

CARLOS NICK GOMES

**GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA E SELEÇÃO DE FAMÍLIAS
SUPERIORES DERIVADAS DO CRUZAMENTO *Solanum lycopersicum*
'SANTA CLARA' E *Solanum habrochaites f. glabratum* BGH 6902**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2011**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

G633g
2011

Gomes, Carlos Nick, 1979-

Genética da resistência à requeima e seleção de famílias superiores derivadas do cruzamento *Solanum lycopersicum* 'SANTA CLARA' e *Solanum habrochaites f. glabratum* BGH 6902 / Carlos Nick Gomes. – Viçosa, MG, 2011. xv, 67f. : il. ; 29cm.

Orientador: Derly José Henriques da Silva.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Tomate - Melhoramento genético. 2. Tomate - Doenças e pragas. 3. Tomate - Resistência a doenças e pragas.

4. Tomate - Variedades. I. Universidade Federal de Viçosa.

II. Título.

CDD 22. ed. 635.6422

CARLOS NICK GOMES

**GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA E SELEÇÃO DE FAMÍLIAS
SUPERIORES DERIVADAS DO CRUZAMENTO *Solanum lycopersicum* 'SANTA
CLARA' E *Solanum habrochaites f. glabratum* BGH 6902**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do Programa de Pós-
Graduação em Fitotecnia, para obtenção do título de
Doctor Scientiae.

APROVADA: 20 de dezembro de 2011.

Cosme Damiano Cruz
(Coorientador)

Eduardo Seiti Gomide Mizubuti

Moacil Alves de Souza

Norma Eliane Pereira

Derly José Henriques da Silva
(Orientador)

Àquele que me fortalece.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Departamento de Fitotecnia, pela oportunidade de realização da Pós-Graduação em Agronomia-Fitotecnia.

Ao CNPq e à CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais, pelo financiamento do projeto.

Ao Professor Derly José Henriques da Silva, pela confiança, amizade, exemplo profissional e pessoal.

Aos Professores Cosme Damião Cruz, Eduardo Mizubuti, Everaldo Barros e Fabyano Fonseca, pelo incentivo e colaboração.

Aos meus amigos do Núcleo de Estudos em Olericultura (NEO), pelo auxílio na coleta dos dados.

Aos meus amigos Bruno Marim e Ariane, Marcos e Rita, Gustavo e Alexandra, Mychelle e Victor, Jorge (Mariconer) Aguilera, Victor (Valete) Souza, Luiz Felipe (Peixe Podre) Mesquita, Bruno Laurindo, Fábio Sobreira, Izaias Neto, Gabriel Belfort, André Mattedi, Mateus e Marcelo, pela amizade e boa convivência.

Em especial, à minha família, base sólida e responsável direta pela minha formação.

BIOGRAFIA

CARLOS NICK GOMES, filho de José Carlos Gomes e Rita de Cássia Silva Gomes, nasceu no dia 22 de dezembro de 1979, na cidade de Itambacuri, Estado de Minas Gerais, Brasil.

Em dezembro de 1997, formou-se Técnico Agrícola pela Central de Ensino e Desenvolvimento Agrário de Florestal, UFV Campus Florestal, em Florestal, Minas Gerais.

Em dezembro de 2004, graduou-se Engenheiro-Agrônomo pela Universidade Federal de Lavras (UFLA), em Lavras, Minas Gerais.

Em março de 2005, ingressou no Programa de Pós-Graduação, em nível de Mestrado, em Fitotecnia – área de concentração em Produção Vegetal – da UFLA, submetendo-se à defesa da dissertação em fevereiro de 2007.

Em agosto de 2007, iniciou o Programa de Pós-Graduação, em nível de Doutorado, em Fitotecnia da UFV, submetendo-se à defesa da tese em 20 de dezembro de 2011.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	ix
RESUMO.....	xii
ABSTRACT	xiv
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	3
2.1. Conjuntura da tomaticultura no agronegócio brasileiro	3
2.2. Patossistema – Tomateiro x <i>Phytophthora infestans</i>	4
2.3. Alelos e QTLs de resistência a <i>P. infestans</i>	6
3. REFERÊNCIAS	8
CAPÍTULO I – GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA NO PATOSSISTEMA TOMATEIRO - <i>Phytophthora infestans</i>	11
GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA NO PATOSSISTEMA TOMATEIRO - <i>Phytophthora infestans</i>	12
RESUMO.....	12
GENETICS OF RESISTANCE TO LATE BLIGHT IN TOMATO - <i>Phytophthora infestans</i> pathosystem	13
ABSTRACT	13
INTRODUÇÃO.....	14
MATERIAL E MÉTODOS	16
Recursos fitogenéticos.....	16

Condições experimentais e ensaios de campo.....	16
Isolados e preparo do inóculo.....	17
Avaliação da severidade da requeima.....	18
Análises estatísticas.....	18
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	20
Natureza da herança da resistência à requeima.....	20
Influência dos efeitos devido aos desvios de dominância.....	22
Influência genética e ambiental no controle do caráter.....	23
Adequação aos modelos biométricos.....	24
CONCLUSÕES.....	29
REFERÊNCIAS.....	30
CAPÍTULO II – PARÂMETROS GENÉTICOS E CORRELAÇÕES ENTRE CARACTERES ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA À REQUEIMA E ATRIBUTOS DE QUALIDADE DE FRUTOS EM PROGÊNIE DE <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum</i> <i>habrochaites f. glabratum</i>	33
PARÂMETROS GENÉTICOS E CORRELAÇÕES ENTRE CARACTERES ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA À REQUEIMA E ATRIBUTOS DE QUALIDADE DE FRUTOS EM PROGÊNIE DE <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f.</i> <i>glabratum</i>	34
RESUMO.....	34
GENETIC-STATISTICAL PARAMETERS AND CORRELATIONS BETWEEN LATE BLIGHT RESISTANCE AND FRUIT QUALITY ATTRIBUTES IN <i>Solanum</i> <i>lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites</i> PROGENIES.....	35
ABSTRACT.....	35
INTRODUÇÃO.....	36
MATERIAL E MÉTODOS.....	38
Recursos fitogenéticos.....	38
Condições experimentais e ensaios de campo.....	38
Isolados e preparo do inóculo.....	39
Quantificação da doença.....	39
Análises genéticoestatísticas.....	40
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	42

CONCLUSÕES	49
REFERÊNCIAS	50
CAPÍTULO III – SELEÇÃO DIRETA E INDIRETA E ÍNDICES DE SELEÇÃO EM PROGÊNIE DE <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	53
SELEÇÃO DIRETA E INDIRETA E ÍNDICES DE SELEÇÃO EM PROGÊNIE DE <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	54
RESUMO.....	54
DIRECT AND INDIRECT SELECTION AND SELECTION ÍNDICES <i>Solanum lycopersicum</i> and <i>Solanum habrochaites</i> PROGENIES	55
ABSTRACT	55
INTRODUÇÃO.....	56
MATERIAL E MÉTODOS	58
Recursos fitogenéticos.....	58
Condições experimentais e ensaios de campo.....	58
Isolados patogênicos e preparo do inóculo.....	59
Quantificação da doença	59
Índices de seleção	60
RESULTADOS E DISCUSSÃO	62
CONCLUSÕES	66
REFERÊNCIAS	67

