrais sendo, portanto, bastante estreita (Setotaw et al., 2013; Silva et al., 2019). Nesse contexto, as variantes silvestres favorecem o incremento e disponibilidade de variabilidade genética em potencial à exploração (Brozynska; Furtado; Henry, 2016; Davis et al., 2019; Borém; Miranda; Fritsche-Neto, 2021).

Sabe-se que diversos países têm explorado à alta variabilidade genética de *landraces* e acessos silvestres (Ram, 2005; Benti et al., 2020), principalmente à resistência à fatores bióticos (Alemayehu, 2017; Cui et al., 2020; Ariyoshi et al., 2022). No entanto, além da maioria dos estudos serem recentes para esses genótipos, poucos foram realizados para a resistência a *M. paranaensis* (Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020). Abordagens em estimativas de parâmetros genéticos e à predição de valores genotípicos à resistência a *Meloidogyne* spp. são ainda mais escassas.

Embora os estudos sejam comumente realizados em aspectos fenotípicos, o desdobramento de valores genotípicos é essencial ao contexto da seleção genética. Para tanto, Resende (2016) recomenda a metodologia de modelos mistos REML/BLUP (*Restricted Maximum Likelihood/Best Linear Unbiased Prediction*). Estimativas fidedignas, obtidas pelo procedimento REML, permitem tanto a compreensão acerca das propriedades genéticas quanto à predição de valores genotípicos pelo BLUP (Resende, 2004; 2016). Tal procedimento é apropriado, principalmente, às situações de desbalanceamento de dados, que podem ocorrer em experimentos com nematoides.

Pela metodologia REML/BLUP, são fornecidos subsídios para a predição dos ganhos com a seleção e a manutenção da variabilidade genética (Resende, 2016; Cruz; Carneiro; Regazzi, 2014). Além disso, os ganhos genéticos são maximizados nas predições, o que permite identificar os acessos com maiores níveis de resistência à exploração em programas de melhoramento (Resende, 2004; 2016). Nesse contexto, objetivou-se a identificação de acessos silvestres com maiores níveis de ganhos de efeitos genotípicos preditos à resistência a *M. paranaensis*.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

4.3.1 Material Genético

Para a realização do experimento, foram considerados 54 acessos silvestres de cafeeiros

arábica com origem etíope, derivados da coleta realizada pela Organização das Nações Unidas para Alimentação e Agricultura (FAO), em meados da década de 1960 (Meyer, 1968; Sera, 2001). Além dos acessos silvestres, ‘Catuai Vermelho IAC 99’ e ‘Mundo Novo IAC 376-4’ foram adotadas como testemunhas suscetíveis, enquanto ‘IPR 100’ e ‘IPR 106’ foram as testemunhas resistentes.

As sementes dos acessos foram coletadas do banco de germoplasma de *C. arabica* silvestres da Etiópia, presente no Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER (IDR-Paraná). A área está localizada na latitude de 23°21’37”S, longitude de 51°09’36”W, altitude de 585m e com temperatura média anual de 21,1°C. Atualmente, 130 acessos estão disponíveis e dispostos em delineamento de blocos ao acaso, com cinco repetições e uma planta por parcela, no espaçamento de 3,5 m x 2,5 m (Sera, 2001).

4.3.2 Condução e Instalação do Experimento

O experimento foi conduzido em casa de vegetação no IDR-Paraná, em Londrina, Paraná, Brasil (23°21’20.0”S 51°09’58.2”W), no período de 19 de março de 2020 a 05 agosto de 2020. Durante esse período, as médias de temperatura máxima e mínima foram, respectivamente, de 41°C e 21°C. O delineamento experimental adotado foi inteiramente casualizado, constituído por dez repetições com uma planta por parcela.

As mudas dos cafeeiros foram obtidas pela semeadura em germinadores de areia e transplantadas para tubetes, ao atingirem o estágio cotiledonar. Após o desenvolvimento completo de quatro a seis pares de folhas, as mudas foram transplantadas para copos de isopor, com capacidade de 945 mL. Cada um dos copos foi constituído por, aproximadamente, 800 mL de substrato (6:1, areia:solo) previamente esterilizado por calor seco a 160 °C, pelo período de 5 horas. As plantas foram fertilizadas com 3 g de Osmocote® Plus (15% N, 9% P₂O₅, 12% K₂O, 1% Mg, 2.3% S, 0.05% Cu, 0.45% Fe, 0.06% Mn, 0.02% Mo) e irrigadas diariamente, mantendo-as em capacidade de campo.

4.3.3 Obtenção, Quantificação e Inoculação dos Nematoides

A população de *M. paranaensis* foi originalmente obtida de raízes de café coletadas no município de Apucarana, no estado do Paraná. Essa população foi purificada a partir de uma única massa de ovos e identificada com base em fenótipos de α -esterase (Carneiro; Almeida; Quénéhervé, 2000; Carneiro; Almeida, 2001) como *M. paranaensis* II (Carneiro et al., 1996).

A população pura foi mantida em cafeeiros do grupo ‘Mundo Novo’ em casa de vegetação.

Para a obtenção do inóculo, os espécimes foram extraídos conforme Boneti e Ferraz (1981), cerca de 60 dias antes das inoculações e inoculados em tomateiros da cultivar Santa Clara, com a finalidade do aumento do número de indivíduos em menor tempo. Após 45 dias, os tomateiros foram processados pela metodologia de Boneti e Ferraz (1981), obtendo-se a solução de inóculo.

Em seguida, o número de exemplares por mililitro foi estimado sob microscópio óptico e com auxílio de lâmina de Peters, sendo ajustadas para concentração de 1.000 ovos e juvenis (J_2) por mL (P_i). Por fim, as inoculações de *M. paranaensis* foram realizadas no colo das mudas de cafeeiros, pela pipetagem de suspensão de 1 mL da solução.

4.3.4 Avaliações da Resistência para *M. paranaensis*

As avaliações foram realizadas aos 90 dias após a inoculação. As partes aéreas dos cafeeiros foram descartadas e os sistemas radiculares lavados em água corrente e pesados. Em seguida, conforme a metodologia de Boneti e Ferraz (1981), os ovos e J_2 foram extraídos e quantificados. A quantificação da população final (P_f) de *M. paranaensis* foi procedida com o auxílio de lâmina de Peters, sob microscópio óptico.

As informações coletadas foram utilizadas para a determinação da variável de fator de reprodução (FR) em cada parcela, por meio de $FR = P_f/P_i$. Os dados de P_f também foram utilizados à obtenção da variável de número de nematoides por grama de raízes (NEM.g⁻¹), baseado no peso do sistema radicular dos cafeeiros avaliados.

4.3.5 Análise Estatística e Índice de Seleção

Os componentes de variância foram estimados pelo REML e os valores genéticos foram preditos pelo BLUP, através do modelo linear misto implementado no *software* Selegen – REML/BLUP (Resende, 2016), descrito por:

$$y = Xu + Zg + e$$

em que y é o vetor dos dados fenotípicos; u é o escalar referente à média geral (assumidos como fixos) somados à média geral; g é o vetor dos efeitos genotípicos (assumidos como aleatórios), $g \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_g^2)$; e o e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios), $e \sim \text{NID}(0, \hat{\sigma}_e^2)$. $\hat{\sigma}_g^2$ e $\hat{\sigma}_e^2$ são, respectivamente, os componentes de variância genotípica e residual, enquanto as letras maiúsculas X e Z representam as matrizes de incidência para os referidos

efeitos.

A significância do efeito aleatório do genótipo foi testada via teste da razão de verossimilhanças (LRT), através da análise das deviances (ANADEV) entre os modelos com e sem o efeito de genótipom conforme o teste de qui-quadrado, considerando 1 grau de liberdade e nível de significância igual a 1% (Wilks, 1938).

As estimativas de variância fenotípica ($\hat{\sigma}_{phen}^2$); de herdabilidade no sentido amplo ao nível de indivíduos (h_g^2) e ao nível de média de genótipos (h_{mg}^2); e os coeficientes de variação genética (CV_g), de variação experimental (CV_e) e de variação relativa (CV_r), foram obtidos conforme Resende (2016), respectivamente por:

$$\begin{aligned}\hat{\sigma}_{phen}^2 &= \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2 \\ h_g^2 &= \hat{\sigma}_g^2 / \hat{\sigma}_{phen}^2 \\ h_{mg}^2 &= \hat{\sigma}_g^2 / [\hat{\sigma}_g^2 + (\hat{\sigma}_e^2 / r)] \\ CV_g &= \frac{\sqrt{\sigma_g^2}}{\mu} \\ CV_e &= \frac{\sqrt{\sigma_e^2}}{\mu} \\ CV_r &= \frac{CV_g}{CV_e}\end{aligned}$$

no qual, r é o número de repetições consideradas no delineamento experimental e μ é a média geral para cada uma das variáveis.

Em vista das diferentes escalas proporcionadas pelos efeitos genotípicos e seus respectivos valores genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹, os resultados do BLUP foram padronizados em números percentuais de contribuição dada pelo efeito genotípico. Assim, foram obtidas as porcentagens dos efeitos genotípicos preditos (%g) aos acessos, para cada uma das variáveis, por meio de:

$$\%g = (g_i / \mu)_j \times 100,$$

em que g_i é o efeito genotípico predito para o genótipo i à variável j ; e μ é a média geral dos genótipos para a variável j .

Por meio da razão entre o somatório de %g de cada variável pelo número de j variáveis consideradas, foram obtidos os valores para o índice de seleção baseado nos efeitos genotípicos médios (Ig_m):

$$Ig_m = \sum_{i=1}^j \%g_i / j$$

A adoção de Ig_m visou a identificação dos acessos com porcentagens que contribuíram para a redução simultânea dos valores genotípicos preditos para RF e NEM.g⁻¹ e sendo, portanto, os maiores ganhos para resistência. Assim, os valores de Ig_m foram utilizados para o ordenamento crescente dos acessos, a fim de identificar os maiores níveis de resistência a *M. paranaensis*.

4.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados do LRT foram significativos ao nível de 1% entre os modelos completos e os reduzidos aos efeitos genotípicos, tanto para FR quanto NEM.g⁻¹ (Tabela 1). Isso confirma a variabilidade genética existente entre os acessos silvestres etíopes à resistência a *M. paranaensis*, independente da variável utilizada para avaliação. Esse resultado era esperado, em vista da alta variabilidade genética para resistência à patógenos em cafeeiros etíopes (Alemayehu, 2017; Cui et al., 2020), sobretudo, à resistência aos nematoides de *Meloidogyne* spp. (Anthony et al., 2003; Bertrand; Anthony, 2008; Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020).

Tabela 1 - Deviances e teste da razão de verossimilhança (LRT) para as variáveis de fator de reprodução (FR) e nematoides por grama de raiz (NEM.g⁻¹) avaliadas em 54 acessos silvestres de *C. arabica* originários da Etiópia.

Efeitos	FR		NEM.g ⁻¹	
	Deviance	LRT	Deviance	LRT
Genotípico	3860,28	122,93**	1516,71	248,26**
Modelo completo	3737,35		1268,45	

* Resultados significativos (p<0.01), de acordo com o teste de chi-quadrado.

Os resultados do LRT também demonstram que as estimativas de parâmetros genéticos são diferentes de zero. Consequentemente, a proporção de variação genética pode ser quantificada por meio das estimativas de herdabilidade. Para a herdabilidade individual no sentido amplo (h_g^2), as estimativas para FR e NEM.g⁻¹ foram, respectivamente, de 0,40 e 0,58 (Tabela 2). Conforme Resende e Alves (2020), as estimativas possuem magnitudes moderada para FR ($0,15 < h_g^2 < 0,50$) e alta para NEM.g⁻¹ ($h_g^2 > 0,50$). Por outro lado, as estimativas de herdabilidade média no sentido amplo foram de alta magnitude, tanto para FR ($h_{mg}^2 = 0,84$)

quanto para NEM.g⁻¹ ($h_{mg}^2=0,92$), conforme Verma e Agarwal (2009) e Bourdon (2014).

Tabela 2 - Componentes de variância e parâmetros genéticos e não-genéticos estimados às variáveis de fator de reprodução (FR) e nematoides por grama de raiz (NEMg⁻¹), avaliadas em acessos silvestres de cafeeiros arábica etíopes.

Componentes de variância / Parâmetros genéticos	Variáveis	
	FR	NEM.g ⁻¹
$\hat{\sigma}_g^2$	576,34	5639,80
$\hat{\sigma}_e^2$	863,68	4059,55
$\hat{\sigma}_p^2$	1440,02	9699,35
h_g^2	0,40 (0,08)	0,58 (0,10)
h_{mg}^2	0,84	0,92
$CV_g(\%)$	47,02	75,45
$CV_e(\%)$	57,56	64,01
$CV_r(\%)$	0.82	1.18
μ	51,06	3147,67

σ_g^2 : variância genotípica; σ_e^2 : variância residual; σ_p^2 : variância fenotípica; h_g^2 : herdabilidade individual no sentido amplo; h_{mg}^2 : herdabilidade ao nível de média dos genótipos no sentido amplo, assumindo a sobrevivência completa; $CV_g(\%)$: coeficiente de variação genotípica; $CV_e(\%)$: coeficiente de variação residual; $CV_r(\%)$: coeficiente de variação relativa; μ : média geral. Valores entre parênteses são os desvios padrão de h_g^2 .

As estimativas de herdabilidade foram ligeiramente inferiores às obtidas por Fatobene et al. (2017) em acessos silvestres etíopes do germoplasma do IAC. Esses autores obtiveram estimativas de h_g^2 em 0,47 e 0,59, respectivamente para FR e NEM.g⁻¹. Além disso, para h_{mg}^2 , Fatobene et al. (2017) verificaram valores de 0,93 para FR e 0,95 para NEM.g⁻¹. Embora haja diferenças em termos numéricos, os resultados do presente estudo possuem magnitudes semelhantes aos de Fatobene et al. (2017), conforme a classificação de Resende e Alves (2020).

Estudos em populações provenientes de progênies em processo de melhoramento costumam apresentar valores inferiores aos obtidos no presente estudo. Sobretudo para a herdabilidade individual no sentido amplo, na qual os valores são de baixa magnitude ($h_g^2 < 0,15$) para o FR. Isso pode ser constatado pelas estimativas obtidas por Rezende et al. (2017) e Rezende et al. (2019), respectivamente em $h_g^2=0,05$ e $h_g^2=0,12$. Mesmo para a herdabilidade

média dos genótipos, a estimativa de Rezende et al. (2017) foi de $h_{mg}^2=0,29$, enquanto $h_{mg}^2=0,49$ foi obtido por Rezende et al. (2019) para FR.

Na identificação e classificação de resistência a *Meloidogyne* spp., resultados baseados em FR são os mais abordados (Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022). Com base em Oostenbrink (1966), os cafeeiros são classificados como resistentes e suscetíveis, respectivamente, por $FR < 1,0$ ou $FR \geq 1,0$. Contudo, diferentes autores sugerem que a garantia de precisão e interpretação para a caracterização de resistência deve ser abordada pela combinação de variáveis (Sera et al., 2006; Starr; Mercer, 2010; Matsuo et al., 2012; Holderbaum et al., 2020).

Em termos numéricos, a variável $NEM.g^{-1}$ tende a apresentar valores superiores às estimativas de FR. Isso pode ser evidenciado pelas estimativas de Rezende et al. (2017), os quais obtiveram: $h_g^2=0,16$ e $h_{mg}^2=0,60$ para $NEM.g^{-1}$. Semelhantemente, Rezende et al. (2019) verificaram $h_g^2=0,14$ e $h_{mg}^2=0,52$ para a mesma variável. Portanto, avaliações realizadas por meio de $NEM.g^{-1}$ permitem maior expressão da proporção de variância genotípica em comparação à FR. Além disso, em vista da variância residual ser um dos principais limitadores à magnitude de herdabilidade, é possível que $NEM.g^{-1}$ seja uma variável menos influenciada pelo ambiente.

Ao comparar os resultados do BLUP para as duas variáveis, verifica-se que as predições foram mais criteriosas para $NEM.g^{-1}$. Efeitos genotípicos com valores negativos foram verificados para 42 acessos para os resultados preditos para FR, enquanto 38 foram verificados para $NEM.g^{-1}$ (Tabela 3). Desse modo, ao comparar as variáveis FR e $NEM.g^{-1}$, o número de acessos com valores genotípicos inferiores à média foi superior para a primeira variável. Isso significa que os resultados preditos para $NEM.g^{-1}$ permitem filtrar os acessos que apresentam, de fato, os maiores níveis de resistência.

Tabela 3 – Índice de efeitos genotípicos médios (I_{gm}) para a resistência a *M. paranaensis*, com base na porcentagem dos efeitos genotípicos (%g) dos valores genotípicos (VG) preditos para o fator de reprodução (FR) e nematoides por grama de raiz ($NEM.g^{-1}$) em 54 acessos silvestres de *C. arabica*.

Acesso ⁽¹⁾	FR		$NEM.g^{-1}$		I_{gm} (%) ⁽²⁾
	VG	%g	VG	%g	

E209	35.88	-29.73	1574.00	-50.00	-39.86
E180	36.08	-29.33	1653.70	-47.46	-38.39
E514	36.13	-29.24	1599.80	-49.17	-39.21
E152	36.43	-28.65	1668.70	-46.99	-37.82
E283	36.31	-28.88	1671.20	-46.91	-37.89
E037	37.42	-26.72	1667.50	-47.03	-36.87
E409	37.93	-25.70	1677.80	-46.69	-36.20
E126	37.39	-26.76	1743.70	-44.60	-35.68
E130	37.69	-26.19	1742.10	-44.66	-35.42
E046	38.13	-25.32	1705.40	-45.82	-35.57
E201	37.20	-27.14	1868.20	-40.65	-33.90
E087	38.13	-25.32	1839.50	-41.56	-33.44
E025	38.72	-24.16	1769.60	-43.78	-33.97
E494	39.97	-21.72	1734.00	-44.91	-33.32
E030	38.27	-25.04	1894.60	-39.81	-32.42
E116	39.31	-23.00	1837.20	-41.63	-32.32
E221	38.31	-24.96	1884.30	-40.14	-32.55
E486	40.03	-21.59	1753.50	-44.29	-32.94
E179	38.31	-24.97	1901.50	-39.59	-32.28
E419	40.54	-20.61	1802.80	-42.72	-31.67
E080	39.99	-21.68	1900.30	-39.63	-30.66
E386	40.08	-21.50	1932.40	-38.61	-30.05
E467	39.71	-22.22	2207.70	-29.86	-26.04
E546	41.80	-18.12	1900.30	-39.63	-28.88
E254	40.89	-19.91	1940.50	-38.35	-29.13
E383	39.00	-23.62	2286.80	-27.35	-25.49
E183	40.10	-21.45	2125.10	-32.49	-26.97
E089	41.05	-19.60	2079.20	-33.95	-26.77
E516	41.85	-18.03	2008.10	-36.20	-27.12
E326	42.07	-17.61	2250.30	-28.51	-23.06
E511	42.02	-17.69	2255.80	-28.33	-23.01
E315	46.31	-9.30	2210.00	-29.79	-19.55
E457	46.71	-8.52	2214.50	-29.64	-19.08

E233	42.18	-17.39	2409.50	-23.45	-20.42
E081	44.17	-13.48	2391.10	-24.03	-18.76
E401	42.43	-16.90	2609.00	-17.11	-17.01
E047	47.03	-7.88	2344.10	-25.53	-16.70
E124	45.35	-11.17	2456.50	-21.96	-16.57
E118	48.18	-5.63	2760.40	-12.30	-8.96
E218	49.17	-3.70	2879.70	-8.51	-6.11
E370	47.51	-6.95	4199.70	33.42	13.24
E344	52.13	2.10	3627.40	15.24	8.67
E364	49.52	-3.01	4094.20	30.07	13.53
E332	57.25	12.13	5212.30	65.59	38.86
E404	75.32	47.52	4852.20	54.15	50.84
E213	77.51	51.82	5347.60	69.89	60.85
E018	85.43	67.32	5340.70	69.67	68.50
E333	73.43	43.82	6799.50	116.02	79.92
E268	81.08	58.80	6627.50	110.55	84.68
E017	94.42	84.94	6156.10	95.58	90.26
E022	95.45	86.96	8394.70	166.70	126.83
E267	113.33	121.97	7658.50	143.31	132.64
E041	114.29	123.85	10471.60	232.68	178.27
E389	122.10	139.15	11041.50	250.79	194.97
Média geral	51.06	-	3147.66	-	-

⁽¹⁾Acessos derivados de sementes coletadas em cafeeiros arábica silvestres presentes no banco de germoplasma de origem etíope do Instituto de Desenvolvimento Rural do Paraná – IAPAR-EMATER (IDR-Paraná); ⁽²⁾Ordenamento decrescente, conforme os resultados obtidos pelo índice de efeitos genotípicos médios (Ig_m).

O índice de efeitos genotípicos médios indicou que 40 acessos apresentam algum nível de resistência a *M. paranaensis*. Isso significa que, os efeitos genotípicos preditos para esses acessos propiciaram a redução dos valores genotípicos em FR e NEM.g⁻¹. Para Bouisseau et al. (2009), a resistência para *Meloidogyne paranaensis* é, possivelmente, uma comum característica comum e amplamente distribuída em acessos silvestres. Por esse motivo, a frequência de plantas resistentes é considerada alta (Anzueto et al., 2001).

Tanto para FR quanto NEM.g⁻¹, E209 foi o acesso que apresentou os ganhos mais elevados para a resistência a *M. paranaensis*. Os efeitos genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹

¹ propiciaram a redução em, respectivamente, 29,73% e 50,00% do valor genotípico de E209. Consequentemente, esse acesso também apresentou o maior nível de resistência com base no índice de efeitos genotípicos médios. Desse modo, os efeitos genotípicos médios para E209 propiciaram um nível de resistência de 39,86% em comparação à média dos genótipos.

Outros nove acessos também apresentaram resultados semelhantes aos verificados em E209, sendo eles: E180, E514, E152, E283, E037, E409, E126, E130 e E046. Para esses genótipos, a porcentagem dos efeitos genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹ propiciaram reduções em cerca de 35% aos seus respectivos valores genotípicos. Esses 10 acessos, portanto, foram os que apresentaram maiores níveis de resistência a *M. paranaensis* baseado na combinação de predições genotípicas para ambas as variáveis.

A resistência verificada em E209, E037 e E046 corrobora com outros relatos de estudos para *M. paranaensis* em cafeeiros etíopes (Fatobene et al., 2017; Holderbaum et al., 2020). Holderbaum et al. (2020) classificaram E209 como altamente resistente a *M. paranaensis*, baseado no desempenho apresentado em dois experimentos. No estudo de Fatobene et al. (2017), E046 foi um dos acessos com maiores níveis de resistência, mas apresentou progênies suscetíveis em segregação. Em contrapartida, além da resistência verificada para E037, não foram verificadas taxas significativas de segregantes (Fatobene et al., 2017).

Com relação a FR, deve-se salientar que E201 apresentou valor genotípico inferior aos preditos para E037, E409, E126, E130 e E046. Verifica-se também que, numericamente, o valor genotípico predito para E087 foi igual ao de E046 para FR. Contudo, os efeitos genotípicos preditos em NEM.g⁻¹ conduziram a redução de, respectivamente, 40,65% e 41,56% dos valores genotípicos de E201 e E087. Consequentemente, os ganhos genotípicos médios para a resistência foram inferiores aos verificados para E037, E409, E126, E130 e E046.

Do mesmo modo, E494 apresentou maior nível de resistência que E126 e E130, com base no valor genotípico predito para NEM.g⁻¹. O desempenho de E494 baseado em FR, porém, conduziu aos ganhos genotípicos médios à resistência em menor proporção. Os resultados verificados para E494, E201, E046, além de outros 27 acessos indicam um determinado nível de resistência a *M. paranaensis*, embora em menor escala. Entre esses acessos, E080, E233 e E546 são relatados como resistentes no estudo de Fatobene et al. (2017). Holderbaum et al. (2020) também caracterizaram E546 como um dos acessos com maiores níveis de resistência a *M. paranaensis*. Por outro lado, E486 e E047 foram classificados entre os mais suscetíveis no estudo de Fatobene et al. (2017).

Os efeitos genotípicos médios também indicaram o aumento dos valores genotípicos e, portanto, ao maior nível de suscetibilidade para 14 acessos. No entanto, é válido destacar que

os efeitos genotípicos preditos para FR em E370 e E364 assumiram valores negativos. Mesmo que esses acessos possam apresentar um determinado nível de redução de FR, a proporção dos resultados de NEM.g^{-1} conduziram ao aumento dos efeitos genotípicos médios. Por isso, é possível que os acessos E332, E404, E213, E018, E333, E268, E017, E022, E267, E041 e E389 sejam mais suscetíveis do que E370 e E364.

E022 também foi verificado por Fatobene et al. (2017) como um dos cafeeiros mais suscetíveis, entre os 20 acessos do banco de germoplasma silvestre do IAC. Além disso, os autores relatam que algumas plantas de E022 apresentaram valores fenotípicos superiores ao controle suscetível, tanto para FR quanto NEM.g^{-1} . Em contrapartida, no estudo de Holderbaum et al. (2020), E333 foi classificado como altamente resistente a *M. paranaensis* com base em resultados de dois experimentos.

Geralmente, as classificações de resistência a *Meloidogyne* spp. são abordadas por meio de valores fenotípicos de FR e NEM.g^{-1} (Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022). Porém, em vista do efeito residual embutido aos valores fenotípicos, a priorização de resultados acerca dos efeitos genotípicos é uma tarefa essencial aos estudos em cafeeiros. Além disso, Cruz (2005) destaca que, apesar de cada indivíduo expressar um valor fenotípico, o verdadeiro potencial é dado pelo seu valor genotípico. Assim, comparações entre indivíduos podem ser estabelecidas com base na superioridade genética (Cruz, 2005).

Na predição de valores genotípicos, a abordagem do BLUP favorece a seleção genética ao invés da fenotípica, ao maximizar os efeitos genotípicos preditos (Resende, 2004; 2007; 2016). Também são eliminados os efeitos residuais embutidos nos valores fenotípicos, por minimizar os erros de predição (Resende, 2002a; 2004). Entretanto, o efeito *shrinkage* conduz as predições em direção à média geral da população (Resende; Duarte, 2007). Por isso, os valores genotípicos tendem a assumir valores relativamente altos, o que impede a caracterização conforme Oostenbrink (1966).

Desse modo, a aplicação do índice de seleção baseado em efeitos genotípicos médios possibilita a obtenção de resultados acurados e balanceados às diferentes variáveis. Além disso, é possível identificar maior complementariedade entre as variáveis FR e NEM.g^{-1} , o que é recomendado por diferentes autores (Boisseau et al., 2009; Matsuo et al., 2012; Fatobene et al., 2022). Porém, assim como relatado para os acessos mais suscetíveis, é ideal que os resultados para cada variável também sejam interpretados individualmente.

A identificação de fontes de resistência é o ponto de partida para o melhoramento, por permitir que novos recursos genéticos podem ser explorados (Roberts, 2002; Boisseau et al.,

2009; Fatobene et al., 2022). Assim, a ampliação da base genética de *C. arabica* à resistência para *M. paranaensis* pode ser favorecida pelos 40 acessos identificados. Sobretudo, por E209, E180, E514, E152, E283, E037, E409, E126, E130 e E046, os quais apresentaram os maiores níveis de resistência. Novos estudos para esses acessos também devem ser realizados para outras características de interesse ao melhoramento. Assim, a exploração desses materiais pode ser conduzida para diferentes finalidades.

4.5 CONCLUSÃO

A elevada variabilidade genética para resistência a *M. paranaensis* nos acessos silvestres de *C. arabica* foi confirmada tanto por FR quanto por NEM.g⁻¹, sendo que esta última variável apresentou magnitudes superiores e maior precisão na diferenciação dos acessos. A complementação de resultados acurados e balanceados para FR e NEM.g⁻¹ foi viabilizada pelo índice de seleção baseado na porcentagem de efeitos genotípicos médios.

Os acessos E209, E180, E514, E152, E283, E037, E409, E126, E130 e E046 destacaram-se com os maiores níveis de resistência, conforme os efeitos genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹. Além disso, os resultados do índice de seleção demonstraram que outros 40 acessos apresentam algum grau de resistência a *M. paranaensis*, porém, em menor nível.

4.6 REFERÊNCIAS (ARTIGO B)

ALEMAYEHU, D. Review on genetic diversity of coffee (*Coffea arabica* L.) in Ethiopia. **International Journal of Forestry and Horticulture**, v. 3, n. 2, p. 18-27, 2017.

ANTHONY, F.; TOPART, P.; ASTORGA, C.; ANZUETO, F.; BERTRAND, B. La resistencia genética de *Coffea* spp. a *Meloidogyne paranaensis*: identificación y utilización para la caficultura latinoamericana. **Manejo Integrado de Plagas y Agroecología**, v. 67, p. 5-12, 2003.

ANZUETO, F.; BERTRAND, B.; SARAH, J. L.; ESKES, A. B.; DECAZY, B. Resistance to *Meloidogyne incognita* in Ethiopian *Coffea arabica* accessions. **Euphytica**, v. 118, p. 1-8, 2001.

ARIYOSHI C.; SANT'ANA, G. C.; FELICIO, M. S.; SERA, G. H.; NOGUEIRA, L. M.; RODRIGUES, L. M. R.; FERREIRA, R. V.; Da SILVA, B. S. R.; RESENDE, M. L. V.; DESTÉFANO, S. A. L.; DOMINGUES, D. S.; PEREIRA, L. F. P. Genome-wide association study for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *garcae* in *Coffea arabica*. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1-20, 2022.

BENTI, T.; GEBRE, E.; TESFAYE, K.; BERECHA, G.; LASHERMES, P.; KYALLO, M.; YAO, N. K. Genetic diversity among commercial arabica coffee (*Coffea arabica* L.) varieties

in Ethiopia using simple sequence repeat markers. **Journal of Crop Improvement**, v. 35, n. 2, p. 147-168, 2021.

BERTRAND, B.; ANTHONY, F. Genetics of resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) and breeding. In: SOUZA, R. M. (Ed.). **Plant-parasitic nematodes of coffee**. Dordrecht: Springer Science + Business Media B. V., 2008. p. 165-190.

BOISSEAU, M.; ARIBI, J.; SOUSA, F. R.; CARNEIRO, R. M. D. G.; ANTHONY, F. Resistance to *Meloidogyne paranaensis* in wild *Coffea arabica*. **Tropical Plant Pathology**, v. 34, n. 1, p. 38-41, 2009.

BONETTI, J. I.; FERRAZ, S. Modificações no método de Hussey & Barker para extração de ovos de *Meloidogyne exigua* em raízes de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 6, p. 533, 1981.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V.; FRITSCHÉ-NETO, R. **Melhoramento de plantas**. 8ª Edição, São Paulo: Oficina de Textos, 2021. 384 p.

BOURDON, R. M. **Understanding animal breeding**. 2nd Edition, London: Pearson Education Limited, 2014. 513 p.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Registro Nacional de Cultivares – RNC**. Acesso em: 02 ago. 2024. Disponível em: http://sistemas.agricultura.gov.br/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php, 2024.

BROZYNSKA, M.; FURTADO, A.; HENRY, R. J. Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. **Plant Biotechnology Journal**, v. 14, p. 1070-1085, 2016.

CAMPOS, V. P.; VILLAIN, L. Nematode parasites of coffee and cocoa. In: LUC, M.; SIKORA, R. A.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture**. 2nd edition, Wallingford: CAB International, 2005. p. 529-579.

CARNEIRO, R. M. D. G.; ALMEIDA, M. R. A. Técnica de eletroforese usada no estudo de enzimas dos nematoides de galhas para a identificação de espécies. **Nematologia Brasileira**, v. 25, p. 35-44, 2001.

CARNEIRO, R. M. D. G.; ALMEIRA, M. R.; QUÉNÉHERVÉ, P. Enzyme phenotypes of *Meloidogyne* spp. populations. **Nematology**, v. 2, p. 645-654, 2000.

CARNEIRO, R. M. D. G.; CARNEIRO, R. G.; ABRANTES, I. M. O.; SANTOS, M. S. N. A.; ALMEIDA, M. R. A. *Meloidogyne paranaensis* n. sp. (Nemata: Meloidogynidae), a root-knot nematode parasitizing coffee in Brazil. **Journal of Nematology**, v. 28, p. 177-189, 1996.

CARVALHO, C. H. S.; BARTELEGA, L.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; ALMEIDA, S. R.; SANTINATO, F.; HOTZ, A. L. **Catálogo de cultivares de café arábica**. Brasília, DF: Embrapa Café, 2022. 115 p.

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

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**: volume 2. 3ª Edição, Viçosa: Ed. UFV, 2014. 668 p.

CUI, L.; HANIKA, K.; VISSER, R. G. F.; BAI, Y. Improving pathogen resistance by exploiting plant susceptibility genes in coffee (*Coffea* spp.). **Agronomy**, v. 10, n. 12, p. 1928-1948, 2020.

DAVIS, A. P.; CHADBUM, H.; MOAT, J.; O'SULLIVAN, R.; HARGREAVES, S.; LUGHADHA, E. N. High extinction risk for wild coffee species and implications for coffee sector sustainability. **Science Advances**, v. 5, n. 1, 2019.

FATOBENE, B. J. D. R.; ANDRADE, V. T.; ALOISE, G. S.; SILVAROLLA, M. B.; GONCALVES, W.; GUERREIRO FILHO, O. Wild *Coffea arabica* resistant to *Meloidogyne paranaensis* and genetic parameters for resistance. **Euphytica**, v. 213, n. 196, p. 1-9, 2017.

FATOBENE, B. J. R.; OLIVEIRA, C. M. G.; ROSA, J. M. O.; TOMAZINI, M. D.; CAIXETA-VASCONCELOS, L. B.; GUERREIRO FILHO, O. Manejo de nematoides parasitos do cafeeiro. In: POZZA, E. A.; SANTINATO, F.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; GUERREIRO FILHO, O.; SANTINATO, R.; SILVA, R. P.; BENVENGA, S. R. **A moderna cafeicultura brasileira: tecnologias que afetam a produtividade**. Jaboticabal: Funep, 2022. p. 525-544.

HEIN, L.; GATZWEILER, F. The economic value of coffee (*Coffea arabica*) genetic resources. **Ecological Economics**, v. 60, n. 1, p. 176-185, 2006.

HOLDERBAUM, M. M.; ITO, D. S.; SANTIAGO, D. C.; SHIGUEOKA, L. H.; FERNANDES, L. E.; SERA, G. H. Arabica coffee accessions originated from Ethiopia with resistance to nematode *Meloidogyne paranaensis*. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 8, p. 1209-1213, 2020.

MATSUO, E.; FERREIRA, P. A.; SEDIYAMA, T.; FERRAZ, S.; BORÉM, A.; FRITSCHENETO, R. Melhoramento para resistência a nematoides. In: FRITSCHENETO, R.; BORÉM, A. (Eds.). **Melhoramento de plantas para condições de estresses bióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema Gráfica e Editora, 2012. p. 121-151.

OOSTENBRINK, M. Major characteristic of the relation between nematodes and plants. **Mededlingen voor Landlb Hoogeschool Wageningen**, v. 66, p. 3-46, 1966.