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Distribuição dos valores de área abaixo da curva da requeima (AACPR) na geração F₂, derivada do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902)..... 21
- Figura 2 - Distribuição dos valores de área abaixo da curva da requeima (AACPR) na geração F_{2:3}, derivada do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902)..... 21

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Valores de curtose e assimetria da distribuição da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima nas gerações F_2 e $F_{2:3}$	22
Tabela 2 - Estimativas de parâmetros genéticos e ambientais que influenciam o caráter resistência por meio das médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> ('Santa Clara') e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i> (BGH 6902) – F_2 e $F_{2:3}$	23
Tabela 3 - Médias (\hat{m}), variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e variância da média $\hat{v}(\hat{m})$ da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> ('Santa Clara') e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i> (BGH 6902) – F_1 , F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$, $RC_{1:2}$, F_{1c} , $RC_{1:1c}$, e $RC_{1:2c}$	25
Tabela 4 - Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados por meio do modelo completo, com base na média da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> ('Santa Clara') e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i> (BGH 6902) – F_1 , F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$, $RC_{1:2}$, F_{1c} , $RC_{1:1c}$, e $RC_{1:2c}$	26
Tabela 5 - Decomposição não ortogonal da soma de quadrado de parâmetros (m, d, a, aa, ad e dd), pelo método de eliminação de Gauss, por meio de médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> ('Santa Clara') e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i> (BGH 6902).....	27
Tabela 6 - Análise de variância e decomposição não ortogonal da soma de quadrado de parâmetros (m, d, a,) do modelo aditivo-dominante pelo método de eliminação de Gauss,	

por meio de médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> ('Santa Clara') e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i> (BGH 6902) – F _{1c} , F _{2:3} , RC _{1:1c} e RC _{1:2c}	28
Tabela 2 - Resumo da análise de variância agrupada de 220 famílias F _{2:3} avaliadas quanto a caracteres epidemiológicos e de qualidade de frutos, juntamente com seis testemunhas comuns em dois ensaios.....	43
Tabela 2 - Estimativas da variância genotípica média (V _g), herdabilidade no sentido amplo (h _a ²), coeficiente de variação genética (CV _g), coeficiente de variação experimental (CV _e), razão entre coeficiente de variação experimental e ambiental (CV _g /CV _e), para caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima e de qualidade de frutos de progênies de tomateiro	44
Tabela 3 - Estimativas de herdabilidade pai/filho, Smith e Kinman (1965), de caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima de progênies de tomateiro derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	46
Tabela 4 - Correlações fenotípicas (F), genotípicas (G) e ambientais (A) entre caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima em progênies de tomateiro derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	47
Tabela 5 - Correlações entre a área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade do fruto em progênies de tomateiro derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	47
Tabela 3 - Estimativas das médias (\bar{x}_0), herdabilidade (h ²) e ganhos de seleção em porcentagem (GS%) obtidos por meio da seleção direta e indireta em progênie F _{2:3} derivada do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	62
Tabela 2 - Matriz de correlações entre a área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade do fruto em progênies de tomateiro derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites f. glabratum</i>	63
Tabela 3 - Estimativas dos ganhos de seleção (GS%) obtidos para três variáveis em estudo por meio de índices propostos por Smith e Hazel e Mulamba e Mock (1978), com pesos econômicos (Pe) tendo como variável principal a área abaixo da curva de	

progresso da requeima	64
Tabela 4 - Estimativas de ganhos genéticos preditos utilizando a seleção direta e indireta, índice clássico e índice baseado na soma de <i>Ranks</i> na seleção de famílias derivadas do cruzamento entre <i>Solanum lycopersicum</i> e <i>Solanum habrochaites</i> f. <i>glabratum</i>	65

RESUMO

GOMES, Carlos Nick, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, dezembro de 2011. **Genética da resistência à requeima e seleção de famílias superiores derivadas do cruzamento *Solanum lycopersicum* ‘SANTA CLARA’ e *Solanum habrochaites f. glabratum* BGH 6902.** Orientador: Derly José Henriques da Silva. Coorientadores: Cosme Damião Cruz e Everaldo Gonçalves de Barros.

A requeima é a mais destrutiva das doenças que acometem o tomateiro, com prejuízos que ultrapassam três bilhões de dólares anuais em todo o mundo. Germoplasmas silvestres são frequentemente utilizados em programas de melhoramento do tomateiro. Todavia, a progênie desses cruzamentos normalmente possui caracteres indesejáveis agronomicamente, sobretudo relativos à qualidade dos frutos. Não há no mercado cultivares resistentes, e o sucesso para a sua obtenção requer estudo dos mecanismos associados a herança, efeitos gênicos e interações alélicas e não alélicas que atuam na expressão da resistência; e estimação de parâmetros genéticoestatísticos e quantificação da associação entre caracteres de resistência e qualidade de frutos, bem como o uso de critérios de seleção eficientes para selecionar famílias superiores. Estudou-se a herança e estimaram-se os parâmetros genéticos associados à resistência a *Phytophthora infestans* em quatro gerações segregantes (F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$), além dos genitores e da F_1 , em condições de campo. Estimaram-se parâmetros genéticoestatísticos, quantificou-se a associação entre caracteres de resistência e qualidade de frutos e compararam-se diferentes critérios de seleção em progênies do cruzamento *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum* quanto à área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade de frutos, sólidos solúveis totais e acidez titulável total, em 220 famílias $F_{2:3}$. Constatou-se que o controle genético da resistência à requeima é de natureza quantitativa, com alelos recessivos atuando na expressão do

caráter. A dominância exerce substancial influência na expressão do caráter. A resistência à requeima é muito influenciada pelo ambiente, tendo em vista a magnitude do componente de variância ambiental na $F_{2:3}$ e estimativas de baixa magnitude da herdabilidade no sentido amplo. O modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar as variações de característica. Herdabilidades, obtidas por meio da regressão pai-filho, foram elevadas e indicaram a possibilidade de ganhos satisfatórios e sucesso na introgressão de alelos de resistência. As correlações foram negativas, de magnitude intermediária a elevada entre as variáveis, área abaixo da curva de progresso da requeima, sólidos solúveis totais e acidez titulável total e indicaram que alelos de resistência podem estar associados a alelos que contribuem favoravelmente para a qualidade organoléptica dos frutos, o sabor. Os critérios de seleção utilizados resultaram em ganhos genéticos satisfatórios e adequados ao ideótipo proposto e decréscimo na área abaixo da curva de progresso da requeima, seguido de incremento nos valores de sólidos solúveis totais e acidez titulável total. A seleção direta e indireta e o índice de Mulamba e Mock resultaram em ganhos individuais mais equilibrados e em maiores ganhos totais.