PEREIRA, C. T. M.; SERA, G. H.; SERA, T.; SHIGUEOKA, L. H.; CARDUCCI, F. C.; SILVA, J. B. G. D.; TELLES, T. S. Arabica coffee yields and profitability improved by reducing the spacing within the rows. **Agronomy Journal**, v. 114, p. 1220-1228, 2022.

PERES, A. C. J.; SALGADO, S. M. L.; CORREA, V. R.; SANTOS, M. F. A.; MATTOS, V. S.; MONTEIRO, J. M. S.; CARNEIRO, R. M. D. G. Resistance of *Coffea arabica* genotypes against *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita* under controlled and field condition. **Nematology**, v. 19, p. 617-626, 2017.

RAM, A. S. Quality improvement in Arabica coffee: Relevance of Ethiopian germplasm. **Journal of Coffee Research**, v. 33, v. 1 e 2, p. 15-33, 2005.

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

RESENDE, M. D. V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. 57 p.

RESENDE, M. D. V. **Software SELEGEN-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção**

genética computadorizada via modelos lineares mistos. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359 p.

RESENDE, M. D. V. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 16, n. 4, p. 330-339, 2016.

RESENDE, M. D. V.; ALVES, R. S. Linear, generalized, hierarchical, bayesian and random regression mixed models in genetics/genomics in plant breeding. **Scientific Journal**, v. 2, n. 2, p. 1-31, 2020.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.

REZENDE, R. M.; ANDRADE, V. T.; SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C.; MENEZES, J. O.; CARVALHO, G. R. Genetic gain in the resistance of Arabica coffee progenies to root-knot nematode. **Crop Science**, v. 57, p. 1355-1362, 2017.

REZENDE, R. M.; ANDRADE, V. T.; SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C.; NETO, T. G. C.; CARVALHO, G. R. Arabica coffee progenies with multiple resistant to root-knot nematodes. **Euphytica**, v. 215, n. 62, p. 1-9, 2019.

ROBERTS, P. A. Concepts and consequences of resistance. *In*: STARR, J. L.; COOK, R.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant resistance to parasitic nematodes**. CAB International, 2002. p. 23-41.

SALGADO, S. M. L.; FATOBENE, B. J. R.; PEREIRA, A. A.; REZENDE-ABRAHÃO, J. C.; BOTELHO, C. E.; CARVALHO, G. R.; OLIVEIRA, A. C. B.; FERREIRA, A. D.; FIGUEIREDO, V. C.; VILELA, D. J. M.; Da LUZ, S. R. O. T.; ANDRADE, V. T. MGS Guaiçara and MGS Vereda: *Coffea arabica* cultivars resistant to the root-knot nematode *Meloidogyne paranaensis*. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 23, n. 3, p. 1-4, 2022.

SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C. Manejo de fitonematóides em cafeeiro. *In*: REIS, P. R.; CUNHA, R. L. **Café arábica: do plantio à colheita**. Lavras: EPAMIG, v. 1, 2010. p. 757-804.

SCHOLZ, M. B. S.; KITZBERGER, C. S. G.; PAGIATTO, N. F.; PEREIRA, L. F. P.; DAVRIEUX, F.; POT, D.; CHARMETANT, P.; LEROY, T. Chemical composition in wild ethiopian Arabica coffee accessions. **Euphytica**, v. 209, p. 429-438, 2016.

SERA, G. H.; MACHADO, A. C. Z.; ITO, D. S.; SHIGUEOKA, L. H.; SILVA, S. A.; SERA, T. IPR 106: new Arabica coffee cultivar, resistant to some *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita* nematode populations of Paraná. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 20, n. 3, p. 1-6, 2020b.

SERA, G. H.; SERA, T.; AZEVEDO, J. A.; Da MATA, J. S.; RIBEIRO FILHO, C.; DOI, D. S.; ITO, D. S.; FONSECA, I. C. B. Porta-enxertos de café robusta resistentes aos nematoides *Meloidogyne paranaensis* e *M. incognita* raças 1 e 2. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 27, n. 2, p. 171-184, 2006.

SERA, G. H.; SERA, T.; MARIUCCI JUNIOR, V.; SHIGUEOKA, L. H. Cultivares de café arábica: origem, características e recomendações para alta rentabilidade. *In*: POZZA, E. A.;

SANTINATO, F.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; GUERREIRO FILHO, O.; SANTINATO, R.; SILVA, R. P.; BENVENGA, S. R. **A moderna cafeicultura brasileira: tecnologias que afetam a produtividade**. Jaboticabal: Funep, 2022b. p. 149-179.

SERA, T. Coffee genetic breeding at IAPAR. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, n. 2, p. 179-199, 2001.

SERA, T.; SERA, G. H.; FAZUOLI, L. C.; MACHADO, A. C. Z.; ITO, D. S.; SHIGUEOKA, L. H.; SILVA, S. A. IPR 100 – Rustic dwarf Arabica coffee cultivar with resistance to nematodes *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita*. **Crop Breeding Applied Biotechnology**, v. 17, n. 2, p. 175-179, 2017.

SETOTAW, T. A.; CAIXETA, E. T.; PEREIRA, A. A.; OLIVEIRA, A. C. B.; CRUZ, C. D.; ZAMBOLIM, E. M.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N. S. Coefficient of parentage in *Coffea arabica* L. cultivars grown in Brazil. **Crop Science**, v. 53, p. 1237-1247, 2013.

SILVA, B. S. R.; SANT'ANA, G. C.; CHAVES, C. L.; ANDROCIOLI, L. G.; FERREIRA, R. V.; SERA, G. H.; CHARMETANT, P.; LEROY, T.; POT, D.; DOMINGUES, D. S.; PEREIRA, L. F. P. Population structure and genetic relationships between Ethiopian and Brazilian *Coffea arabica* genotypes revealed by SSR markers. **Genetica**, v. 147, p. 205-216, 2019.

SILVESTRINI, M.; JUNQUEIRA, M. G.; FAVARIN, A. C.; GUERREIRO-FILHO, O.; MALUF, M. P.; SILVAROLLA, M. B.; COLOMBO, C. A. Genetic diversity and structure of Ethiopian, Yemen and Brazilian *Coffea arabica* L. accessions using microsatellites markers. **Springer Science + Business Media**, v. 6, p. 1367-1379, 2007.

STARR, J. L.; MERCER, C. F. Development of resistance varieties. *In*: PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. L. (Eds.). **Root-knot nematodes**. Wallingford: CAB International, 2010. p. 326-337.

VERMA, P. S.; AGARWAL, V. K. **Genetics**. 9th Edition. New Dehli: S. Chand Publishing, 2009. 1294 p.

5 CONCLUSÃO GERAL

A alta diversidade na resistência à ferrugem e a *Meloidogyne paranaensis* entre os acessos silvestres etíopes foi confirmada pela elevada herdabilidade ao nível de médias, estimada para todas as variáveis analisadas. Além disso, variações entre acessos de diferentes parcelas também foram observadas nas avaliações de severidade da ferrugem alaranjada (SFA). No entanto, ao considerar a herdabilidade ao nível de indivíduos, apenas a variável de nematoides por grama de raiz (NEM.g⁻¹) apresentou alta magnitude, enquanto SFA e o fator de reprodução (FR) foram classificadas como moderadas.

Os maiores níveis de resistência à ferrugem foram encontrados em 14 dos 117 acessos avaliados para SFA, sendo os únicos com valores genotípicos inferiores a 3,00. Entre eles, E552, E419 e E115 são originários das zonas de Bench Sheko, Keffa e East Gojjam, respectivamente, enquanto E201, E450, E442, E428, E221 e E196 são provenientes de Sheka. Já os acessos E030, E386, E046, E486 e E061 têm origem em Jimma.

Dos 54 acessos avaliados quanto à resistência a *M. paranaensis*, 10 apresentaram os maiores ganhos à redução nos valores genotípicos preditos para FR e NEM.g⁻¹ simultaneamente. A complementariedade dessas variáveis foi obtida por meio do índice de seleção baseado na porcentagem de efeitos genotípicos médios, permitindo a identificação dos acessos E209, E180, E514, E152, E283, E037, E409, E126, E130 e E046 como os mais resistentes. Notavelmente, o acesso E046 foi o único classificado entre os mais resistentes para ambas as doenças.

REFERÊNCIAS GERAIS

- ABEYWARDENA, V. An application of principal component analysis in genetics. **Journal of Genetics**, Sadashivanagar, v. 61, p. 27-51, 1972.
- ADEJUMO, T. O. Crop protection strategies for major diseases of cocoa, coffee and cashew in Nigeria. **African Journal of Biotechnology**, v. 4, n. 2, p. 143-150, 2005.
- AGRIOS, G. N. **Plant pathology**. 5th Ed. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005, 922 p.
- ALEMAYEHU, D. Review on genetic diversity of coffee (*Coffea arabica* L.) in Ethiopia. **International Journal of Forestry and Horticulture**, v. 3, n. 2, p. 18-27, 2017.
- ALEMEYEHU, D. Estimation of genetic component and heritability for quantitative traits in Amaro coffee (*Coffea arabica* L.) landrace at Awada, Southern Ethiopia. **International Journal of Research Studies in Science, Engineering and Technology**, v. 6, n. 11, p. 1-9, 2019.
- ALI, M. H.; SEYOUM, H. Ethiopia. In: HERB, G. H.; KAPLAN, D. H. (Eds.). **Nations and nationalism: a global historical overview**, vol. 2, 1880-1945. Santa Bárbara, California: ABC-CLIO, 2008. p. 736-746.
- ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético de plantas**. São Paulo: Editora Edgard Blücher LTDA, 1971. 382 p.
- ALMEIDA, D. P.; CASTRO, I. S. L.; MENDES, T. A. O.; ALVES, D. R.; BARKA, G. D.; BARREIROS, P. R. R. M.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N. S.; CAIXETA, E. T. Receptor-like kinase (RLK) as a candidate gene conferring resistance to *Hemileia vastatrix* in coffee. **Scientia Agricola**, v. 78, n. 6, p. 1-9, 2021.
- ALPIZAR, E.; ETIENNE, H.; BERTRAND, B. Intermediate resistance to *Meloidogyne exigua* root-knot nematode in *Coffea arabica*. **Crop Protection**, v. 26, p. 903-910, 2007.
- ALVARADO, G. A. Evolution of *Hemileia vastatrix* virulence in Colombia. In: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 99-115.
- ALVARADO, G. A.; MORENO, L. G. R. Cambio de la virulência de *Hemileia vastatrix* em progenies de Caturra x Híbrido de Timor. **Cenicafé**, v. 56, n. 2, p. 110-126, 2005.
- ANDRADE, V. T.; GONÇALVES, F. M. A.; NUNES, J. A. R.; BOTELHO, C. E. Statistical modeling implications for coffee progenies selection. **Euphytica**, v. 207, p. 177-189, 2016.
- ANDREAZI, E.; SERA, G. H.; FARIA, R. T.; SERA, T.; FONSECA, I. C. B.; MACHADO, A. C. Z.; SHIGUEOKA, L. H.; CARVALHO, F. G.; CARDUCCI, F. C. Behavior of 'IPR 100' and 'Apoatã IAC 2258' coffee cultivars under different infestation levels of *Meloidogyne paranaensis* inoculum. **Australian Journal of Crop Science**, v. 9, n. 11, p. 1069-1074, 2015.
- ANTHONY, F.; BERTRAND, B.; QUIROS, O.; WILCHES, A.; LASHERMES, P.; BERTHAUD, J.; CHARRIER, A. Genetic diversity of wild coffee (*Coffea arabica* L.) using molecular markers. **Euphytica**, v. 118, n. 1, p. 53-65, 2001.

ANTHONY, F.; TOPART, P.; ASTORGA, C.; ANZUETO, F.; BERTRAND, B. La resistencia genética de *Coffea* spp. a *Meloidogyne paranaensis*: identificación y utilización para la caficultura latinoamericana. **Manejo Integrado de Plagas y Agroecología**, v. 67, p. 5-12, 2003.

ANZUETO, F.; BERTRAND, B.; SARAH, J. L.; ESKES, A. B.; DECAZY, B. Resistance to *Meloidogyne incognita* in Ethiopian *Coffea arabica* accessions. **Euphytica**, v. 118, p. 1-8, 2001.

ARIYOSHI C.; SANT'ANA, G. C.; FELICIO, M. S.; SERA, G. H.; NOGUEIRA, L. M.; RODRIGUES, L. M. R.; FERREIRA, R. V.; Da SILVA, B. S. R.; RESENDE, M. L. V.; DESTÉFANO, S. A. L.; DOMINGUES, D. S.; PEREIRA, L. F. P. Genome-wide association study for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. garcae in *Coffea arabica*. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 1-20, 2022.

ASHKANI, S.; RAFII, M. Y.; SHABANIMOFRAD, M.; MIAH, G.; SAHEBI, M.; AZIZI, P.; TANWEER, F. A.; AKHTAR, M. F.; NASEHI, A. Molecular breeding strategy and challenges towards improvement of blast disease resistance in rice crop. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 886, 2015.

AVELINO, J.; CRISTANCHO, M.; GEORGIU, S.; IMBACH, P.; AGUILAR, L.; BORNEMANN, G.; LÄDERACH, P.; ANZUETO, F.; HRUSKA, A. J.; MORALES, C. The coffee rust crises in Colombia and Central America (2008-2013): impacts, plausible causes and proposed solutions. **Food Security**, v. 7, n. 2, p. 303-321, 2015.

AVELINO, J.; ZELAYA, H.; MERLO, A.; PIÑEDA, A.; ORDOÑEZ, M.; SAVARY, S. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. **Ecological Modelling**, v. 197, p. 431-447, 2006.

AYENEW, M. Decentralization in Ethiopia: Two case studies on devolution of power and responsibilities to local government authorities. In: ZEWDE, B.; PAUSEWANG, S. (Eds.). **Ethiopia: the challenge of democracy from below**. Stockholm: Nordiska Afrikainstitutet, 2002. p. 130-146.

BARKA, G. D.; CAIXETA, E. T.; FERREIRA, S. S.; ZAMBOLIM, L. In silico guided structural and functional analysis of genes with potential involvement in resistance to coffee leaf rust: a functional marker based approach. **PLoS ONE**, v. 15, n. 7, p. 1-22, 2020.

BARKER, K. R. Resistance/Tolerance and related concepts/terminology in plant nematology. **Plant Disease**, v. 77, n. 2, p. 111-113, 1993.

BARKER, K. R.; MELTON, T. A. Comparative host sensitivity and efficiency of selected tobacco cultivars to *Meloidogyne* species and populations. *Tobacco Science*, v. 34, p. 44-49, 1990.

BATISTA, R. O.; CAIXETA, E. T.; ALMEIDA, D. P.; SILVA, L. C.; NICOLI, A. Resistência genética e melhoramento de plantas à doenças. In: RIOS, J. A.; ALMEIDA, L. C.; SOUZA, E. B. **Resistência de plantas à patógenos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco (UFRPE), 2021. p. 46-69.

BENTI, T.; GEBRE, E.; TESFAYE, K.; BERECHA, G.; LASHERMES, P.; KYALLO, M.; YAO, N. K. Genetic diversity among commercial arabica coffee (*Coffea arabica* L.) varieties

in Ethiopia using simple sequence repeat markers. **Journal of Crop Improvement**, v. 35, n. 2, p. 147-168, 2021.

BERGAMIN FILHO, A.; AMORIM, L.; WILLOCQUET, L.; SAVARY, S. Epidemiologia de doenças de plantas. *In*: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia**, 5ª edição, Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018. p. 71-84.

BERGAMIN FILHO; A.; AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M. Importância das doenças de plantas. *In*: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos**, Volume 1, 5ª Edição. Ouro Fino, MG: Editora Agronômica Ceres Ltda, 2018. p. 15-25.

BERTRAND, B.; ANTHONY, F. Genetics of resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) and breeding. *In*: SOUZA, R. M. (Ed.). **Plant-parasitic nematodes of coffee**. Dordrecht: Springer Science + Business Media B. V., 2008. p. 165-190.

BERTRAND, B.; ANTHONY, F.; LASHERMES, P. Breeding for resistance to *Meloidogyne exigua* in *Coffea arabica* by introgression of resistance genes of *Coffea canephora*. **Plant Pathology**, v. 50, p. 637-643, 2001.

BERTRAND, B.; GUYOT, B.; ANTHONY, F.; LASHERMES, P. Impact of the *Coffea canephora* gene introgression on beverage quality of *C. arabica*. **Theory Applied Genetics**, v. 107, p. 387-394, 2003.

BERTRAND, B.; VAAST, P.; ALPIZAR, E.; ETIENNE, H.; DAVRIEUX, F.; CHARMETANT, P. Comparison of bean biochemical composition and beverage quality of Arabica hybrids involving Sudanese-Ethiopian origins with traditional varieties at various elevations in Central America. **Tree physiology**, v. 26, n. 9, p. 1239-1248, 2006.

BETTENCOURT, A. J. Melhoramento genético do cafeeiro: Transferência de fatores de resistência a *Hemileia vastatrix* Berk. and Br. para as principais cultivares de *Coffea arabica* L.. 1981. **Tese** (Doutorado) – Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa, Lisboa, 1981.

BETTENCOURT, A. J.; CARVALHO, A. Melhoramento visando a resistência do cafeeiro à ferrugem. **Bragantia**, v. 27, n. 4, p. 35-68, 1968.

BETTENCOURT, A. J.; RODRIGUES JUNIOR, C. J. Principles and practice of coffee breeding for resistance to rust and other diseases. *In*: CLARKE, R. J.; MACRAE, R. (Eds.). **Coffee**. London: Elsevier Applied Science, v. 4, 1988, p. 199-234.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. 2nd Edition, Woodbury: Stemma Press, 2010. 390 p.