ABSTRACT

GOMES, Carlos Nick, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, december 2011. **Genetics of resistance to late blight and selection of superior families derived from the cross between *Solanum lycopersicum* ‘Santa Clara’ and *Solanum habrochaites f. glabratum* BGH 6902.** Adviser: Derly José Henriques da Silva. Co-Advisers: Cosme Damião Cruz and Everaldo Gonçalves de Barros.

The late blight is the most destructive of disease affecting the tomato, with losses in excess of three billion dollars annually worldwide. Wild germplasm are often used in tomato breeding programs. However, the progeny of these crosses often have undesirable agronomic characters, especially on the quality of fruit. There are no resistant cultivars on the market, and success to obtain requires study of the mechanisms associated with inheritance, gene effects and allelic and non allelic interactions that operate in the expression of resistance, genetic statistics parameter estimation and quantification of the association between resistance and quality characters fruit, as well as the use of efficient selection criteria to select superior families. We studied the inheritance and to estimate genetic parameters associated with to *P. infestans* in four segregating generations (F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$) in addition to the parents and F_1 , in the field conditions; genetic statistic parameters was estimated, assessed the association between resistance and quality characters of fruits and compared different criteria for selection in progenies of crossing *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites f. glabratum* as the area under curve of progress of late blight and fruit quality attributes, total soluble solids and total titrable acidity in 220 $F_{2:3}$. Constacted that the genetic control of resistance to late blight is quantitative, with recessive alleles acting on trait expression. The dominance exerts substantial influence on trait expression. Resistance to late blight is greatly influenced by the environment, in view of the magnitude of the

environment component of variance in the $F_{2:3}$ and a low magnitude estimate of broad sense heritability. The additive-dominant model was sufficient to explain variations in characteristic. Heritability, obtained by parent-offspring regression, was high and indicated the possibility of satisfactory earnings and success in the introgression of resistance alleles. The correlations were negative, the high-magnitude intermediate between the variables, the area under the curve of progress of late blight, soluble solids and titrable acidity and indicated that resistance alleles may be associated with alleles that contribute positively to the satisfactory and appropriate to the ideotype proposed decrease in area under the curve of progress of late blight, followed by an increase in the amounts of soluble solids and total titrable acidity. The direct and indirect selection and index Mulamba Mock and resulted in more balanced individual gains and higher total grains.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) é a segunda hortaliça mais consumida mundialmente e, em razão disso, seu cultivo encontra-se amplamente difundido. Uma característica marcante dessa cultura é sua versatilidade, uma vez que o fruto pode ser consumido *in natura* ou processado na forma de molhos e sucos, entre outros subprodutos.

Nutricionalmente, o tomate é fonte de vitaminas dos complexos A e C. Atualmente, constata-se aumento na sua demanda de consumo em virtude da importância do licopeno, carotenoide responsável pela cor do fruto e agente antioxidante, e de seus benefícios na prevenção de doenças cardiovasculares e oncológicas.

Em contraposição a esse cenário favorável, a tomaticultura é caracterizada como atividade de elevado risco econômico em razão, principalmente, do grande número de patógenos que causam doenças na cultura. Estima-se que aproximadamente 200 doenças e, ou, distúrbios fisiológicos podem acometer o tomateiro. Embora apenas cinco raramente apareçam simultaneamente, essas enfermidades podem resultar em grandes danos, seja pela falta de controle eficaz, seja pela elevação do custo de produção com a aplicação de agrotóxicos (LOPES; ÁVILA, 2005).

Entre os patógenos de maior importância, destaca-se o oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, causador da doença conhecida como mela, ou requeima, responsável por perdas significativas na produção. Uma vez que epidemias sob condições favoráveis podem acarretar total comprometimento da produção, seu manejo pode ser realizado por meio de técnicas culturais, pela aplicação de fungicidas ou por meio da utilização de cultivares que expressem resistência genética ao patógeno (MIZUBUTI, 2001).

A medida mais empregada é, sem dúvida, o controle químico, seja de forma preventiva, seja de forma curativa. Entretanto, tal modo de controle não só diminui a remuneração final do produtor, como também traz riscos à sua saúde, à dos trabalhadores e consumidores de tomate, tendo em vista a elevada taxa de contaminação dos frutos em razão da má utilização de produtos químicos. Outro impacto negativo da utilização do controle químico é a contaminação do meio ambiente quando usado inadequadamente. Ressalta-se o fato de que o controle químico também é responsável pela seleção e, ou, predominância de isolados resistentes, acarretando aumento no número de aplicações, todavia cada vez menos eficientes.

Na tentativa de reverter esse quadro, a principal alternativa é a introgressão de genes de resistência de espécies silvestres na espécie cultivada, uma vez que substancial variação genética está presente nessas espécies, configurando-se como rica fonte de genes responsáveis pelo controle de caracteres agronômicos de interesse.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Conjuntura da tomaticultura no agronegócio brasileiro

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) é a segunda hortaliça mais consumida em todo o mundo. No ano de 2010, a produção mundial de tomate foi de 145,6 milhões de toneladas (FAOSTAT, 2012). Nesse mesmo ano, a produção brasileira foi de 3,6 milhões de toneladas, fazendo do Brasil o nono colocado entre os principais produtores da hortaliça (FAOSTAT, 2012).

No triênio 2005-2007, perto de R\$ 1,8 bilhão foi movimentado pelo agronegócio do tomate em todo o país, o equivalente a 16% do Produto Interno Bruto (PIB) gerado pela produção de hortaliças (Di GIULIO, 2007).

Minas Gerais destaca-se como o terceiro maior produtor de tomate do Brasil, com produção média em 2011 de 479.803 t, sendo 401.703 t voltadas para o mercado de tomates de mesa e 78.100 t para a indústria. Em termos percentuais, o Estado é responsável por 11,22% da produção total do país (Secretaria de Estado de Agricultura do Estado de Minas Gerais, 2012).

Entre as principais regiões produtoras em Minas, destacam-se as regiões de planejamento (RP): Central, Triângulo e Sul de Minas. A RP Zona da Mata foi responsável por 3,39% do total produzido no ano de 2011, cerca de 13.616 t, com produtividade média de 60.78 t ha⁻¹ (SECRETARIA DE ESTADO DE AGRICULTURA DO ESTADO DE MINAS GERAIS, 2012).

Além da sua relevante importância econômica, o cultivo do tomate está entre as principais atividades geradoras de emprego na agricultura brasileira. Somente o tomate de mesa emprega cerca de 300.000 pessoas, direta e indiretamente (ABCSEM, 2008).

Ademais, a tomaticultura é uma atividade em franca expansão. Dados apontam que a produção mundial duplicou nos últimos 20 anos, impulsionada pelo aumento da

demanda do produto, principalmente do mercado destinado ao consumo da fruta fresca.

A média de crescimento da produção nos principais países produtores foi de aproximadamente 45%. No Brasil, verificou-se um crescimento da ordem de 100% no mesmo período. Segundo dados da FAO, entre 1983/85 e 2003/05 o crescimento do consumo mundial *per capita* de tomate girou em torno de 36%, passando de 14 kg por pessoa por ano para 19 kg (CARVALHO; GUI PAGLIUCA 2007).