BIFFEN, R. H. Mendel's law of inheritance and wheat breeding. **Journal of Agricultural Science**, v. 1, p. 4-8, 1905.

BOISSEAU, M.; ARIBI, J.; SOUSA, F. R.; CARNEIRO, R. M. D. G.; ANTHONY, F. Resistance to *Meloidogyne paranaensis* in wild *Coffea arabica*. **Tropical Plant Pathology**, v. 34, n. 1, p. 38-41, 2009.

BONETTI, J. I.; FERRAZ, S. Modificações no método de Hussey & Barker para extração de

ovos de *Meloidogyne exigua* em raízes de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 6, p. 533, 1981.

BONOMO, P.; CRUZ, C. D.; VIANA, J. M. S.; PEREIRA, A. A.; OLIVEIRA, V. R.; CARNEIRO, P. C. S. Seleção antecipada de progênies de café descendentes de “Híbrido de Timor” x “Catuaí Amarelo” e “Catuaí Vermelho”. **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 26, n. 1, p. 91-96, 2004.

BORÉM, A.; FRITSCHÉ-NETO, R. Os desafios bióticos do melhoramento de plantas para alimentar o mundo. *In*: BORÉM, A.; FRITSCHÉ-NETO, R. (Eds.). **Melhoramento de plantas para condições de estresses bióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2012. p. 9-24.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V.; FRITSCHÉ-NETO, R. **Melhoramento de plantas**. 8ª Edição, São Paulo: Oficina de Textos, 2021. 384 p.

BORÉM, F. M. Anatomia e composição química do fruto do cafeeiro. *In*: BORÉM, F. M. (Ed.). **Tecnologia pós-colheita e qualidade de cafés especiais**. Lavras: Editora UFLA, 2023. p. 13-44.

BORÉM, F. M.; ALVES, H. M. R.; RABELO, M. H. S.; ALVES, A. P. C.; GIOMO, G. S.; VOLPATO, M. M. L. Fatores que afetam a produção de cafés especiais. *In*: BORÉM, F. M. (Ed.). **Tecnologia pós-colheita e qualidade de cafés especiais**. Lavras: Editora UFLA, 2023. p. 261-327.

BOS, I.; CALIGARI, P. D. S. **Selection methods in plant breeding**. 2nd Edition, Dordrecht: Springer, 2008. 461 p.

BOURDON, R. M. **Understanding animal breeding**. 2nd Edition, London: Pearson Education Limited, 2014. 513 p.

BOTELHO, C. E.; REZENDE-ABRAHÃO, J. C.; PEREIRA, A. A.; OLIVEIRA, A. C. B.; CARVALHO, G. R.; FERREIRA, A. D. MGS Aranãs: the new Arabica coffee cultivar developed by Epamig with wide adaptation. **Coffee Science**, v. 16, p. 1-4, 2021.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Registro Nacional de Cultivares – RNC: Informes**. Comunicados: Listagem dos materiais registrados até 2006. Acesso em: 15 set. 2022. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/semntes-e-mudas/registro-nacional-de-cultivares-2013-rnc-1/informes>, 2022.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Registro Nacional de Cultivares – RNC**. Acesso em: 02 ago. 2024. Disponível em: http://sistemas.agricultura.gov.br/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php, 2024.

BRIDSON, D. M. The lectotypification of *Coffea liberica* (Rubiaceae). **Kew Bulletin**, v. 40, n. 4, p. 805-807, 1985.

BRIGGS, S. P.; JOHAL, G. S. Genetics patterns of host-pathogen interactions. **Trends in Genetics**, v. 10, p. 12-16, 1994.

BRITO, G. G.; CAIXETA, E. T.; GALLINA, A. P.; ZAMBOLIM, E. M.; ZAMBOLIM, L.; DIOLA, V.; LOUREIRO, M. E. Inheritance of coffee leaf rust resistance and identification of

- AFLP markers linked to the resistance gene. **Euphytica**, v. 173, p. 255-264, 2010.
- BROWN, J.; CALIGARI, P. D. S. **An introduction to plant breeding**. Oxford: Blackwell Publishing, 2008. 209 p.
- BROWN, J.; CALIGARI, P. D. S.; CAMPOS, H. A. **Plant breeding**. 2nd Edition, Oxford: John Wiley and Sons Ltd., 2014. 287 p.
- BROZYNSKA, M.; FURTADO, A.; HENRY, R. J. Genomics of crop wild relatives: expanding the gene pool for crop improvement. **Plant Biotechnology Journal**, v. 14, p. 1070-1085, 2016.
- BRUINSMA, J. (Ed.). **World agriculture: towards 2015/2030: an FAO perspective**. London: Earthscan Publications Ltd., 2003, 444 p.
- BUENO, L. C. S.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, S. P. **Melhoramento genético de plantas: Princípios e procedimentos**. Lavras: UFLA, 2001. 282 p.
- BURDON, J. J.; BARRETT, L. G.; REBETZKE, G.; THRALL, P. H. Guiding deployment of resistance in cereals using evolutionary principles. **Evolutionary Applications**, v. 7, p. 609-624, 2014.
- CABRAL, P. G. C.; ZAMBOLIM, E. M.; ZAMBOLIM, L.; LELIS, T. P.; CAPUCHO, A. S.; CAIXETA, T. Identification of a new race of *Hemileia vastatrix* in Brazil. **Australian Plant Disease Notes**, v. 4, p. 129-130, 2009.
- CADENA-GOMEZ, G. Searching for expression of durable resistance to the coffee leaf rust disease in conilon (*Coffea canephora*) germplasm in the late 70's. In: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 117-136.
- CAIXETA, E. T.; CARVALHO, C. H. S.; ZAMBOLIM, E. M.; PEREIRA, L. F. P.; SAKIYAMA, N. S. Biotecnologia aplicada ao melhoramento genético do cafeeiro. In: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café: origem, características e recomendações**. Brasília: Embrapa Café, 2008, p. 103-128.
- CAIXETA, E.T.; ZAMBOLIM, E.M. Melhoramento genético de plantas visando resistência a doenças. In: ZAMBOLIM, L.; JESUS-JÚNIOR, W.C.; RODRIGUES, F.A. (eds.). **O essencial da fitopatologia: controle de doenças de plantas**. Viçosa: Suprema Gráfica e Editora, 2014. p. 553-576.
- CAMARGO, L. E. A. Controle genético. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia**, 5ª edição, Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018a. p. 229-238.
- CAMARGO, L. E. A. Genética da interação patógeno-hospedeiro. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia**, 5ª edição, Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018b. p. 85-92.
- CAMPOS, V. P.; SIVAPALAN, P.; GNANAPRAGASAM, N. C. Nematodes parasites of coffee, cocoa and tea. In: LUC, M.; SIKORA, R. A.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture**. London: CAB International, 1990. p. 387-430.

- CAMPOS, V. P.; VILLAIN, L. Nematode parasites of coffee and cocoa. *In*: LUC, M.; SIKORA, R. A.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture**. 2nd edition, Wallingford: CAB International, 2005. p. 529-579.
- CAMPUZANO-DUQUE, L. F.; BLAIR, M. W. Strategies for Robusta coffee (*Coffea canephora*) improvement as a new crop in Colombia. **Agriculture**, v. 12, n. 1576, p. 1-15, 2022.
- CAMPUZANO-DUQUE, L. F.; HERRERA, J. C.; GED, C.; BLAIR, M. W. Bases for the establishment of Robusta coffee (*Coffea canephora*) as a new crop for Colombia. **Agronomy**, v. 11, n. 2550, p. 1-13, 2021.
- CAPOT, J. L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire: les hybrides "Arabusta". **Café, Cacao, Thé**, v. 16, n. 1, p. 3-18, 1972.
- CAPOT, J.; DUPATEUX, B.; DURANDEAU, A. L'amélioration du caféier en Côte d'Ivoire: duplication chromosomique et hybridation. **Café, Cacao, Thé**, v. 12, n. 2, p. 114-126, 1968.
- CARNEIRO, R. M. D. G.; COFCEWICZ, E. T. The taxonomy of *Meloidogyne* spp. from coffee. *In*: Souza, R. M. (Ed.). **Plant parasitic nematodes of coffee**. New York: APS Press & Springer, 2008. p. 87-122.
- CARNEIRO, R. M. D. G.; CARNEIRO, R. G.; ABRANTES, I. M. O.; SANTOS, M. S. N. A.; ALMEIDA, M. R. A. *Meloidogyne paranaensis* n. sp. (Nemata: Meloidogynidae), a root-knot nematode parasitizing coffee in Brazil. **Journal of Nematology**, v. 28, p. 177-189, 1996.
- CARNEIRO, R. M. D. G.; TIGANO, M. S.; RANDIG, O.; ALMEIDA, M. R. A.; SARAH, J. L. Identification and genetic diversity of *Meloidogyne* spp. (Tylenchida: Meloidogynidae) on coffee from Brazil, Central America and Hawaii. **Nematology**, v. 6, n. 2, p. 287-298, 2004.
- CARVALHO, A. Novas variedades mais produtivas. **Agricultura Hoje**, v.6, n. 68, p. 32-34, 1981.
- CARVALHO, A. Evolução nos cultivares de café. **O Agrônomo**, v. 37, n. 1, p. 7-11, 1985.
- CARVALHO, A.; FAZUOLI, L. C. Café. *In*: FURLANI, A. M. C.; VIÉGAS, G. P. (Ed.). **O Melhoramento de plantas do Instituto Agrônomo**. Campinas: Instituto Agrônomo, 1993, p. 29-76.
- CARVALHO, A.; MÔNACO, L. C. Relaciones geneticas de especies seleccionadas de *Coffea*. **Cafe**, v. 9, n. 4, 1968.
- CARVALHO, A.; MONACO, L. C. Melhoramento do cafeeiro visando a resistência a ferrugem alaranjada. **Ciência e Cultura**, v. 23, n. 2, p. 141-6, 1971.
- CARVALHO, A.; MONACO, L. C.; SCARANARI, H. J. Melhoramento do cafeeiro XXIV – Variação na produtividade de cafeeiros importados, com referência especial ao material da Etiópia e do Sudão. **Bragantia**, v. 21, n. 13, p. 215-239, 1962.
- CARVALHO, C. H. S.; BARTELEGA, L.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; ALMEIDA, S. R.; SANTINATO, F.; HOTZ, A. L. **Catálogo de cultivares de café arábica**. Brasília, DF: Embrapa Café, 2022. 115 p.

CARVALHO, C. H. S.; FAZUOLI, L. C.; CARVALHO, G. R.; GUERREIRO FILHO, O.; PEREIRA, A. A.; ALMEIDA, S. R.; MATIELLO, J. B.; BARTHOLO, G. F.; SERA, T.; MOURA, W. M.; MENDES, A. N. G.; REZENDE, J. C.; FONSECA, A. F. A.; FERRÃO, M. A. G.; FERRÃO, R. G.; NACIF, A. P.; SILVAROLLA, M. B.; BRAGHINI, M. T. Cultivares de Café de porte baixo. *In*: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café**: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008, p. 157-226.

CARVALHO, F. G.; SERA, G. H.; ANDREAZI, E.; SERA, T.; FONSECA, I. C. B.; CARDUCCI, F. C.; SHIGUEOKA, L. H.; HOLDERBAUM, M. M.; COSTA, K. C. Tolerância ao déficit hídrico em mudas de genótipos de café portadores de genes de diferentes espécies. **Coffee Science**, Lavras, v. 12, n. 2, p. 156-163, 2017.

CASTILHO, Z. J.; MORENO, R. G.; LOPEZ, D. S. Uso de resistência genética a *Hemileia vastatrix* Berk. y Br. existente en germoplasma de café en Colombia. **Cenicafé**, v. 27, n. 1, p. 3-25, 1976.

CECAFÉ: Conselho dos Exportadores de Café do Brasil. **Dados estatísticos**: exportações brasileiras. Disponível em: <https://www.cecafe.com.br/dados-estatisticos/exportacoes-brasileiras>. Acesso em: 07 jun. 2024.

CHALFOUN, S. M.; REIS, P. R. História da cafeicultura no Brasil. *In*: REIS, P. R.; CUNHA, R. L. **Café arábica**: do plantio à colheita. Lavras: EPAMIG, v. 1, 2010. p. 23-85.

CHAVES, G. M.; CRUZ FILHO, J.; CARVALHO, M. G.; MATSUOKA, K.; COELHO, D. T.; SHIMOYA, C. A ferrugem do cafeeiro (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.). Revisão de literatura com observações e comentários sobre a enfermidade no Brasil. **Seiva**, v. 30, p. 1-75, 1970.

CHARRIER, A.; BERTHAUD, J. Botanical classification of coffee. *In*: CLIFFORD, M. N.; WILSON, K. C. (Eds). **Coffee**: botany, biochemistry and production of beans and beverage. Croom Helm: London & Sidney, 1985, p. 13-47.

CHARRIER, A.; LASHERMES, P.; ESKES, A. Botany, genetics and genomics of coffee. *In*: WINTGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: growing, processing, sustainable production**: A guidebook for growers, processors, traders, and researchers. Weinheim: Wiley-VCH, 2009. p. 25-60.

CHEVALIER, A. **Les caféiers du globe: généralités sur les caféiers**. Paris: Laboratoire d'agronomie coloniale, 1929. 196 p.

CHICHAYBELU, M. Seasonal abundance and importance of Antestia bug (*Antestiopsis intracta*) in Southwest Ethiopia. *In*: ADUGNA, G.; BELLACHEW, B.; SHIMBER, T.; TAYE, E.; KUFA, T. **Coffee diversity & knowledge**. Addis Ababa: Ethiopian Institute of Agricultural Research, 2008. p. 291-295.

COCKERHAM, C. C. Random and fixed effects in plant genetics. **Theoretical and applied genetics**, v. 56, p. 119-131, 1980.

COLLARD, B. C. Y.; MACKYLL, D. J. Marker-assisted selection: an approach for precision plant breeding in the twenty-first century. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1491, p. 557-572, 2008.

CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de

- café: Safra 2013. Brasília: CONAB, v. 1, n. 4, 2013. 20 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2014. Brasília: CONAB, v. 1, n. 3, 2014. 51 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2015. Brasília: CONAB, v. 2, n. 4, 2015. 60 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2016. Brasília: CONAB, v. 3, n. 4, 2016. 77 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2017. Brasília: CONAB, v. 4, n. 4, 2017. 84 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2018. Brasília: CONAB, v. 5, n. 4, 2018. 84 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2019. Brasília: CONAB, v. 5, n. 4, 2019. 44 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2020. Brasília: CONAB, v. 6, n. 4, 2020. 46 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2021. Brasília: CONAB, v. 8, n. 4, 2021. 55 p.
- CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. Acompanhamento da safra brasileira de café: Safra 2023. Brasília: CONAB, v. 10, n. 4, 2023. 49 p.
- CONCEIÇÃO, A. S.; FAZUOLI, L. C.; TOMA-BRAGHINI, M. Avaliação e seleção de progênies F3 de cafeeiros de porte baixo com o gene *SH3* de resistência a *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. **Bragantia**, v. 64, n. 4, p. 547-559, 2005.
- CONCEIÇÃO, J. C. P. R.; ELLERY JUNIOR, R. G.; CONCEIÇÃO, P. H. Z. Cadeia agroindustrial do café no Brasil: Uma análise do período recente. **Radar**, v. 53, p. 25-29, 2017.
- COSTA, W. M. Relação entre grau de resistência a *Hemileia vastatrix* e produtividade no café Icatu. **Bragantia**, v. 37, n. 1, p. 1-9, 1978.
- COOK, R.; EVANS, K. Resistance and tolerance. In: BROWN, R. H.; KERRY, B. R. (Eds.). **Principles and practice of nematode control in crops**. Academic Press, 1987. p. 179-231.
- CRAMER, P. J. S. Gegevens over de variabiliteit van de in Nederlandsch-Indië verbouwde koffie-soorten. **Batavia: Uitgaande Dept Landbouw Mededeeling**, n. 11, 1913. 696 p.
- CRAMER, P. J. S. A review of literature of coffee research in Indonesia: From about 1602 to 1945. In: WELLMAN, F. (Ed.). **Miscellaneous Publication**. n. 15, Turrialba: SIC Editorial - Institute of Agriculture and Science, 1957. p. 1-262.
- CRAWFORD, J. History of coffee. **Journal of the Statistical Society of London**, v. 15, n. 1, p. 50-58, 1852.

CRISTANCHO-ARDILA, A. M.; ESCOBAR-OCHOA, C.; OCAMPO-MUÑOZ, J. D. Evolución de razas de *Hemileia vastatrix* em Colombia. **Cenicafé**, v. 58, n. 4, p. 340-359, 2007.

CRISTANCHO, A. M.; ROZO, Y.; ESCOBAR, C.; RIVILLAS, C. A.; GAITÁN, A. L. Outbreak of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in Colombia. **New Disease Reports**, v. 25, p. 19-19, 2012.

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

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**: volume 2. 3ª Edição, Viçosa: Ed. UFV, 2014. 668 p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**: Volume 1. 4ª Edição, Viçosa: Ed. UFV, 2012. 514 p.

CUI, L.; HANIKA, K.; VISSER, R. G. F.; BAI, Y. Improving pathogen resistance by exploiting plant susceptibility genes in coffee (*Coffea* spp.). **Agronomy**, v. 10, n. 12, p. 1928-1948, 2020.

DALLAGNOL, L. J.; ARAUJO FILHO, J. V. Uma visão geral da resistência genética da planta a microrganismos. *In*: DALLAGNOL, L. J. **Resistência genética**: de plantas a patógenos. Pelotas: Editora UFPel, 2018. p. 13-64.

DALLAGNOL, L. J.; DORNELES, K. R. Resistência genética da planta a agentes patogênicos. *In*: RIOS, J. A.; ALMEIDA, L. C.; SOUZA, E. B. **Resistência de plantas a patógenos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco (UFRPE), 2021. p. 8-45.