2.2. Patossistema – Tomateiro x *Phytophthora infestans*

O tomate é suscetível a várias doenças causadas por fungos, bactérias, nematoides e vírus. Contudo, poucas são consideradas principais; entre elas, a mela, ou requeima, causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, destaca-se como a mais destrutiva. Conforme Fry e Goodwin (1997), quatro são as razões para tal consideração: a) a taxa de progresso da doença é muito alta; logo, a cultura pode ser completamente comprometida em poucos dias de epidemia; b) baixos níveis de *P. infestans* são de difícil detecção, de maneira que, quando detectada a doença, medidas preventivas são pouco eficientes; c) o número de esporângios produzidos é muito elevado, pois cada lesão chega a produzir 300.000 novos esporângios por dia; e d) o tempo decorrido entre a penetração do patógeno e a dispersão de novos esporos pode ser menor que cinco dias (FOOLAD et al., 2008), caracterizando a doença como “explosiva” (MIZUBUTI, 2001) e o patógeno, como “destruidor de plantas” (FRY, 2008).

O patógeno encontra-se disseminado em todas as regiões produtoras de tomate do Brasil. As condições ideais para o desenvolvimento da doença são locais úmidos e com temperaturas entre 15 e 25°, entretanto pode haver o aparecimento de epidemias severas de requeima em plantios de tomate no verão, quando as temperaturas são mais elevadas (MIZUBUTI, 2001; MIZUBUTI; MAFFIA, 2005).

A população de *P. infestans* no Brasil é formada por linhagens clonais altamente especializadas (SUASSUNA et al., 2004): A BR-1, composta por indivíduos do grupo de compatibilidade A2 e de ocorrência predominante em batateira; e a US – 1, composta por indivíduos do grupo de compatibilidade A1 (REIS et al., 2003).

A requeima afeta todos os órgãos aéreos do tomateiro. Os sintomas mais típicos são identificados nas folhas na forma de lesões necróticas de formato irregular e coloração escura. As lesões possuem aspecto encharcado durante seu desenvolvimento,

característica que dá nome à doença, mela. Outra característica marcante é que, sob condições de elevada temperatura, é possível verificar-se na face abaxial das folhas o anel de esporulação. Esse anel é composto por esporangióforos e esporângios do patógeno. À medida que as lesões se expandem ocorre o crestamento do tecido foliar, conferindo aspecto de queima à folha, por isso a denominação requeima (MIZUBUTI, 2001).

A doença é responsável por perdas significativas na produção. Calcula-se que, no Brasil, 15 a 20% do custo de produção é gasto no controle químico da doença (MIZUBUTI, 2001). Considerando-se que no ano de 2008 foram cultivados cerca de 60 mil hectares e que o custo aproximado para o cultivo de um hectare de tomate foi, em média, de R\$30.000,00, o gasto com o controle químico de *P. infestans* nesse ano foi de R\$ 280 milhões.

No âmbito mundial, aproximadamente um bilhão de dólares em recursos é gasto anualmente na tentativa de diminuir os danos causados pela requeima (MIZUBUTI; FRY, 2006).

Mizubuti (2001) ressaltou a importância de não se considerarem somente as perdas de ordem econômica, mas também aquelas de ordem social e ecológica, como: o risco de intoxicação de aplicadores e consumidores devido à ingestão de resíduos de fungicidas; e o comprometimento da renda dos produtores em consequência da elevação do custo de produção, bem como os aumentos na quantidade e número de produtos aplicados na lavoura.

Atualmente, a principal forma de controle da requeima empregada é por meio do uso de fungicidas. Além das considerações anteriores, o controle químico também é responsável pela seleção e, ou, predominância de isolados resistentes, o que acarreta aumento no número de aplicações. Contudo, não se encontram no mercado cultivares com resistência duradoura, e sua obtenção é dificultada pela elevada taxa de mutação verificada em *P. infestans* e também pelo fato de a herança dos genes envolvidos na resistência ser, em muitos casos, poligênica (BROUWER et al., 2004; ABREU et al., 2008). Isolados resistentes ao metalaxyl ocorrem frequentemente em tomate (55%), enquanto na batata a frequência é de 38% (REIS et al., 2003).

A presença desses isolados indica a possibilidade de reprodução sexual. No entanto, é importante salientar que estudos desenvolvidos por Reis et al. (2003) indicaram a existência de certa especificidade de hospedeiros e apontam para a não ocorrência de reprodução sexuada, contudo destacando a possibilidade de ocorrência a qualquer momento.

Quando há condições favoráveis ao desenvolvimento do patógeno, Reis et al. (2005) sugeriram que, em média, são necessárias de 15 a 20 pulverizações de fungicidas, as quais podem ser utilizadas preventivamente ou de forma curativa. Os fungicidas mais utilizados são: oxicloreto de cobre, mancozeb, clorotalonil, cimoxanil (protetores), dimetomorfe, propamocarbe e metalaxil (sistêmicos).

A ineficácia do controle químico vem sendo relatada por diversos produtores (REIS et al., 2005). Segundo esses autores, o problema pode estar relacionado tanto a fatores ambientais quanto à insensibilidade das populações de *P. infestans* aos fungicidas. Estudos conduzidos por Reis et al. (2002) com o objetivo de monitorar a população de *P. infestans* na Zona da Mata mineira sugeriram que há evidências de que a população nessa região é composta de isolados da linhagem clonal US-1, de várias raças e baixa sensibilidade ao metalaxyl. Esses autores, no entanto, destacaram a importância da estruturação dos programas de melhoramento voltados para a região, em virtude da variabilidade quanto à resistência ao metalaxyl e à ineficácia dos genes R, que conferem resistência vertical, como Ph-1 e Ph-2, em restringir o desenvolvimento da doença. Entre os anos de 1998 e 2000, verificou-se aumento de 75% na frequência de indivíduos resistentes ao metalaxyl. De forma conclusiva, os referidos autores ainda apontaram a necessidade de os programas de melhoramento buscarem a incorporação da resistência horizontal ou duradoura à requeima, uma vez que esse tipo de resistência poderá contribuir para a diminuição na utilização de fungicidas.

2.3. Alelos e QTLs de resistência a *P. infestans*

São duas, as formas de resistência genética a requeima. A primeira é conhecida como resistência vertical ou resistência específica. A herança desse tipo de resistência é monogênica e os genes que a conferem são conhecidos com genes “R”.

No tomateiro três genes R já foram reportados: Ph-1 (PEIRCE 1971, citado por FOOLAD et al., 2008); Ph-2 (MOREAU et al., 1998) e Ph-3 (CHUNWONGSE et al., 2002). O primeiro possui dominância completa e está localizado na extremidade distal do cromossomo 7. Os demais possuem dominância parcial, Ph-2 está localizado no cromossomo 10 e Ph-3 no cromossomo 9. Estes genes R foram identificados em *Solanum pimpinellifolium* e, posteriormente, introgrididos no tomateiro (FOOLAD et al., 2008).

Recentemente, KOLE et al. (2006) relataram o mapeamento de um gene “R”

chamado Ph-4 no cromossomo 2, em uma população de RIL derivada de um cruzamento entre uma variedade suscetível de tomate e uma subamostra resistente de *S. pimpinellifolium*.

É importante destacar que novos isolados de *P. infestans* suplantaram a resistência conferida por Ph-1 e Ph-2 em alguns países (CHUNWONGSE et al., 2002; REIS et al., 2002; IRZHANSKY & COHEN 2006). Ph-3 confere um alto nível de resistência quando comparado aos anteriores, mas segundo BRUSCA (2003), a resistência também foi suplantada por isolados resistentes. Contudo, um novo gene que confere resistência vertical à requeima já foi identificado e localizado na extremidade distal do cromossomo 1. O gene em questão foi denominado Ph-5 (FOOLAD et al., 2008).

QTLs foram identificados em *S. habrochaites* (BROUWER et al. 2004), no entanto, é necessária uma transferência mais eficiente da resistência para o tomate cultivado.

3. REFERÊNCIAS

ABCSEM. Associação brasileira de comércio de mudas e sementes. Disponível em: <<http://www.abcsem.com.br/noticia.php?cod=284>>. Acesso em: fev. 2010.

ABREU, F. B.; SILVA, D. J. H.; CRUZ, C. D.; MIZUBUTI, E. S. G. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Peronosporales, Pythiaceae) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp.) formerly (*Lycopersicum* sp.) Solanales, Solanaceae. **Genetics and Molecular Biology**, v. 31, p. 493-497, 2008.

BROUWER, D. J.; JONES, E. S.; ST. CLAIR, D. A. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. **Genome**, v. 47, p. 475-492, 2004.

BRUSCA, J.P. **Inheritance of tomato late blight resistance from ‘Richter’s Wild Tomato’ and evaluation of late blight combinations in adapted fresh market tomato backgrounds**. MS Thesis, North Carolina State University, Raleigh, USA, 2003.

CARVALHO, J. L.; GUI PAGLIUCA, L. Tomate, um mercado que não pára de crescer globalmente. **Hortifruti Brasil**, n. 58, p. 6-14, 2007.

CEPEA. Centro de Estudos Avançados em Economia Aplicada. **PIB AGRO MINAS GERAIS**. Disponível em: <<http://www.cepea.esalq.usp.br/pibmg>>. Acesso em: fev. 2010.

CHUNWONGSE, J.; CHUNWONGSE, C.; BLACK, L.; HANSON, P. Molecular mapping of the Ph-3 gene for late blight resistance in tomato. **Journal Horticultural Science Biotechnology**. v. 77, p. 281-286, 2002.

DI GIULIO, G. M. Setor tomateiro cresce e demanda aumento de pesquisas. **Revista Inovação**, p. 42-44, 2007.

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Disponível em: <<http://faostat.fao.org>>. Acesso em: jan. 2012.

FOOLAD, M. R.; MERK, H. L.; ASHRAFI, H. Genetics, Genomics and Breeding of Late Blight and Early Blight Resistance in Tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, n. 27, p. 75-107, 2008.

FRY, W.; GOODWIN, S. B. Re-emergence of potato and tomato late blight in the United States. **Plant Disease**, v. 81, p. 1349-1357, 1997.

FRY, W. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. **Molecular Plant Patholog**, v. 9, p. 385-40, 2008.

IRZANSKY, I. & COHEN, Y. Inheritance of resistance against *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pimpinellifolium* L3707. **Euphytica**. v. 149, p. 309-316, 2006.

KOLE, C.; ASHRAFI, H.; LIN, G.; FOOLAD, M. **Identification and molecular mapping of a new R gene, Ph-4, conferring resistance to late blight in tomato**. Solanaceae Conf. Univ. of Wisconsin, Madison, Abstr. 449, 2006.

LOPES, C. A.; ÁVILA, A. C. **Doenças do tomateiro**. Brasília: Embrapa Hortaliças, 2005. 151 p.

MIZUBUTI, E. S. Requeima ou mela da batateira e do tomate. In: LUZ, E. D. M. N.; SANTOS, A. F.; MATSUOKA, K.; BEZERRA, J. L. **Doenças causadas por Phytophthora no Brasil**. Campinas, SP: Livraria e Editora Rural, 2001. p. 100-174.

MIZUBUTI, E. S. G.; MAFFIA, L. A. O que há de novo sobre requeima? **Revista Correio**. n. 1, p. 11-13, 2005.

MIZUBUTI, E. S. G.; FRY, W. E. Potato late blight. In: COOKE, B. M.; JONES, D. G.; MOREAU, P.; THOQUET, P.; OLIVIER, J.; LATERROT, H.; GRIMSLEY, N. Genetic mapping of *Ph-2*, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. **Molecular Plant–Microbe Interact**. v.11, p. 259–269, 1998.

KAYE, B. **The epidemiology of plant diseases**. The Netherlands: Springer, 2006. p. 445- 471.

REIS, A.; RIBEIRO, F. H. S.; MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Sensitivity of brasilian isolates of *Phytophthora infestans* to commonly used in tomato and potato

crops. **Plant Disease**, v. 27, p. 1279-1284, 2005.

REIS, A.; SMART, C. D.; FRY, W. E.; MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Characterization of isolates of *Phytophthora infestans* from southern and southeastern Brazil from 1998 to 2000. **Plant Disease**, v. 87, p. 896-900, 2003.

REIS, A.; SUASSUNA, N. D.; ALFENAS, A. C.; MIZUBUTI, E. S. G. Monitoramento da população de *Phytophthora infestans* na região da Zona da Mata de Minas Gerais de 1998 a 2000. **Fitopatologia Brasileira**, v. 27, p. 614-620, 2002.

SECRETARIA DE ESTADO DE AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO DE MINAS GERAIS. Disponível em: <<http://www.agricultura.mg.gov.br/dados-do-agronegocio>>. Acesso em: fev. 2012.

SUASSUNA, N. D.; MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Aggressiveness and host specificity of brazilian isolates of *Phytophthora infestans*. **Plant Pathology**, v. 53, p. 405-413, 2004.

**CAPÍTULO I – GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA NO
PATOSSISTEMA TOMATEIRO - *Phytophthora infestans***

GENÉTICA DA RESISTÊNCIA À REQUEIMA NO PATOSSISTEMA TOMATEIRO - *Phytophthora infestans*

RESUMO

A requeima é a mais destrutiva das doenças que acometem o tomateiro, com prejuízos que ultrapassam três bilhões de dólares anuais em todo o mundo. Não há no mercado cultivares resistentes, e o sucesso para a sua obtenção requer estudo dos mecanismos associados a herança, efeitos gênicos e interações alélicas e não alélicas que atuam na expressão da resistência. Estudou-se a herança, e estimaram-se os parâmetros genéticos associados à resistência a *Phytophthora infestans* em quatro gerações segregantes (F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$) derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*, além dos genitores e da F_1 , em condições de campo. Constatou-se que o controle genético da resistência à requeima é de natureza quantitativa, com alelos recessivos atuando na expressão do caráter. A dominância exerce substancial influência na expressão do caráter. A resistência à requeima é muito influenciada pelo ambiente, tendo em vista a magnitude do componente de variância ambiental na $F_{2:3}$ e estimativas de baixa magnitude da herdabilidade no sentido amplo. O modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar as variações da característica.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum*, *Solanum habrochaites f. glabratum*, controle genético, efeito aditivo, efeito de dominância.