DANGL, J. L.; JONES, J. D. G. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. **Nature**, v. 411, p. 826-833, 2001.

DAVIS, A. P. Six species of *Psilanthus* transferred to *Coffea* (Coffeae, Rubiaceae). **Phytotaxa**, v. 10, p. 41-45, 2010.

DAVIS, A. P. *Psilanthus mannii*, the type species of *Psilanthus*, transferred to *Coffea*. *Nordic Journal of Botany*, v. 29, p. 471-772, 2011.

DAVIS, A. P.; CHADBUM, H.; MOAT, J.; O'SULLIVAN, R.; HARGREAVES, S.; LUGHADHA, E. N. High extinction risk for wild coffee species and implications for coffee sector sustainability. **Science Advances**, v. 5, n. 1, 2019.

DAVIS, A. P.; GARGIULO, R.; FAY, M. F.; SARMU, D. HAGGAR, J. Lost and Found: *Coffea stenophylla* and *C. affinis*, the Forgotten Coffee Crop Species of West Africa. **Frontiers in Plant Science**, v. 11, n. 616, p. 1-18, 2020.

DAVIS, A. P.; GOVAERTS, R.; BRIDSON, D. M.; STOFFELEN, P. An annotated taxonomic conspectus of the genus *Coffea* (Rubiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 152, p. 465-512, 2006.

DAVIS, A. P.; TOSH, J.; RUCH, N. FAY, M. F. Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 167, p. 357-377, 2011.

DAVIS, A. P.; RAKOTONASOLO, F. A taxonomic revision of the baracoffea alliance: nine remarkable *Coffea* species from western Madagascar. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 158, p. 355-390, 2008.

DAVIS, A. P.; RAKOTONASOLO, F. Six new species of coffee (*Coffea*) from northern Madagascar. **Kew Bulletin**, v. 76, p. 497-511, 2021.

DESCROIX, F.; SNOECK, J. Environmental Factors suitable for coffee cultivation. In: WINTGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: Growing, Processing, Sustainable Production**. A guidebook for growers, processors, traders and researchers, 2nd Ed. Weinheim: Wiley-VCH, 2009. p. 168-181.

DINIZ, I.; TALHINHAS, P.; AZINHEIRA, H. G.; VÁRZEA, V.; MEDEIRA, C.; MAIA, I.; PETIOT, A. S.; NICOLE, M.; FERNANDEZ, D.; SILVA, M. C. Cellular and molecular analyses of coffee resistance to *Hemileia vastatrix* and nonhost resistance to *Uromyces vignae* in the resistance-donor genotype HDT832/2. **European Journal of Plant Pathology**, v. 133, p. 141-175, 2012.

Do VALE; F. X. R.; PARLEVLIT, J. E.; ZAMBOLIM, L. Concepts in plant disease resistance. **Fitopatologia Brasileira**, v. 26, n. 3, p. 577-589, 2001.

DROPKIN, V. H.; NELSON, P. E. The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans. **Phytopathology**, v. 50, p. 442-449, 1960.

DUARTE, J. B.; VENCOSKY, R. Estimação e predição por modelo linear misto com ênfase na ordenação de médias de tratamentos genéticos. **Scientia Agricola**, v. 58, n. 1, p. 109-117, 2001.

DUCHATEAU, L.; JANSSEN, P. An example-based in linear mixed models. In: VERBEKE, G.; MOLENBERGHS, G. (Eds.). **Linear mixed models in practice: a SAS-oriented approach**. New York: Springer-Verlag, 1997, p. 11-61.

EAST, E. M. Studies on size inheritance in *Nicotiana*. **Genetics**, v. 1, p. 164-176, 1916.

ESKES, A. B. The use of leaf disk inoculations in assessing resistance to coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*). **Netherlands Journal of Plant Pathology**, v. 88, p. 127-141, 1982.

ESKES, A. B. Resistance. In: KUSHALAPPA, A. C.; ESKES, A. B. (Eds.). **Coffee rust: epidemiology, resistance and management**. Boca Raton: CRC Press, 1989. p. 171-291.

ESKES, A. B.; COSTA, W. M. Characterization of incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* in the Icatu coffee population. **Euphytica**, v. 32, p. 649-657, 1983.

ESKES, A. B.; HOOGSTRATEN, J. G. J.; TOMA-BRAGHINI, M.; CARVALHO, A. Race-specificity and inheritance of incomplete resistance coffee leaf rust in some Icatu coffee progenies and derivatives of Híbrido de Timor. **Euphytica**, v. 47, n. 1, p. 11-19, 1990.

ESKES, A. B.; LEROY, T. Coffee selection and breeding. In: WINTGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: growing, processing, sustainable production: A guidebook for growers, processors, traders, and researchers**. Weinheim: Wiley-VCH, 2009, pp. 61-90.

ESKES, A. B.; TOMA-BRAGHINI, M. Assessment methods for resistance to coffee leaf rust

(*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.). **Plant Prot. Bulletin FAO**, v. 29, p. 56-66, 1981.

ERVINE, F. R. **West African agriculture**: West African crops. 3rd Edition, v. 2, Oxford: Oxford University Press, 1969. 272 p.

FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C.; GALLO, P. B.; COSTA, W. M.; NOVO, M. C. S. S. Enxertia de *Coffea arabica* sobre progênies de *C. canephora* e de *C. congensis* no crescimento, nutrição mineral e produção. **Bragantia**, v. 57, n. 2, p. 297-312, 1998.

FAIRBANKS, D. J.; RYTTING, B. Mendelian controversies: a botanical and historical review. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 5, p. 737-752, 2001.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. C. **Introduction to quantitative genetics**. 4th Edition, London: Longman Green, 1996. 464 p.

FAO, Food and Agriculture Organizations of the United Nations. **FAO Statistical pocketbook: Coffee**. Rome: FAO, 2015. 195 p.

FAROKHZADEH, S.; ALIFAKHERI, B. Marker-assisted selection for disease resistance: applications in breeding (Review). **International Journal of Agriculture and Crop Sciences**, v. 7, n. 14, p. 1392-1405, 2014.

FATOBENE, B. J. D. R.; ANDRADE, V. T.; ALOISE, G. S.; SILVAROLLA, M. B.; GONCALVES, W.; GUERREIRO FILHO, O. Wild *Coffea arabica* resistant to *Meloidogyne paranaensis* and genetic parameters for resistance. **Euphytica**, v. 213, n. 196, p. 1-9, 2017.

FATOBENE, B. J. R.; OLIVEIRA, C. M. G.; ROSA, J. M. O.; TOMAZINI, M. D.; CAIXETA-VASCONCELOS, L. B.; GUERREIRO FILHO, O. Manejo de nematoides parasitos do cafeeiro. In: POZZA, E. A.; SANTINATO, F.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; GUERREIRO FILHO, O.; SANTINATO, R.; SILVA, R. P.; BENVENGA, S. R. **A moderna cafeicultura brasileira: tecnologias que afetam a produtividade**. Jaboticabal: Funep, 2022. p. 525-544.

FAWKE, S.; DOUMANE, M.; SCHORNACK, S. Oomycete interactions with plants: infection strategies and resistance principles. **Microbiology and Molecular Biology Reviews**, v. 79, n. 3, p. 263-280, 2015.

FAZUOLI, L. C.; CARVALHO, C. H. S.; CARVALHO, G. R.; GUERREIRO FILHO, O.; PEREIRA, A. A.; BARTHOLO, G. F.; MOURA, W. M.; SILVAROLLA, M. B.; TOMA-BRAGHINI M. Cultivares de Café arábica de porte alto. In: CARVALHO, C. H. S. Cultivares de café: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008. p. 227-254.

FAZUOLI, L. C.; GUERREIRO FILHO, O.; SILVAROLLA, M. B.; MEDINA FILHO, H. P.; CARVALHO, A. Avaliação das cultivares Mundo Novo, Bourbon Amarelo e Bourbon Vermelho de *Coffea arabica* L. em Campinas, SP. **Bragantia**, Campinas, v. 64, n. 4, p. 533-546, 2005a.

FAZUOLI, L. C.; MEDINA FILHO, H. P.; GONÇALVES, W.; GUERREIRO FILHO, O.; SILVAROLLA, M. B. Melhoramento do cafeeiro: variedades tipo arábica obtidas no Instituto Agrônomo de Campinas. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). O estado da arte de tecnologias na produção de café. Viçosa, MG: Editora UFV, 2002. p. 163-216.

FAZUOLI, L. C.; OLIVEIRA, A. C. B.; TOMA-BRAGHINI, M.; SILVAROLLA, M. B.

Identification and use of sources of durable resistance to coffee leaf rust at the IAC. In: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.). Durable resistance to coffee leaf rust. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005b. p. 137-186.

FAZUOLI, L. C.; TOMA-BRAGHINI, M.; SILVAROLLA, M. B.; GONÇALVES, W.; MISTRO, J. C.; GALLO, P. B. GUERREIRO FILHO, O. IAC 125 RN – A dwarf coffee cultivar resistant to leaf rust and root-knot nematode. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 18, p. 237-240, 2018a.

FAZUOLI, L. C.; TOMA-BRAGHINI, M.; SILVAROLLA, M. B.; GONÇALVES, W.; MISTRO, J. C.; GALLO, P. B. GUERREIRO FILHO, O. IAC Obatã 4739 – Dwarf arabic coffee cultivar with yellow fruits and resistant to leaf rust. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, v. 18, p. 330-333, 2018b.

FAZUOLI, L. C.; TOMA-BRAGHINI, M.; SILVAROLLA, M. B.; GONÇALVES, W.; MISTRO, J. C.; GALLO, P. B. GUERREIRO FILHO, O. IAC Catuaí SH3 – A dwarf Arabica coffee cultivar with leaf rust resistance and drought tolerance. *Coffee Breeding and Applied Biotechnology*, v. 19, n. 3, p. 356-359, 2019.

FEHR, W. R. Principles of cultivar development. New York: Macmillan Publishing Company, 1991. 536 p.

FERNANDEZ, D.; SANTOS, P.; AGOSTINI, C.; BOM, M.C.; PETITOT, A.N.; SILVA, M. C.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; RIBEIRO, A.; ARGOUT, X. NICOLE, M. Coffee (*Coffea arabica* L.) genes early expressed during infection by the rust fungus (*Hemileia vastatrix*). *Molecular Plant Pathology*. Blackwell Publishing LTD. v. 5, p. 527-536, 2004.

FERRAZ, S.; FREITAS, L. G.; LOPES, E. A.; DIAS-ARIEIRA, C. R. Manejo sustentável de fitonematoides. Viçosa: Editora UFV, 2010. 306 p.

FERREIRA, P. C.; SANTOS, J. P.; OLIVEIRA, A. L. P.; PUTTI, F. F.; GÓES, B. C.; SANTOS, R. C. Analysis of the Brazilian competitiveness and unroasted coffee exports between 1989 and 2018. *Enciclopédia Biosfera*, v. 20, n. 44, p. 21-38, 2023.

FISHER, R. A. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Transactions of The Royal Society of Edinburgh*, v. 52, p. 399-433, 1918.

FISHER, R. A. Statistical methods for research Workers. 1st edition, London: Oliver and Boyd, 1925. 314 p.

FISCHER, R. A. Average excess and average effect of a gene substitution. *Annals Eugenics*, v. 11, p. 53-63, 1941.

FLOR, H. H. Genetics of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Journal of Agricultural Research*, v. 73, p. 335-357, 1946.

FLOR, H. H. Inheritance of reaction to rust in flax. *Journal of Agricultural Research*, v. 74, p. 241-262, 1947.

FLOR, H. H. Host-parasite interactions in flax rust, its genetics and other implications. *Phytopathology*, v. 45, p. 680-685, 1955.

FLOR, H. H. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Advances Genetics*, v. 8, p. 29-54, 1956.

FLOR, H. H. Current status of the gene-to-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, v. 9, p. 275-296, 1971.

GHILARDI, A. A.; MATSUNAGA, M. Panorama da cafeicultura, 1978 a 1980. *Revista de Informações Econômicas*, v. 8, p. 25-30, 1979.

GICHURU, E. K.; ITHIRU, J. M.; SILVA, M. C.; PEREIRA, A. P.; VÁRZEA, V. M. P. Additional physiological races of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) identified in Kenya. *Tropical Plant Pathology*, v. 37, n. 6, p. 424-427, 2012.

GILMOUR, A.; CULLIS, B.; WELHAM, S. GOGEL, B.; THOMPSON, R. An efficient computing strategy for prediction in mixed linear models. *Computational Statistics & Data Analysis*, v. 44, p. 571-586, 2004.

GODOY, C. V.; BERGAMIN FILHO, A.; SALGADO, C. L. Doenças do cafeeiro (*Coffea arabica* L.). In: KIMATI H. **Manual de Fitopatologia: Doenças e seu controle**. Volume 2, São Paulo: Agronômica Ceres, 1997. pp. 184-200.

GÖKCEN, B. B.; ŞANLIER, N. Coffee consumption and disease correlations. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, v. 59, n. 2, p. 336-348, 2019.

GONÇALVES, W. Efeito de diferentes níveis de inóculo na avaliação precoce da reação do cafeeiro a *Meloidogyne exigua*. **Nematologia brasileira**, v. 22, p. 75-78, 1998.

GONÇALVES, W.; FERRAZ, L. C. C. B.; LIMA, M. M. A.; SILVAROLLA, M. B. Reações de cafeeiros às raças 1, 2 e 3 de *Meloidogyne incognita*. **Summa Phytopathologica**, v. 22, n. 2, p. 172-177, 1996.

GONÇALVES, W.; PEREIRA, A. A. Resistência do cafeeiro a nematóides IV – Reação de cafeeiros derivados do Híbrido de Timor a *Meloidogyne exigua*. **Nematologia Brasileira**, v. 22, p. 39-50, 1998.

GONÇALVES, W.; SILVAROLLA, M. B. A luta contra a doença causada pelos nematóides parasitos do cafeeiro. **O Agrônomo**, v. 59, p. 54-56, 2007.

GONZALES-MARTINEZ, L. F.; CORTINA-GUERRERO, H. A.; HERRERA-PINILHA, J. C. Validación de marcadores moleculares ligados al gen *SH3* de resistencia contra la roya em introducciones de la colección colombiana de café. **Cenicafé**, v. 60, n. 4, p. 374-389, 2009.

GUERREIRO FILHO, O.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, G. R.; SILVAROLLA, M. B.; BOTELHO, C. E.; FAZUOLI, L. C. Origem e classificação botânica do cafeeiro. In: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café: origem, características e recomendações**. Brasília: Embrapa Café, 2008a. p. 27-34.

GUERREIRO FILHO, O.; SILVAROLLA, M. B.; CARVALHO, C. H. S.; FAZUOLI, L. C. Características utilizadas para a identificação de cultivares de café. In: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café: origem, características e recomendações**. Brasília: Embrapa Café, 2008b. p. 141-156.

GUMEDZE, F. N.; DUNNET, T. T. Parameter estimation and inference in the linear mixed model. **Linear Algebra and its Applications**, v. 435, p. 1920-1944, 2011.

GURKA, M. J.; KELLEY, G. A.; EDWARDS, L. J. Fixed and random effects models. **WIREs Computational Statistics**, v. 4, n. 2, p. 181-190, 2011.

GUSMÃO, L. Inadequacy of blocking in cultivar yield trials. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 72, p. 98-104, 1986.

HALDANE, J. B. S. **The causes of evolution**. London: Longman, Green and Co. 1932.

HARLAN, J. R. Our vanishing genetic resources. **Science**, v. 188, p. 618–621, 1975

HAWKES, J. G. **The diversity of crop plants**. London: Cambridge, 1983. 184 p.

HEIN, L.; GATZWEILER, F. The economic value of coffee (*Coffea arabica*) genetic resources. **Ecological Economics**, v. 60, n. 1, p. 176-185, 2006.

HENDERSON, C. R. A sire evaluation method which accounts for unknown genetic and enviromental trends, herd diferences, season, age effects and differential culling. **Proceedings Symposium on Estimating Breeding Values of Dairy Sires and Cows**, Washington, 1966.

HENDERSON, C. R. **Applications of linear models in animal breeding**. Guelph: University of Guelph, 1984. 462 p.

HENDERSON, C. R.; QUAAS, R. L. Multiple trait evaluation using relatives records. **Journal of Animal Science**, v. 3, p. 1188-1197, 1976.

HERRERA, J. C.; VILLEGAS, A. M.; GARCIA, F. A.; DEREPPER, A.; COMBES, M. C.; POSADA, H. E.; LASHERMES, P. Genomic relationships among different Timor hybrid (*Coffea* L.) accessions as revealed by SNP identification and RNA-seq analysis. In: Castillo L. F.; Cristancho, M.; Isaza, G.; Pinzón, A.; Rodríguez, J. E. C. (Eds.). **Advances in Computational Biology**. Volume 232, Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2014. p.161-168.

HOLDERBAUM, M. M.; ITO, D. S.; SANTIAGO, D. C.; SHIGUEOKA, L. H.; FERNANDES, L. E.; SERA, G. H. Arabica coffee accessions originated from Ethiopia with resistance to nematode *Meloidogyne paranaensis*. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 8, p. 1209-1213, 2020.

HUSSAIN, B. Modernization in plant breeding approaches for improving biotic stress resistance in crop plants. **Turkish Journal of Agriculture and Forestry**, v. 39, p. 515-530, 2015.

ICO, Internacional Coffee Organization. **Historical data on the global coffee trade**. http://www.ico.org/new_historical.asp?section=Statistics. Acesso em: 17 jul. 2023.

ICO, International Coffee Organization. **World coffee statistics database, 2024**. Disponível em: <https://icocoffee.org/what-we-do/world-coffee-statistics-database/>. Acesso em: 08 abr 2024.