**GENETICS OF RESISTANCE TO LATE
BLIGHT IN TOMATO - *Phytophthora infestans* pathosystem**

ABSTRACT

The late blight is among the most destructive diseases affecting tomato, with losses that exceed three billion dollars annually worldwide. There are no resistant cultivars on the market and success to its obtainment requires study of the mechanisms associated to the inheritance, gene effects allelic and non-allelic interactions that operate in the expression of resistance. The inheritance was studied and the genetic parameters associated to the resistance to *Phytophthora infestans* was estimated in four segregating generations (F_2 , $F_{2:3}$, $RC_{1:1}$ and $RC_{1:2}$) derived from crosses between *Solanum lycopersicum* and *Solanum habrochaites f. glabratum*, and also the genitors and F_1 , under field conditions. It was found that the genetic control of the resistance to late blight is quantitative with recessive alleles acting in the expression of character. The dominance exerts substantial influence on the expression of the character. Resistance to late blight is greatly influenced by the environment, considering the magnitude of the environmental component of variance in $F_{2:3}$ and a low magnitude estimation of heritability in a broad sense. The additive-dominant model was sufficient to explain the variations of the characteristics.

Keywords: *Solanum lycopersicum*, *Solanum habrochaites f. glabratum*, genetic control, additive effects, dominance effect.

INTRODUÇÃO

Os primeiros relatos de danos associados a *Phytophthora infestans*, patógeno causador da requeima do tomateiro e da batateira, remontam a meados do século XIX, e, 150 anos após, esforços para que os prejuízos causados pela doença sejam minimizados representam um dispêndio financeiro que ultrapassa três bilhões de dólares anuais em todo o mundo (FRY, 2008).

A requeima é a mais destrutiva das doenças que acometem o tomateiro, e, em condições climáticas favoráveis ao desenvolvimento do patógeno, severas epidemias podem levar à perda total das lavouras (MIZUBUTI, 2001). Entre as principais medidas de controle, a aplicação de fungicidas é a mais utilizada, todavia sua prática é onerosa e, se realizada inadequadamente, traz riscos ao meio ambiente e seleciona patógenos resistentes. Alternativamente, o desenvolvimento e uso de cultivares geneticamente resistentes representam estratégia satisfatória de controle da requeima.

Melhoristas e fitopatologistas recomendam o manejo varietal como a principal medida para controlar e, ou, reduzir as perdas ocasionadas pela doença, notadamente eficaz quando combinada com outras medidas de controle. São conhecidos dois tipos de resistência genética que atuam no controle da requeima: a resistência vertical e a horizontal. A resistência vertical, também conhecida como raça-específica, é controlada por um ou poucos genes, herança mono ou oligogênica. Cinco genes são reportados na literatura: *Ph-1* (PEIRCE, 1971 citado por FOOLAD et al., 2008), *Ph-2* (MOREAU et al., 1998), *Ph-3* (CHUNWONGSE et al., 2002), *Ph-4* (KOLE et al., 2006) e *Ph-5* (FOOLAD et al., 2008). Contudo, resultados de pesquisas demonstram que a resistência conferida por esses genes é frequentemente suplantada pelo patógeno (IRZHANSKY; COHEN, 2006; BRUSCA, 2003; CHUNWONGSE et al., 2002; REIS et al., 2002). A

resistência horizontal, não específica ou duradoura, é controlada por poligenes e confere resistência a maior número de raças. Genes de resistência horizontal já foram identificados em tomateiro (ELSAYED et al., 2011; LI et al., 2011; ABREU et al., 2008; BROWER et al., 2004; BROUWER; St. CLAIR, 2004), entretanto não há no mercado cultivares com resistência horizontal.

Surge aqui, então, um paradoxo: se genes responsáveis pela expressão da resistência já foram identificados, por que não existem cultivares resistentes? A resposta é multifacetada e congrega o entendimento de três fatores principais, aos quais se atribui a dificuldade para o desenvolvimento dessas cultivares: (i) ausência de alelos de resistência na espécie cultivada, sendo necessária a busca em espécies silvestres (ZHANG et al., 2003); (ii) alta variabilidade do patógeno, especialmente para virulência (ELSAYED et al., 2011; ABREU et al., 2008); e (iii) principalmente a complexidade da herança associada à resistência (BROUNWER et al., 2004).

Dessa forma, é pertinente supor que o sucesso para a obtenção de cultivares geneticamente resistentes necessariamente exige a elucidação dos mecanismos associados à herança, sobretudo de efeitos gênicos e interações alélicas e não alélicas que atuam na expressão do caráter. Somente por meio desse conhecimento é que o melhorista terá condições de definir quais os métodos são mais eficientes para a transferência bem-sucedida desses genes.

Diante do exposto, o objetivo foi elucidar o controle genético da resistência à *Phytophthora infestans* nas gerações F₂ e F_{2:3}, derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites* f. *glabratum*.

MATERIAL E MÉTODOS

Recursos fitogenéticos

A cultivar suscetível ‘Santa Clara’, da espécie *Solanum lycopersicum*, foi utilizada como genitor feminino em cruzamento com a subamostra de *Solanum habrochaites f. glabratum*, o BGH 6902, resistente à requeima, obtendo-se, assim, a geração F₁. O genitor feminino pertence ao grupo Santa Cruz, possui frutos oblongos bi ou trilobulares, é consumido *in natura* e seus frutos possuem, em média, 130 g. O genitor masculino é uma espécie silvestre conservada no Banco de Germoplasma de Hortaliças (BGH) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) e produz frutos pequenos de coloração esverdeada, com sabor e odor desagradáveis (FIORINI, 2008).

Parte das plantas F₁ foi autofecundada e outra parte retrocruzada com os genitores suscetível e resistente, para obtenção das gerações segregantes: população F₂, retrocruzamentos RC_{1:1} e RC_{1:2}. As famílias F_{2:3} foram obtidas por meio de autofecundação da geração F₂.

Condições experimentais e ensaios de campo

Os experimentos foram instalados na Horta de Pesquisa da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, MG, situada na latitude 20° 45’ 14’’ S, longitude 42° 52’ 53’’ W e altitude 648,74 m.