INSANU, M.; FIDRIANNY, I.; IMTINAN, N. H. H.; KUSMARDIYANI, S. Liberica Coffee

(*Coffea liberica* L.) from Three Different Regions: In Vitro Antioxidant Activities. **Biointerface Research in Applied Chemistry**, v. 11, n. 5, p. 13031-13041, 2021.

ITO, D. S.; SERA, G. H.; SERA, T.; SANTIAGO, D. C.; KANAYAMA, F. S.; DEL GROSSI, L. Progênies de café com resistência aos nematoides *Meloidogyne paranaensis* e raça 2 de *M. incognita*. **Coffee Science**, v. 3, n. 2, p. 156-163, 2008.

JIBAT, M. Review on resistance breeding methods of coffee leaf rust in Ethiopia. **International Journal of Research in Agriculture and Forestry**, v. 7, n. 6, p. 32-41, 2020.

JOHAL, G. S.; GRAY, J. GRUIS, D.; BRIGGS, S. P. Convergent insights into mechanisms determining disease and resistance response in plant-fungal interactions. **Canadian Journal Plant Pathology**, v. 73, p. 468-474, 1995.

JOHNSON, R. A critical analysis of durable resistance. **Annual Review of Phytopathology**, v. 22, p. 309-330, 1984.

JONES, J. D. G.; DANGL, J. L. The plant immune system. **Nature**, v. 444, p. 323-329, 2006.

KAHN, L. H. Quantitative framework for coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*), production and futures. **Internacional Journal of Agriculture Extension**, v. 7, n. 1, p. 77-87, 2019.

KNOGGE, W. Fungal infection of plants. **The Plant Cell**, v. 8, p. 1711-1722, 1996.

KRANZ, J. Comparative epidemiology of plant diseases. Berlin: Springer-Verlag, 2002. 199 p.

KUSHALAPPA, A. C. Biology and Epidemiology. In: KUSHALAPPA, A. C.; ESKES, A. B. **Coffee rust: epidemiology, resistance and management**. Boca Raton, FL: CRC Press, 1989. p. 13-80.

KUSHALAPPA, A. C.; YOGENDRA, K. N.; KARRE, S. Plant innate immune response: Qualitative and quantitative resistance. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 35, n. 1, p. 38-55, 2016.

LABOUISSSE, J. P.; BELLACHEW, B.; KOTECHEA, S.; BERTRAND, B. Current status of coffee (*Coffea arabica* L.) genetic resources in Ethiopia: implications for conservation. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 55, n. 7, p. 1079-1093, 2008.

LANE, P. W.; NELDER, J. A. Analysis of covariance and standardization as instances of prediction. **Biometrics**, v. 38, p. 613-621, 1982.

LASHERMES, P.; COMBES, M. C.; ROBERT, J.; TROUSLOT, P.; HONT, A. D.; ANTHONY, F.; CHARRIER, A. Molecular characterization and origin of the *Coffea arabica* L. genome. **Molecular and General Genetics**, v. 261, p. 259-266, 1999.

LASHERMES, P.; ANDRZEJEWSKI, S.; BERTRAND, B.; COMBES, M. C.; DUSSERT, S.; GRAZIOSI, G.; TROUSLOT, P.; ANTHONY, F. Molecular analysis of introgressive breeding in coffee (*Coffea arabica* L.). **Theoretical and applied genetics**, v. 100, p. 139-146, 2000.

LAUNDON, G. F.; WATERSTON, J. M. *Hemileia coffeicola*. CMI Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria, n.2. Wallingford, UK: CAB International, 1964.

LÉCOLIER, A.; BESSE, P.; CHARRIER, A.; TCHAKALOFF, T. N.; NOIROT, M. Unraveling the origin of *Coffea arabica* ‘Bourbon pointu’ from La Réunion: a historical and scientific perspective. *Euphytica*, v. 168, p. 1-10, 2009.

LEWIS, R. S.; KERNODLE, S. P. A method for accelerate trait conversion in plant breeding. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 118, p. 1499-1508, 2009.

LIMA-RIVERA, D.; ANELL-MENDONZA, M. B.; RIVERA-FERNANDEZ, A.; SALINAS-CASTRO, A.; CERDÁN, C.; LÓPEZ-LIMA, D.; VILLAIN, L. Host status of plants associated to coffee shady agroecosystems to *Meloidogyne paranaensis*. **Journal of Plant Diseases and Protection**, v. 131, p. 873-880, 2024.

LINNAEUS, C. **Genera plantarum**: eorumque characteres naturales secundum numerum, figuram, situm, et proportionem omnium fructificationis partium. Leiden: Lugduni Batavorum, 1737. 624 p.

LITTLEFIELD, L. J.; LI, Y.; HENSLEY, D. D. Smut and rust diseases. In: TRIGIANO, R. N.; WINDHAM, M. T.; WINDHAM, A. S. **Plant pathology concepts and laboratory exercises**. 2nd edition, Boca Raton: CRC Press, 2008. p. 171-184.

LOPEZ-LIMA, D.; SANCHEZ-NAVA, P.; CARRION, G.; De los MONTEROS, A. E.; VILLAIN, L. Corky-root symptoms for coffee in central Vera Cruz are linked to the root-knot nematode *Meloidogyne paranaensis*, a new report for México. **Plant Pathology**, v. 141, p. 643-629, 2015.

LOURD, M.; HUGUENIN, B. Powdery rust of coffee, *Hemileia coffeicola*, in the Ivory Coast. Investigation of its distribution and its pathogenicity. **Garcia de Orta, Estudos Agronômicos**, v. 9, n. 1, p. 71-82, 1982.

MALECOT, G. **Les mathématiques de l’heredité**. Paris: Masson et Cie, 1948.

MALAU, S. Resistance variability of Arabica coffee genotypes (*Coffea arabica* L.) to leaf rust disease (*Hemileia vastatrix*). **Journal of Industrial and Beverage Crops**, v. 6, n. 2, p. 69-78, 2019.

MARIGUELE, K. H.; RESENDE, M. D. V.; VIANA, J. M. S.; FONSECA e SILVA, F.; SILVA, P. S. L.; KNOP, F. C. Métodos de análise de dados longitudinais para o melhoramento genético da pinha. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 12, p. 1657-1664, 2011.

MARQUES, D. V.; BETTENCOURT, A. J. Resistência a *Hemileia vastatrix* numa população de Icatu. **Garcia de Orta (Série de Estudos Agronômicos)**, v. 6, p. 19-24, 1979.

MATHER, K; JINKS, J. L. **Biometrical genetics**: The study of continuous variation. 2nd Edition, Birmingham: Springer-Science + Business Media, B. V., 1971. 382 p.

MATIELLO, J. B. Critérios para escolha da cultivar de café. In: CARVALHO, C. H. S. (Ed.). **Cultivares de café**: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008. p. 129-139.

MATIELLO, J. B.; SANTINATO, R.; ALMEIDA, S. R.; GARCIA, A. W. R. **Cultura de café no Brasil**: Manual de recomendações. Edição 2024, São Paulo: Athalaia Gráfica e Editora, 2024. 798 p.

MATSUO, E.; FERREIRA, P. A.; SEDIYAMA, T.; FERRAZ, S.; BORÉM, A.; FRITSCHENETO, R. Melhoramento para resistência a nematoides. *In*: FRITSCHENETO, R.; BORÉM, A. (Eds.). **Melhoramento de plantas para condições de estresses bióticos**. Visconde do Rio Branco: Suprema Gráfica e Editora, 2012. p. 121-151.

MAYNE, W. W. Physiological specialisation of *Hemileia vastatrix* B. and Br. **Nature**, v. 129, n. 3257, p. 510-510, 1932.

MAYNE, W. W. A note on the origin of attacks of leaf disease (*Hemileia vastatrix*) in coffee estates. **Planters' Chronicle**, v. 34, n. 14, p. 417, 1939.

MAZZAFERA, P. I.; CARVALHO, A. Produção e tolerância à seca de cafeeiros. **Bragantia**, v. 46, p. 403-415, 1987.

MEAD, R. **The design of experiments**: Statistical principles for practical application. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 620 p.

MEDINA FILHO, H. P.; BORDIGNON, R.; CARVALHO, C. H. S. Desenvolvimento de novas cultivares de café arábica. *In*: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café**: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008. p. 79-102.

MEDINA FILHO, H. P.; CARVALHO, A.; BALLVE, R. M. L.; BORDIGNON, R.; SILVAROLLA, M. B.; LIMA, M. M. A.; FAZUOLI, L. C. Evidência isoenzímica sobre a origem interespecífica do café Piatã. **Bragantia**, v. 54, n. 2, p. 263-273, 1995.

MENDEL, G. Versuche über Pflanzen-Hybriden. **Verhandlugen des naturforschenden vereines in Brünn**, v. 4, p. 3-47, 1866.

MENDEL, G. Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnenen Hieracium-Bastarde. **Verhandlugen des naturforschenden vereines in Brünn**, v. 8, p. 3-47, 1870.

MENDES, A. N. G.; CARVALHO, G. R.; BOTELHO, C. E.; FAZUOLI, L. C.; SILVAROLLA, M. B. História das primeiras cultivares de café plantadas no Brasil. *In*: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café**: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008a. p. 69-78.

MENDES, A. N. G.; CARVALHO, G. R.; BOTELHO, C. E.; FAZUOLI, L. C.; SILVAROLLA, M. B. Mutantes de *Coffea arabica* L. e cultivares de importância histórica. *In*: CARVALHO, C. H. S. **Cultivares de café**: origem, características e recomendações. Brasília: Embrapa Café, 2008b. p. 281-298.

MERGA, D.; MOHAMMED, H.; AYANO, A. Estimation of genetic variability, heritability and genetic advance of some Wollega coffee (*Coffea arabica* L.) landrace in Western Ethiopia using quantitative traits. **Journal of Plant Sciences**, v. 9, n. 4, p. 182-191, 2021.

MEYER, F. G. Notes on wild *Coffea arabica* from southwestern Ethiopia, with some historical considerations. **Economic Botany**, v. 19, p. 136-151, 1965.

MEYER, F. G. Further observations on the history and botany of the Arabica coffee plant. *In*: MEYER, F. G.; FERNIE, L. M.; NARASIMHASWAMY, R. L.; MONACO, L. C.; GREATHEAD, D. J. **FAO Coffee Mission to Ethiopia 1964-1965**. FAO, Rome, 1968. p. 1-5.

- MISTRO, J. C.; FAZUOLI, L. C.; GUERREIRO FILHO, O.; SILVAROLLA, M. B.; TOMA-BRAGHINI, M. Determination of the number of years in Arabica Coffee progenies selection through repeatability. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 8, n. 1, p. 79-84, 2008.
- MOHAMMADI, S. A.; PRASANNA, B. M. Analysis of genetic diversity in crop plants – Salient statistical tools and considerations. **Crop Science**, v. 43, p. 1235-1248, 2003.
- MOHAN, S. K.; CARDOSO, R. M. L.; PAIVA, M. A. Resistência em germoplasma de *Coffea* ao crestamento bacteriano incitado por *Pseudomonas garcae*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 13, p. 53-64, 1978.
- MONACO, L. C. Consequences of the introduction of coffee leaf rust into Brazil. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 287, p. 57-71, 1977.
- MONTAGNON, C.; MAHYOUB, A.; SOLANO, W.; SHEIBANI, F. Unveiling a unique genetic diversity of cultivated *Coffea arabica* L. in its main domestication center: Yemen. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 68, p. 2411-2422, 2021.
- MONTAGNON, C.; MARRACINI, P.; BERTRAND, B. Breeding for coffee quality. In: OBERTHÜR, T.; LÄDERACH, P.; JÜRGEN-POHLAN, H. A.; COCK, J. H.; TAN, P. L. (Eds.) **Specialty Coffee: Managing Quality**. Penang: International Plant Nutrition Institute, 2012. p. 93-122.
- MONTEIRO, J. M. S.; CARES, J. E.; GOMES, A. C. M. M.; CORREA, V. R.; MATTOS, V. S.; SANTOS, M. F. A.; ALMEIDA, M. R. A.; SANTOS, C. D. G.; CASTAGNONE-SERENO, P.; CARNEIRO, R. M. D. G. First report of, and additional information on, *Meloidogyne konaensis* (Nematoda: Meloidogyninae) parasitising various crops in Brazil. **Nematology**, v. 18, n. 7, p. 831-844, 2016.
- MORALES, Y.; GRAJEDA, R. Virulence genes of new population of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) affecting coffee variety 'Lempira', in Honduras; Resistant and susceptible varieties. In: SIVASANKAR, S.; ELLIS, N.; JANKULOSKI, L.; INGELBRECHT, I. (Eds.) **Mutation breeding, genetic diversity and crop adaptation to climate change**. Vienna, Austria: CABI International, 2021. p. 338-343.
- MOREIRA, J. R. Legado e controvérsias de Gregor Mendel. In: ARAGÃO, F. J. L.; MOREIRA, J. R. (Eds.) **Mendel: das leis da hereditariedade à engenharia genética**. Brasília: Embrapa, 2017. 502 p.
- MOURA, R. M. O gênero *Meloidogyne* e a meloidoginose. Parte II. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, v. 5, p. 281-315, 1997.
- MULLER, R. A.; BERRY, D.; AVELINO, J.; BIEYSSE, D. Coffee diseases. In: WITGENS, J. N. (Ed.) **Coffee: growing, processing, sustainable production**, 2nd edition. Weinheim: Wiley-VCH, 2009. p. 495-549.
- MUNDT, C. C. Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. Infection, **Genetics and Evolution**, v. 27, p. 446-455, 2014.
- MUNIZ, M. F. S.; CAMPOS, V. P.; MOITA, A. W.; GONÇALVES, W.; ALMEIDA, M. R. A.; SOUSA, F. R.; CARNEIRO, R. M. D. G. Reaction of coffee genotypes to different populations of *Meloidogyne* spp.: detection of a naturally virulent *M. exigua* population.

Tropical Plant Pathology, v. 36, n. 6, p. 370-378, 2009.

N'DIAYE, A.; PONCET, V.; LOUARN, J.; HAMON, S.; NOIROT, M. Genetic differentiation between *Coffea liberica* var. *liberica* and *C. liberica* var. *Dewevrei* and comparison with *C. canephora*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 253, p. 95-104, 2005.

NAIDU, S. P. Coffee industry in India – a historical perspective. **Journal of Humanities and Social Science**, v. 23, n. 8, p. 29-33, 2018.

NAMREEN ASIF, V. A.; PANAKAJE, N. Growth of coffee cultivation, consumption & production in India – an overview. **International Journal of Case Studies in Business, IT, and Education**, v. 6, n. 2, p. 756-770, 2022.

NEGASH, T. **Eritrea and Ethiopia: The federal experience**. Gotab, Stockholm: Nordiska Afrikainstitutet, 1997. 234 p.

NELSON, R. R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases. **Annual Review of Phytopathology**, v. 16, p. 359-378, 1978.

NILSSON-EHLE, H. Kreuzungsuntersuchungen an hafer und weizen. **Lunds Universitets Årsskrift: H. Ohlssons buchdruckerei**, v. 5, n. 2, 1909.

NOGLER, G. A. The lesser-known Mendel: his experiments on *Hieracium*. **Genetics**, v. 172, p. 1-6, 2006.

NOGUEIRA, D. A.; SÁFADI, T.; BEARZOTI, E.; BUENO FILHO, J. S. S. Análises clássica e bayesiana de um modelo misto aplicado ao melhoramento animal: uma ilustração. **Ciência e Agrotecnologia**, Edição Especial, p. 1614-1624, 2003.

NOIR, S.; ANTHONY, F.; BERTRAND, B.; COMBES, M. C.; LASHERMES, P. Identification of a major gene (Mex-1) from *Coffea canephora* conferring resistance to *Meloidogyne exigua* in *Coffea arabica*. **Plant Pathology**, v. 52, p. 97-103, 2003.

NORONHA WAGNER, M.; BETTENCOURT, A. J. Genetic study of resistance of *Coffea* sp. to leaf rust: I. Identification and behavior of four factors conditioning disease reaction in *Coffea arabica* to twelve physiologic races of *Hemileia vastatrix*. **Canadian Journal of Botany**, v. 45, n. 11, p. 2021-2031, 1967.

NYQUIST, W. E. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 10, n. 3, p. 235-322, 1991.

OOSTENBRINK, M. Major characteristic of the relation between nematodes and plants. **Mededlingen voor Landlb Hoogeschool Wageningen**, v. 66, p. 3-46, 1966.

PAIVA, R. F.; MENDES, A. N. G.; CARVALHO, G. R.; REZENDE, J. C.; FERREIRA, A. D.; CARVALHO, A. M. Comportamento de cultivares de cafeeiros *C. arabica* L. enxertados sobre cultivar 'Apoatã IAC 2258' (*Coffea canephora*). **Ciência Rural**, v. 42, n. 7, p. 1155-1160, 2012.

PATAKY, J. K.; CARSON, M. L. Host resistance. In: TRIGIANO, R. N.; WINDHAM, M. T.; WINDHAM, A. S. **Plant pathology concepts and laboratory exercises**. 2nd edition, Boca Raton: CRC Press, 2008. p. 387-404.

PATTERSON, H. D.; THOMPSON, R. Recovery of inter-block information when block size are unequal. **Biometrika**, v. 58, p. 545-554, 1971.

PEARSON, H. Genetics: what is a gene? **Nature**, v. 441, p. 398-401, 2006.

PEDERSEN, W. L.; LEATH, S. Pyramiding major genes for resistance to maintain residual effects. **Annual Review of Phytopathology**, v. 26, p. 369-378, 1988.