Ensaio I - No ano de 2009 foram avaliados os genitores e quatro gerações quanto à resistência à requeima: 20 plantas do genitor ‘Santa Clara’, 18 do genitor BGH 6902, 19 híbridos F₁, 281 genótipos F₂, 83 genótipos RC_{1:1} e 84 genótipos RC_{1:2}. A semeadura foi realizada no dia 14 de agosto de 2009, em bandejas de poliestireno contendo 128 células e mantidas em ambiente protegido até que as plântulas desenvolvessem seis

folhas definitivas. Nesse estágio, as mudas foram transplantadas para o campo e espaçadas 1,00 m entre linhas e 0,60 m entre plantas. O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado com número variável de repetições e tratos culturais conforme Guimarães et al. (2007).

Ensaio II - No ano de 2010 foram avaliadas 220 famílias $F_{2:3}$ quanto à resistência à requeima, divididas em dois ensaios, ambos em blocos casualizados com seis testemunhas comuns: as linhagens 127f, 64b, 73d e 133a (FIORINI et al., 2010) e os genitores. As parcelas foram compostas por cinco plantas, sendo úteis as três centrais da parcela. No primeiro ensaio, mudas de 119 famílias foram transplantadas para o campo no dia 14 de junho de 2010. O transplântio do segundo ensaio foi realizado no dia 10 de agosto de 2010, totalizando 101 famílias. O manejo de mudas, os tratos culturais e o espaçamento de plantio foram os mesmos empregados no ensaio de 2009. O menor número de famílias avaliadas em relação ao número de indivíduos F_2 do ano anterior é decorrente da baixa taxa de germinação das sementes colhidas nos frutos F_2 .

Isolados e preparo do inóculo

Isolados de *P. infestans* patogênicos ao tomateiro, provenientes das cidades de Cajuri, Coimbra, Teixeiras e Viçosa, localizadas na Zona da Mata mineira, foram utilizados para o preparo do inóculo. Foliolos infectados foram coletados e acondicionados em bandejas plásticas previamente desinfetadas com álcool 70% e forradas com papel-toalha umedecido em água destilada e mantidos a 18 °C por 24 h, para incubação.

Após a incubação, lesões foliares com micélio e esporângios foram removidas dos folíolos, e a porção destacada foi colocada em frasco com água destilada. Posteriormente, a mistura foi então agitada em agitador, para a suspensão de esporângios. As concentrações das suspensões foram ajustadas por meio de hemacitômetro para 10^3 esporângios por mililitro de suspensão. Em seguida, procedeu-se à mistura de igual volume das suspensões provenientes das quatro localidades. A suspensão de esporângios foi colocada em geladeira por 1 h, em temperatura de aproximadamente 4 °C, para induzir a liberação de zoósporos.

A inoculação das mudas ocorreu aos 50 dias após o transplântio no campo. A inoculação foi ao entardecer, com o auxílio de pulverizador costal manual, aplicando-se aproximadamente 10 ml da suspensão por planta. O tempo decorrido entre o preparo do

inóculo e a inoculação não excedeu 2 h, evitando-se, assim, a inviabilização dos zoósporos.

As plantas foram irrigadas por aspersão três vezes por semana, durante 2 h, ao entardecer, até o término da experimentação.

Avaliação da severidade da requeima

Para avaliação da severidade da doença, dois avaliadores foram treinados por meio do software Severity Pro (1.0), com o intuito de aumentar a acurácia visual; no campo, foram atribuídas notas às folhas de cada planta, conforme escala diagramática proposta por Corrêa et al. (2009).

As notas foram posteriormente utilizadas para estimar a área abaixo da curva de progresso da requeima (AACPR), cujo estimador é dado por meio da seguinte expressão:

$$AACPR = \left\{ \sum_{i=1}^{n-1} [(y_i + y_{i+1})/2] * (t_{i+1} - t_i) \right\}$$

em que:

y_i e y_{i+1} = porcentagem de área foliar lesionada observada na avaliação i e na seguinte $i+1$;

t_i e t_{i+1} = intervalo de tempo entre as avaliações; e

n = número total de avaliações.

Análises estatísticas

A quantificação da magnitude e natureza da variabilidade genética disponível nas gerações segregantes, bem como a importância relativa dos efeitos gênicos nessas gerações, foi estimada por meio de metodologia proposta por Mather e Jinks (1984 citados por CRUZ et al., 2004), utilizando-se o aplicativo computacional Genes (CRUZ, 2006). As análises foram realizadas considerando-se dois grupos de gerações: (a) Santa Clara (P_1), BGH 6902 (P_2), F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$; e (b) Santa Clara (P_1), BGH 6902 (P_2), F_{1c} , $F_{2:3}$, $RC_{1:1c}$ e $RC_{1:2c}$. A média da F_1 e dos retrocruzamentos foi corrigida por meio do efeito ambiental. As estimativas da herdabilidade nos sentidos amplo e restrito foram calculadas segundo Cruz et al. (2004). A análise da distribuição de frequência da AACPR das plantas, em cada geração, foi realizada utilizando o programa

computacional Genes (CRUZ, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A resistência à requeima avaliada nas gerações segregantes derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum* foi confirmada em condições de campo, corroborando resultados obtidos por Abreu et al. (2008). Entretanto, para que os alelos de resistência sejam utilizados no melhoramento genético é necessário que este seja fundamentado em bases genéticas sólidas, que permitam ao melhorista avaliar quais frações da média e da variância são herdáveis (CRUZ, 2005) e, por conseguinte, passíveis de serem exploradas pela seleção.

Natureza da herança da resistência à requeima

Para melhor entendimento dos parâmetros genéticos associados à herança da resistência à *P. infestans*, realizou-se uma análise preliminar da distribuição gráfica dos valores de área abaixo da curva de progresso da requeima nas gerações F_2 e $F_{2.3}$. Os histogramas das frequências fenotípicas são apresentados na Figura 1 para a geração F_2 e na Figura 2 para a geração $F_{2.3}$.

Por meio dos histogramas, constatou-se a continuidade na distribuição dos dados em ambas as gerações. Esse padrão indica a ação de vários genes, cada qual com um pequeno efeito na expressão do fenótipo, e permite associar o controle genético da resistência à requeima a um complexo poligênico, ou seja, o caráter possui herança quantitativa. A ocorrência de segregação transgressiva na geração F_2 , tanto no sentido do menor quanto do maior valor do caráter estudado, reforça a tese de herança quantitativa, pois, conforme Tanksley (1993), essa forma de segregação está comumente associada a caracteres poligênicos.

Diferenças na simetria das curvas de distribuição foram observadas. Verificou-se na geração F_2 distribuição assimétrica dos dados (Figura 1), enquanto na geração $F_{2:3}$, simetria (Figura 2).

A assimetria da curva de distribuição caracteriza predominância de efeitos gênicos devido aos desvios de dominância na geração F_2 , enquanto na $F_{2:3}$ os dados se aproximaram da distribuição normal, que, por sua vez, é indicativo da baixa influência desses efeitos na determinação do caráter.