PEREIRA, A. A.; BAIÃO, A. C. Cultivares. In: SAKIYAMA, N. S.; MARTINEZ, H. E. P.; TOMAZ, M. A.; BORÉM, A. (Eds.). **Café Arábica: do plantio à colheita**. Viçosa: Editora UFV, 2015. p. 24-45.

PEREIRA, A. A.; CAIXETA, L. B.; FATOBENE, B. J. R.; OLIVEIRA, C. M. G.; GONÇALVES, W.; GUERREIRO FILHO, O. Parasitism of *Meloidogyne exigua* races 1 and 2 in coffee plants derived from Timor Hybrid. **Ciência Rural**, v. 51, n. 7, p. 1-8, 2021.

PEREIRA, A. A.; MOURA, W. M.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N. S.; CHAVES, G. M. Melhoramento genético do cafeeiro no estado de Minas Gerais – Cultivares lançados e em fase de obtenção. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **O estado da arte de tecnologias na produção de café**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2002. p. 253-296.

PEREIRA, C. T. M.; SERA, G. H.; SERA, T.; SHIGUEOKA, L. H.; CARDUCCI, F. C.; SILVA, J. B. G. D.; TELLES, T. S. Arabica coffee yields and profitability improved by reducing the spacing within the rows. **Agronomy Journal**, v. 114, p. 1220-1228, 2022.

PEREIRA, T. B.; CARVALHO, J. P. F.; BOTELHO, C. E.; RESENDE, M. D. V.; REZENDE, J. C.; MENDES, A. N. G. M. Eficiência da seleção de progênies de café F₄ pela metodologia de modelos mistos (REML/BLUP). **Bragantia**, v. 72, n. 3, p. 230-236, 2013.

PERES, A. C. J.; SALGADO, S. M. L.; CORREA, V. R.; SANTOS, M. F. A.; MATTOS, V. S.; MONTEIRO, J. M. S.; CARNEIRO, R. M. D. G. Resistance of *Coffea arabica* genotypes against *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita* under controlled and field condition. **Nematology**, v. 19, p. 617-626, 2017.

PINTO, R. J. B. **Introdução ao melhoramento genético de plantas**. 2ª Edição, Maringá: Eduem, 2009. 351 p.

PRAJANTI, S. D. W.; PRAMONO, S. E.; ADZIM, F. Factors influencing Indonesia coffee exports volume. **Advances in Social Science, Education and Humanities Research**, v. 390, p. 41-45, 2020.

PRAKASH, N. S.; GANESH, D.; BHAT, S. S. Population dynamics of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix* Berk. Et Br.) and recent advances in rust research in India. In: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 411-442.

QUEIROZ-VOLTAN, R.B.; NARDIN, C. F.; FAZUOLI, L. C.; BRAGHINI, M. T. Caracterização da anatomia foliar de cafeeiros arábica em diferentes períodos sazonais. **Biotemas**, v. 27, n. 4, p. 1-10, 2014

RAM, A. S. Quality improvement in Arabica coffee: Relevance of Ethiopian germplasm. **Journal of Coffee Research**, v. 33, v. 1 e 2, p. 15-33, 2005.

- RAM, A. S. Popular Indian coffee selections. **Indian Coffee**, v. 70, n. 10, p. 12-18, 2006.
- RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B.; SANTOS, J. B.; NUNES, J. A. R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. 1ª Edição, Lavras: Ed. UFLA, 2012a. 522 p.
- RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. 2ª Edição, Lavras: UFLA, 2005. 322 p.
- RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P.; SOUZA, E. A.; GONÇALVES, F. M. A.; De SOUZA, J. C. **Genética na agropecuária**. 5ª Edição, Lavras: Ed. UFLA, 2012b. 566 p.
- RESENDE, M. D. V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2002a. 975 p.
- RESENDE, M. D. V. **Efeitos fixos ou aleatórios de repetições no contexto dos modelos mistos no melhoramento de plantas perenes**. Colombo: Embrapa Florestas, 2002b. 23 p.
- RESENDE, M. D. V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Colombo: Embrapa Florestas, 2004. 57 p.
- RESENDE, M. D. V. **Software SELEGEN-REML/BLUP: sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007. 359 p.
- RESENDE, M. D. V. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 16, n. 4, p. 330-339, 2016.
- RESENDE, M. D. V.; ALVES, R. S. Linear, generalized, hierarchical, bayesian and random regression mixed models in genetics/genomics in plant breeding. **Scientific Journal**, v. 2, n. 2, p. 1-31, 2020.
- RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.
- RESENDE, M. D. V.; FERNANDES, J. S. C.; SIMEÃO, R. M. BLUP individual multivariado em presença de interação genótipo x ambiente para delineamentos experimentais repetidos em vários ambientes. **Revista de Matemática e Estatística**, São Paulo, v. 17, p. 209 – 228, 1999.
- RESENDE, M. D. V.; FURLANI JUNIOR, E.; MORAES, M. L. T.; FAZUOLI, L. C. Estimativas de parâmetros genéticos e predição de valores genotípicos no melhoramento do cafeeiro pelo procedimento REML/BLUP. **Bragantia**, Campinas, v. 60, n. 3, p. 185-193, 2001.
- RESENDE, M. D. V.; SILVA, F. F.; AZEVEDO, C. F. **Estatística matemática, biométrica e computacional: modelos mistos, multivariados, categóricos e generalizados (REML/BLUP), inferência Bayesiana, regressão aleatória, seleção genômica, QTL-GWAS, estatística espacial e temporal, competição, sobrevivência**. Viçosa: Suprema, 2014. 881 p.
- RESENDE, M. D. V.; STURION, J. A. **Análise genética de dados com dependência espacial e temporal no melhoramento de plantas perenes via modelos geoestatísticos e de séries temporais empregando REML/BLUP ao nível individual**. Colombo: Embrapa Florestas,

2001. 80 p.

REZENDE, J. A. M.; MASSOLA JUNIOR, N. S.; BEDENDO, I. P. Conceito de doença, sintomatologia e diagnose. *In*: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia**, 5ª edição, Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018. p. 27-43.

REZENDE, R. M.; ANDRADE, V. T.; SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C.; MENEZES, J. O.; CARVALHO, G. R. Genetic gain in the resistance of Arabica coffee progenies to root-knot nematode. **Crop Science**, v. 57, p. 1355-1362, 2017.

REZENDE, R. M.; ANDRADE, V. T.; SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C.; NETO, T. G. C.; CARVALHO, G. R. Arabica coffee progenies with multiple resistant to root-knot nematodes. **Euphytica**, v. 215, n. 62, p. 1-9, 2019.

REZENDE, R. M.; REZENDE, J. C.; CARVALHO, G. R.; BOTELHO, C. E.; SALGADO, S. M. L.; FERREIRA, A. D. F. Genetic gain prediction in coffee progenies derived from the cross between ‘Híbrido de Timor’ and ‘Catuai’ cultivars. **African Journal of Agricultural Research**, v. 10, n. 46, p. 4252-4257, 2015.

ROBERTS, P. A. Concepts and consequences of resistance. *In*: STARR, J. L.; COOK, R.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant resistance to parasitic nematodes**. CAB International, 2002. p. 23-41.

ROBINSON, G. K. That BLUP is a good thing: the estimation of random effects. **Statistical Science**, v. 6, n. 1, p. 15-32, 1991.

ROBINSON, R. A. Permanent and impermanente resistance to crop parasites: a re-examination of the pathosystem concept with special reference to rice blast (*Pyricularia oryzae*). **Z-Pflanzenzucht**, v. 83, p. 1-39, 1979.

RODRIGUES JUNIOR, C. J.; BETTENCOURT, A. J.; RIJO, L. Races of the pathogen and resistance to coffee rust. **Annual Review of Phytopathology**, v. 13, n. 1, p. 49-70, 1975.

RODRIGUES JUNIOR, C. J.; ESKES, A. B. Resistance to coffee leaf rust and coffee berry disease. *In*: WITGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: Growing, Processing, Sustainable production**, 2nd Edition. Weinheim: Wiley-VCH, 2009. p. 557-570.

RODRIGUEZ, B. P.; VASQUEZ, M. M. Economic aspects of coffee production. *In*: WITGENS, J. N. (Ed.). **Coffee: growing, processing, sustainable production: A guidebook for growers, processors, traders, and researchers**. Weinheim: Wiley-VCH, 2009, pp. 831-842.

ROZO, Y.; ESCOBAR, C.; GAITÁN, A.; CRISTANCHO, M. Aggressiveness and genetic diversity of *Hemileia vastatrix* during an epidemic in Colombia. **Journal of Phytopathology**, v. 160, p. 732-740, 2012.

RUSSELL, G. E. **Plant breeding for pest and disease resistance**. London: Butterworth, 1978. 485 p.

SALGADO, S. M. L.; FATOBENE, B. J. R.; PEREIRA, A. A.; REZENDE-ABRAHÃO, J. C.; BOTELHO, C. E.; CARVALHO, G. R.; OLIVEIRA, A. C. B.; FERREIRA, A. D.; FIGUEIREDO, V. C.; VILELA, D. J. M.; Da LUZ, S. R. O. T.; ANDRADE, V. T. MGS Guaiçara and MGS Vereda: *Coffea arabica* cultivars resistant to the root-knot nematode

Meloidogyne paranaensis. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 23, n. 3, p. 1-4, 2022.

SALGADO, S. M. L.; RESENDE, M. L. V.; CAMPOS, V. P. Reprodução de *Meloidogyne exigua* em cultivares de cafeeiros resistentes e suscetíveis. **Fitopatologia Brasileira**, v. 30, p. 413-415, 2005.

SALGADO, S. M. L.; REZENDE, J. C. Manejo de fitonematóides em cafeeiro. *In*: REIS, P. R.; CUNHA, R. L. **Café arábica: do plantio à colheita**. Lavras: EPAMIG, v. 1, 2010. p. 757-804.

SANTOS, J. M.; TRIANTAPHYLLOU, H. H. Determinação dos fenótipos isoenzimáticos e estudos comparativos da morfologia de 88 populações de *Meloidogyne* spp., parasitas do cafeeiro. **Nematologia Brasileira**, v. 16, n. 88, 1992.

SAKIYAMA, N. S. O café Arábica. *In*: SAKIYAMA, N. S.; MARTINEZ, H. E. P.; TOMAZ, M. A.; BORÉM, A. (Eds.). **Café Arábica: do plantio à colheita**. Viçosa: Editora UFV, 2015. p. 9-23.

SAKIYAMA, N. S.; PEREIRA, A. A.; MOURA, W. M.; ZAMBOLIM, L. Melhoramento do café arábica. *In*: Borém, A. (ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: Editora UFV, 2005. p. 203-223.

SALOJÄRVI, J.; RAMBANI, A.; YU, Z.; GUYOT, R.; STRICKLER, S.; LEPELLEY, M.; WANG, C.; RAJARAMAN, S.; RASTAS, P.; ZHENG, C.; MUÑOZ, D. S.; MEIDANIS, J.; PASCHOAL, A. R.; BAWIN, Y.; KRABBENHOFT, T. J.; WANG, Z. Q.; FLECK, S. J.; AUSSEL, R.; BELLANGER, L.; CHARPAGNE, A.; FOURNIER, C.; KASSAM, M.; LEFEBVRE, G.; MÉTAIRON, S.; MOINE, D.; RIGOREAU, M.; STOLTE, J.; HAMON, P.; COUTURON, E.; TRANCHANT-DUBREUIL, C.; MUKHERJEE, M.; LAN, T.; ENGELHARDT, J.; STADLER, P.; De LEMOS, S. M. C.; IVAMOTO-SUZUKI, S.; SUMIRAT, U.; WAI, C. M.; DAUCHOT, N.; OROZCO-ARIAS, S.; GARAVITO, A.; KIWUKA, C.; MUSOLI, P.; NALUKENGE, A.; GUICHOUX, E.; REINOUT, H.; SMIT, M.; CARRETERO-PAULET, L.; GUERREIRO FILHO, O.; TOMA-BRAGHINI, M.; PADILHA, L.; SERA, G. H.; RUTTINK, T.; HENRY, R.; MARRACCINI, P.; Van de PEER, Y.; ANDRADE, A.; DOMINGUES, D.; GIULIANO, G.; MUELLER, L.; PEREIRA, L. F. P.; PLAISANCE, S.; PONCET, V.; ROMBAUTS, S.; SANKOFF, D.; ALBERT, V. A.; CROUZILLAT, D.; De KOCHKO, A.; DESCOMBES, P. The genome and population genomics of allopolyploid *Coffea arabica* reveal the diversification history of modern coffee cultivars. **Nature Genetics**, v. 56, p. 721-731, 2024.

SANTAMARÍA, N.; MELÉNDEZ, F.; ARROYO, P.; CALVO, P.; SANCHÉZ, F.; LOZANO, J.; SÁNCHEZ, R. Olfactory evaluation of Geisha coffee from Panama using electronic nose. **Chemosensors**, v. 11, n. 559, p. 1-18, 2023.

SANT'ANA, G. C.; PEREIRA, L. F. P.; POT, D.; IVAMOTO, S. T.; DOMINGUES, D. S.; FERREIRA, R. V.; PAGIATTO, N. F.; SILVA, B. S. R.; NOGUEIRA, L. M.; KITZBERGER, C. S. G.; SCHOLZ, M. B. S.; OLIVEIRA, F. F.; SERA, G. H.; PADILHA, L.; LABOUISSSE, J. P.; GUYOT, R.; CHARMETANT, P.; LEROY, T. Genome-wide association study reveals candidate genes influencing lipids and diterpenes contents in *Coffea arabica* L. **Scientific Reports**, v. 8, n. 465, p. 1-12, 2018.

SCHEFFER, R. P.; NELSON, R. R.; ULLSTRUP, A. J. Inheritance of toxin production and pathogenicity in *Cochliobolus carbonum* and *Cochliobolus victoriae*. **Phytopathology**, v. 57, p. 1288-1291, 1967.

SCHOLZ, M. B. D. S.; KITZBERGER, C. S. G.; PAGIATTO, N. F.; PEREIRA, L. F. P.; DAVRIEUX, F.; POT, D.; CHARMETANT, P.; LEROY, T. Chemical composition in wild ethiopian Arabica coffee accessions. **Euphytica**, v. 209, p. 429-438, 2016.

SERA, G. H.; CARVALHO, C. H. S.; REZENDE-ABRAHÃO, J. C.; POZZA, E. A.; MATIELLO, J. B.; ALMEIDA, S. R.; BARTELEGA, L.; SANTOS-BOTELHO, D. M. Coffee leaf rust in Brazil: Historical events, current situation, and control measures. **Agronomy**, v. 12, p. 496-515, 2022a.

SERA, G. H.; CARVALHO, F. G.; FONSECA, I. C. B.; SHIGUEOKA, L. H.; SILVA, S. A.; SILVA, A. G.; ITO, D. S. Resistance to nematode *Meloidogyne paranaensis* in Arabica coffee genotypes introgressed with *Coffea liberica*. **Australian Journal of Crop Science**, v. 14, n. 8, p. 1236-1241, 2020a.

SERA, G. H.; MACHADO, A. C. Z.; ITO, D. S.; SHIGUEOKA, L. H.; SILVA, S. A.; SERA, T. IPR 106: new Arabica coffee cultivar, resistant to some *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita* nematode populations of Paraná. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 20, n. 3, p. 1-6, 2020b.

SERA, G. H.; SERA, T.; AZEVEDO, J. A.; Da MATA, J. S.; RIBEIRO FILHO, C.; DOI, D. S.; ITO, D. S.; FONSECA, I. C. B. Porta-enxertos de café robusta resistentes aos nematoides *Meloidogyne paranaensis* e *M. incognita* raças 1 e 2. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 27, n. 2, p. 171-184, 2006.

SERA, G. H.; SERA, T.; Da MATA, J. S.; ALEGRE, C. R.; FONSECA, I. C. B.; ITO, D. S.; KANAYAMA, F. S.; BARRETO, P. C. Reaction of coffee cultivars Tupi IAC 1669-33 and IPR 100 to nematode *Meloidogyne paranaensis*. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 9, p. 293-298, 2009.

SERA, G. H.; SERA, T.; FAZUOLI, L. C. IPR 102 – Dwarf Arabica coffee cultivar with resistance to bacterial halo blight. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 17, p. 403-407, 2017.

SERA, G. H.; SERA, T.; FONSECA, I. C. B.; ITO, D. S. Resistance to leaf rust in coffee cultivars. **Coffee Science**, Lavras, v. 5, n. 1, p. 59-66, 2010.

SERA, G. H.; SERA, T.; ITO, D. S.; AZEVEDO, J. A.; Da MATA, J. S.; DÓI, D. S.; RIBEIRO FILHO, C.; KANAYAMA, F. S. Resistance to leaf rust in coffee carrying *SH3* gene and others *SH* genes. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 50, n. 5, p. 753-757, 2007a.

SERA, G. H.; SERA, T.; ITO, D. S.; Da MATA, J. S.; DÓI, D. S.; AZEVEDO, J. A.; RIBEIRO FILHO, C. Progenies de *Coffea arabica* cv. IPR-100 resistentes ao nematoide *Meloidogyne paranaensis*. **Bragantia**, v. 66, n. 1, p. 43-49, 2007b.

SERA, G. H.; SERA, T.; MARIUCCI JUNIOR, V.; SHIGUEOKA, L. H. Cultivares de café arábica: origem, características e recomendações para alta rentabilidade. In: POZZA, E. A.; SANTINATO, F.; SERA, G. H.; MATIELLO, J. B.; GUERREIRO FILHO, O.; SANTINATO, R.; SILVA, R. P.; BENVENGA, S. R. **A moderna cafeicultura brasileira: tecnologias que**

afetam a produtividade. Jaboticabal: Funep, 2022b. p. 149-179.

SERA, T. Coffee genetic breeding at IAPAR. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 1, n. 2, p. 179-199, 2001.

SERA, T.; SERA, G. H.; CARDOSO, R. D. L.; ITO, D. S. IPR 98: Rust-resistant dwarf arabica coffee cultivar for dense spacing. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 8, p. 242-244, 2008.

SERA, T.; SERA, G. H.; FAZUOLI, L. C. IPR 103 – Rustic dwarf Arabica coffee cultivar more adapted to hot regions and poor soils. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 13, p. 95-98, 2013.

SERA, T.; SERA, G. H.; FAZUOLI, L. C.; BETTENCOURT, A. J. IPR 99 – Dwarf arabica coffee cultivar resistant to coffee ringspot virus. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 13, p. 91-94, 2013.

SERA, T.; SERA, G. H.; FAZUOLI, L. C.; MACHADO, A. C. Z.; ITO, D. S.; SHIGUEOKA, L. H.; SILVA, S. A. IPR 100 – Rustic dwarf Arabica coffee cultivar with resistance to nematodes *Meloidogyne paranaensis* and *M. incognita*. **Crop Breeding Applied Biotechnology**, v. 17, n. 2, p. 175-179, 2017.

SERA, T.; SERA, G. H.; ITO, D. S.; DOI, D. S. Coffee breeding for durable resistance to leaf rust disease at Instituto Agronômico do Paraná. *In*: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 187-214.

SETOTAW, T. A.; CAIXETA, E. T.; PEREIRA, A. A.; OLIVEIRA, A. C. B.; CRUZ, C. D.; ZAMBOLIM, E. M.; ZAMBOLIM, L.; SAKIYAMA, N. S. Coefficient of parentage in *Coffea arabica* L. cultivars grown in Brazil. **Crop Science**, v. 53, p. 1237-1247, 2013.

SHIGUEOKA, L. H.; SERA, G. H.; SERA, T.; FONSECA, I. C. B.; ANDREAZI, E.; CARVALHO, F. G.; CARDUCCI, F. C.; ITO, D. S. Reaction of Arabica coffee progenies derivative from Icatu to *Meloidogyne paranaensis*. **Bragantia**, v. 75, n. 2, p. 193-198, 2016a.

SHIGUEOKA, L. H.; SERA, G. H.; SERA, T.; SILVA, S. A.; FONSECA, I. C. B.; MACHADO, A. C. Z. Host reaction of arabica coffee genotypes derived from “Sarchimor” to *Meloidogyne paranaensis*. **Nematoda**, v. 3, p. 10-16, 2016b.

SIKORA, R. A.; BRIDGE, J.; STARR, J. L. Management practices: an overview of integrated nematode management Technologies. *In*: LUC, M.; SIKORA, R. A.; BRIDGE, J. (Eds.). **Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture**. 2nd edition, Wallingford: CAB International, 2005. p. 793-826.

SILVA, B. S. R.; SANT’ANA, G. C.; CHAVES, C. L.; ANDROCIOLI, L. G.; FERREIRA, R. V.; SERA, G. H.; CHARMETANT, P.; LEROY, T.; POT, D.; DOMINGUES, D. S.; PEREIRA, L. F. P. Population structure and genetic relationships between Ethiopian and Brazilian *Coffea arabica* genotypes revealed by SSR markers. **Genetica**, v. 147, p. 205-216, 2019.

SILVA, J. A.; BARROS, A. P. O.; RIOS, J. A.; CORREIA, K. C.; MICHEREFF, S. J. Componentes de resistência parcial de plantas a doenças. *In*: RIOS, J. A.; ALMEIDA, L. C.;

SOUZA, E. B. **Resistência de plantas à patógenos**. Recife: Universidade Federal de Pernambuco (UFRPE), 2021. p. 46-69.

SILVA, M. C.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; DINIZ, I.; LOUREIRO, A.; AZINHEIRA, H.; PEREIRA, A. P.; TAVARES, S.; BATISTA, D.; VÁRZEA, V. An overview of the mechanisms involved in Coffee-*Hemileia vastatrix* interactions: Plant and pathogen perspectives. **Agronomy**, v. 12, n. 2, p. 326-355.

SILVA, M. C.; VÁRZEA, V.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; AZINHEIRA, H. G.; FERNANDEZ, D.; PETITOT, A. S.; BERTRAND, B.; LASHERMES, P.; NICOLE, M. Coffee resistance to the main diseases: Leaf rust and coffee berry disease. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, vol. 18, 119-147, 2006.

SILVA, S. A.; BICALHO, A. C. G.; SANTIAGO, D. C.; CUNHA, L. S.; MACHADO, A. C. Z. Assessment of the most suitable nematode inoculum density and plant growth period to screen coffee genotypes for their reaction to *Meloidogyne incognita*. **Nematology**, 22, 373–380, 2020.

SILVAROLLA, M. B.; GONÇALVES, W.; LIMA, M. M. A. Resistência do cafeeiro a nematóides V – Reprodução de *Meloidogyne exigua* em cafeeiros derivados da hibridação de *Coffea arabica* com *C. canephora*. **Nematologia Brasileira**, v. 22, p. 51-59, 1998.

SILVAROLLA, M.; MAZZAFERA, P.; FAZUOLI, L. A naturally decaffeinated arabica coffee. **Nature**, v. 429, p. 826-826, 2004.

SILVAROLLA, M.; MAZZAFERA, P.; De LIMA, M. M. A. Caffeine content of Ethiopian *Coffea arabica* beans. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, n. 1, p. 213-215, 2000.

SILVESTRINI, M.; JUNQUEIRA, M. G.; FAVARIN, A. C.; GUERREIRO-FILHO, O.; MALUF, M. P.; SILVAROLLA, M. B.; COLOMBO, C. A. Genetic diversity and structure of Ethiopian, Yemen and Brazilian *Coffea arabica* L. accessions using microsatellites markers. **Springer Science + Business Media**, v. 6, p. 1367-1379, 2007.

SLAVOVA, G.; GEORGIEVA, V. World production of coffee imports and exports in Europe, Bulgaria and USA. **Trakia Journal of Sciences**, v. 17, n. 1, p. 619-626, 2019.

SMITH, J. Coffee landscapes: Specialty coffee, terroir, and traceability in Costa Rica. **Journal of Culture & Agriculture: Culture, Agriculture, Food and Environment**, v. 40, n. 1, p. 36-44, 2018.

SMITH, J. D.; KINMAN, M. L. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. **Crop Science**, v. 5, p. 595-602, 1965.

SNIJDERS, T. A. B. Fixed and random effects. In: EVERITT, B. S.; HOWELL, D. C. (Eds.). **Encyclopedia of statistics in Behavioral Science**. Volume 2, Chicester: Wiley, 2005. p. 664-665.

SNUSTAD, D. P.; SIMMONS, M. J. **Fundamentos de genética**. 7ª Edição, Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2020. 579 p.

SOSA-MOSS, C.; BARKER, K. R.; DAYKIN, M. E. Histopathology of selected cultivars of tobacco infected with *Meloidogyne* species. **Journal of Nematology**, v. 15, p. 392-397, 1983.

SRINIVASAN, K.H., NARASIMHASWAMY, R.L. A review of coffee breeding work done at the Government Coffee Experiment Station, Balehonnur. **Indian Coffee**, v. 39, p. 311-321, 1975.

SRINIVASAN, C. S.; PRAKASH, N. S.; PADMA JYOTHI, D.; SURESHKUMAR, V. B.; SUBBALAKSHMI, V. Coffee cultivation in India. In: SERA, T.; SOCCOL, C. R.; PANDEY, A.; ROUSSOS, S. Coffee Biotechnology and Quality. **Proceedings of the 3rd International Seminar on Biotechnology in the Coffee Agro-Industry**, Londrina, Brazil. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000. p. 17-26.

STARR, J. L.; MERCER, C. F. Development of resistance varieties. In: PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. L. (Eds.). **Root-knot nematodes**. Wallingford: CAB International, 2010. p. 326-337.

SYLVAIN, P. G. Some observations on *Coffea arabica* L. in Ethiopia. **Turrialba**, v. 5, p. 37-53, 1955.

TALHINHAS, P.; BATISTA, D.; DINIZ, I.; VIEIRA, A.; SILVA, D. N.; LOUREIRO, A.; TAVARES, S.; PEREIRA, A. P.; AZINHEIRA, H. G.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; VÁRZEA, V.; SILVA, M. C. The coffee leaf rust pathogen *Hemileia vastatrix*: one and a half centuries around the tropics. **Molecular Plant Pathology**, v. 18, n. 8, p. 1039-1051, 2017.

TEKEKAY, D. History, botany and ecological requirements of coffee. **Walia**, v. 20, p. 28-50, 1999.

THOMPSON, R. The estimation of variance and covariance components with an application when records are subject to culling. **Biometrics**, v. 29, p. 527-550, 1973.

THUROW, L. B.; CASTRO, C. M.; PEREIRA, A. D. Melhoramento de plantas visando à resistência a patógenos. In: DALLAGNOL, L. J. **Resistência genética: de plantas a patógenos**. Pelotas: Editora UFPel, 2018. p. 66-102.

TOLLENAAR, M.; LEE, E. A. Yield potential, yield stability and stress tolerance in maize. **Field Crops Research**, v. 75, p. 161-169, 2002.

TOMÉ, M. A.; BUENO FILHO, J. S. S.; FERREIRA, D. F. Blocos fixos ou aleatórios? O caso dos ensaios em látex no melhoramento vegetal. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 26, n. 3, p. 576-584, 2002.

TOWNSEND, Z.; BUCKLEY, J.; HARADA, M.; SCOTT, M. A. The choice between fixed and random effects. In: SCOTT, M. A.; SIMONOFF, J. S.; MARX, B. D. (Eds.). **The SAGE handbook of multilevel modeling**. London: Sage Publications Ltd, 2013. p. 73-88.

TRIANANTAPHYLLOU, A. C. Cytological methods for the study of oogenesis and reproduction of root-knot nematode. In: BARKER, K. R.; CARTER, C. C.; SASSER, N. (Eds.). **An advanced treatise on Meloidogyne**. Volume 2, Methodology, Raleigh: North Carolina State University Graphics, 1985. p. 107-114.

TRUDGILL, D. L. Resistance to and tolerance of plant-parasitic nematodes in plants. **Annual Review of Phytopathology**, v. 29, p. 167-192, 1991.

TRUDGILL, D. L.; BLOK, V. C. Apomictic, polyphagous root-knot nematodes: exceptionally

successful and damaging root pathogens. **Annual Review of Phytopatology**, v 39, p. 53-77, 2001.

USDA, United States Department of Agriculture. **Coffee: World markets and trade**, 2022. Disponível em: <https://usda.library.cornell.edu/concern/publications/m900nt40f?locale=en>. Acesso em: 10 abr 2024.

USDA, United States Department of Agriculture. **Coffee: World markets and trade**, 2023. Disponível em: <https://fas.usda.gov/data/coffee-world-markets-and-trade>. Acesso em: 05 abr 2024

Van der PLANK, J. E. **Plant diseases: epidemics and control**. New York: Academics Press, 1963. 349 p.

Van der PLANK, J. E. **Disease resistance in plants**. New York: Academics Press, 1968. 206 p.

Van der PLANK, J. E. **Genetic and Molecular Basis of Plant Pathogenesis**. Berlim: Springer Velag, 1978. 167 p.

Van der PLANK, J. E. **Principles of plant infection**. New York & London: Academic Press, 1975. 216 p.

Van der VOSSSEN, H. A. M. Coffee selection and breeding. *In*: CLIFFORD, M. N.; WILSON, K. C. (Eds). **Coffee: botany, biochemistry and production of beans and beverage**. Croom Helm: London & Sidney, 1985. p. 48-96.

Van der VOSSSEN, H. A. M. State-of-the-art of developing durable resistance to biotrophic pathogens in crop plants, such as coffee leaf rust. *In*: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 1-29.

Van der VOSSSEN, H. A. M. The cup quality of disease-resistant cultivars of Arabica coffee. **Experimental Agriculture**, v. 45, p. 323-332, 2009.

Van der VOSSSEN, H. A. M.; WALYARO, D. J. Additional evidence for oligogenic inheritance of durable host resistance to coffee berry disease (*Colletotrichum kahawae*) in arabica coffee (*Coffea arabica* L.). **Euphytica**, v. 165, p. 105-111, 2009.

VÁRZEA, V. M. P.; MARQUES, D. V. Population variability of *Hemileia vastatrix* vs. coffee durable resistance. *In*: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 53-74.

VÁRZEA, V. M. P.; RODRIGUES JUNIOR, C. J.; SILVA, M. C. M. L.; GOUVEIA, M.; MARQUES, D. V.; GUERRA-GUIMARÃES, L.; RIBEIRO, A. Resistência do cafeeiro a *Hemileia vastatrix*. *In*: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **O estado da arte de tecnologias na produção de café**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2002. p. 297-320.

VEGA, F. E.; ROSENQUIST, E.; COLLINS, W. Global project needed to tackle coffee crisis. **Nature**, v. 425, p. 343, 2003.

VERMA, P. S.; AGARWAL, V. K. **Genetics**. 9th Edition. New Dehli: S. Chand Publishing,

2009. 1294 p.

VIANA, J. M. S.; CRUZ, C. D.; BARROS, E. G. **Genética: Fundamentos**. 2ª Edição, 2ª impressão, Viçosa: Editora UFV, 2012. 330 p.

VILLAIN, L.; BERTRAND, B.; SARAH, J. L.; HERNÁNDEZ, A.; ANTHONY, F.; LASHERMES, P.; CHARMETANT, P.; ANZUETO, F.; CARNEIRO, R. M. G. D. Diversity of root-knot nematodes associated with coffee orchards in Central America. **Nematropica**, v. 43, p 194-206, 2013.

VISHVESHWARA, S. Coffee Breeding in India. **Indian Society of Genetics and Plant Breeding**. v. 34, n. 1, p. 101-109, 1974a.

VISHVESWARA, S. Periodicity of *Hemileia* in arabica selection – S795. **Indian Coffee**, v. 38, p. 49-51, 1974b.

VOLSI, B.; TELLES, T. S.; CALDARELLI, C. E.; CAMARA, M. R. G. The dynamics of coffee production in Brazil. **Plos One**, v. 14, n. 7, p. 1-15, 2019.

WALLER, J. M.; BIGGER, M.; HILLOCKS, R. J. **Coffee pests, diseases and their management**. Chatam, UK: Natural Resources Institute. 2007. 434 p.

WALSH, B.; LYNCH, M. **Evolution and selection of quantitative traits**. New York: Oxford University Press, 2018. 1490 p.

WARD, H. M. Researches on the life history of *Hemileia vastatrix*. **Journal of the Linnaean Society**, v. 19, p. 299-335, 1882.

WEISSMAN, M. **God in a Cup: The Obsessive Quest for the Perfect Coffee**. New York: Houghton Mifflin Harcourt, 2011. 268 p.

WELLMAN, F. L. **Coffee: Botany, cultivation and utilization**. London: Leonard Hill Books, 1961. 488 p.

WINDHAM, M. T.; WINDHAM, A. S. What is a disease? *In*: TRIGIANO, R. N.; WINDHAM, M. T.; WINDHAM, A. S. **Plant pathology concepts and laboratory exercises**. 2nd edition, Boca Raton: CRC Press, 2008. p. 7-10.

WINGARD, S. A. The nature of resistance to disease. *In*: STEFFERUD, A. (Ed.). **Plant diseases: The yearbook of agriculture**. United States Department of Agriculture, Volume 25, Washington: United States Government Printing Office, 1953. p. 165-173.

WOLDESENBET, B.; SUALEH, A.; MOKONEN, N.; ENDRIS, S. Coffee processing and quality research in Ethiopia. *In*: ADUGNA, G.; BELLACHEW, B.; SHIMBER, T.; TAYE, E.; KUFA, T. **Coffee diversity & knowledge**. Addis Ababa: Ethiopian Institute of Agricultural Research, 2008. p. 307-316.

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

YANCE, M. Y. P.; PERÉZ, G. C.; GALDOS, M. E. A.; PARIONA-VELARDE, D. Physicochemical comparison of aqueous extracts from Peruvian coffee husks (Caturra, Catimor and Geisha) varieties. **Coffee Science**, v. 18, p. 1-9, 2023.

YULE, G. V. On the theory of inheritance of quantitative compound characters on the basis of Mendel's laws – a preliminary note. *In*: BATENSON, W.; WILKS, W. (Eds.) **International Conference of Genetics**, 3., 1906, London. Reports...London: Royal Horticultural Society, 1906. p. 140-142.

ZAMBOLIM, L. Current status and management of coffee leaf rust in Brazil. **Tropical Plant Pathology**, v. 41, p. 1-8, 2016.

ZAMBOLIM, L.; CAIXETA, E. T. An overview of physiological specialization of coffee leaf rust – new designation of pathotypes. **International Journal of Current Research**, v. 13, n. 1, p. 15564-15575, 2021.

ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; do VALE, F. X. R.; PEREIRA, A. A.; SAKYAMA, N. S.; CAIXETA, E. T. Physiological races of *Hemileia vastatrix* Berk. Et Br. in Brazil – Physiological variability, current situation and future prospects. *In*: ZAMBOLIM, L.; ZAMBOLIM, E. M.; VÁRZEA, V. M. P. (Eds.) **Durable resistance to coffee leaf rust**. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005. p. 75-98.

ZERGA, K.; TSEGAYE, B. Coffee diversity and conservation in Ethiopia. *In*: LICHTFOUSE, E. (Ed.) **Sustainable agriculture reviews 39**. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 2020. p. 35-55.

ZEVEN, A. C. Landraces: A review of definitions and classifications. **Euphytica**, v. 104, p. 127-139, 1998.

ZIEGLER, A. C. F.; TAMBARUSSI, E. V. Classifying coefficients of genetic variation and heritability for *Eucalyptus* spp.. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 22, n. 2, p. 1-8, 2022.