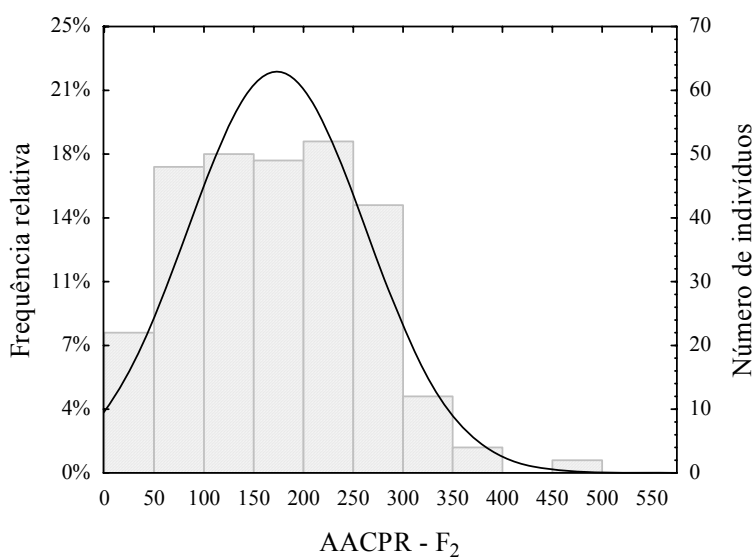


Figura 1 - Distribuição dos valores de área abaixo da curva da requieima (AACPR) na geração F_2 , derivada do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites* f. *glabratum* (BGH 6902).

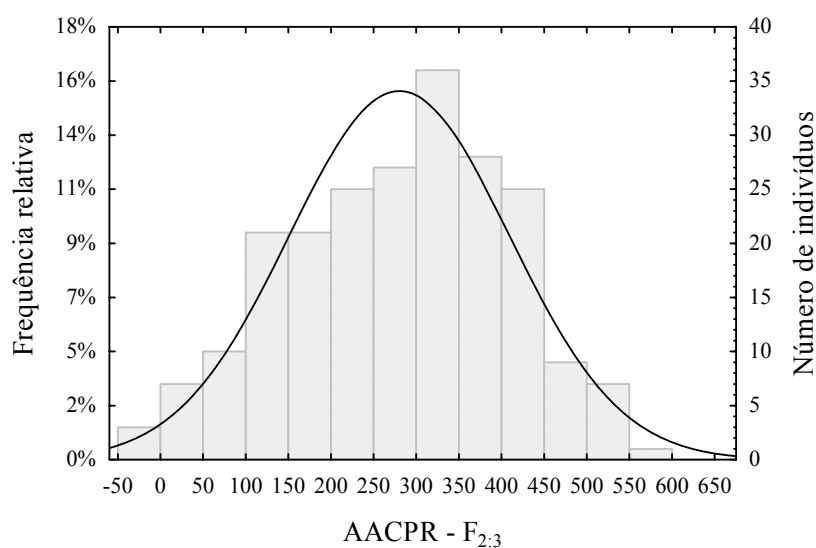


Figura 2 - Distribuição dos valores de área abaixo da curva da requieima (AACPR) na geração $F_{2:3}$, derivada do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites* f. *glabratum* (BGH 6902).

Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902).

As estimativas de curtose, assimetria e teste de Lilliefors (Tabela 1) corroboraram os resultados anteriormente apresentados.

Tabela 1 - Valores de curtose e assimetria da distribuição da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima nas gerações F₂ e F_{2:3}

	Geração F ₂			Geração F _{2:3}		
	Curtose	Assimetria	D	Curtose	Assimetria	D
Estimativa	2,75	0,35	0,09	2,39	-0,21	0,05
Valor de t	-0,85	2,40		-1,86	-1,33	
Probabilidade (%)	59,71	1,55	>10%	5,96	17,90	>10%

A estimativa do número de genes envolvidos no controle da resistência à requeima é outro parâmetro que permite inferir sobre a herança do caráter. Neste estudo, houve discordância entre os valores estimados nas gerações F₂ e F_{2:3}, 26 e 6, entretanto ocorreu concordância quanto à natureza poligênica da herança. Tal discordância pode ser explicada pela variância ambiental, que denota considerável influência do ambiente na expressão da resistência em F_{2:3} (em média 74%). Isso prejudica a obtenção da estimativa do número de genes, que é uma estatística sensível à variação genética e à amplitude dos valores fenotípicos entre os genitores, entretanto útil como indicador da natureza poligênica da herança.

Influência dos efeitos devido aos desvios de dominância

Em plantas autógamas, como o tomateiro, a influência da dominância no controle de um caráter de interesse não é desejável, pois esses efeitos atuam como perturbadores durante o processo de melhoramento, cujo principal objetivo é a busca por linhagens superiores. Além da assimetria da curva de distribuição na geração F₂ relatada anteriormente, outro parâmetro que evidenciou a predominância de efeitos de dominância nessa geração foi a estimativa da heterose.

Constatou-se, na F₁, média superior à dos genitores em 130,45 unidades de área abaixo da curva de progresso da requeima. A heterobeltiose em relação aos genitores suscetível e resistente foi de 191,97 e 68,93 unidades de área, respectivamente, indicando que a heterose se manifesta no sentido do maior valor do caráter, ou seja, da suscetibilidade.

A redução da média em F₂ (81,89 unidades de área abaixo da curva de

progresso) em relação à da F_1 confirmou a ocorrência de dominância, contudo houve aumento na média da geração $F_{2:3}$. Miranda (2006) atribuiu ao efeito de dominância negativa e ao efeito ambiental positivo na geração F_3 a diferença entre médias de conteúdo de proteína dessa geração em relação à geração F_2 , em estudos realizados com soja.

O grau médio de dominância expressa a posição relativa do heterozigoto em relação à média dos homozigotos e mostrou efeito de sobredominância atuando na expressão da resistência, tanto na população F_2 (2,43) quanto na população $F_{2:3}$ (1,27).

É importante salientar que o fenótipo suscetível da F_1 , comprovado pela superioridade da média dessa geração em relação ao genitor suscetível, implica envolvimento de genes recessivos no controle da resistência, uma vez que a expressão de fenótipos de caracteres controlados por esses genes só ocorre em homozigose. Essa observação é pertinente, pois o trabalho de melhoramento se torna mais laborioso quando no controle do caráter estão envolvidos genes desta natureza.

Influência genética e ambiental no controle do caráter

Deve-se também considerar a influência ambiental em caracteres de herança quantitativa. Conforme Cruz (2005), avaliar a natureza da variabilidade manifestada em uma população é de suma importância, pois aquela proporcionada por meio da ação do ambiente é temporária, não sendo possível sua exploração pela seleção.

O componente de variância ambiental foi inferior ao de natureza genética na geração F_2 , mas na geração $F_{2:3}$ verificou-se o contrário, reforçando a grande influência ambiental no controle desse caráter (Tabela 2).

Tabela 2 - Estimativas de parâmetros genéticos e ambientais que influenciam o caráter resistência por meio das médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902) – F_2 e $F_{2:3}$

Parâmetros	F_2	$F_{2:3}$
Variância fenotípica	7932,06	16587,42
Variância de ambiente	3706,08	12282,41
Variância genotípica	4225,98	4305,00
Variância aditiva	1064,76	10622,74
Variância de dominância	3161,21	-6317,73 ¹
Herdabilidade ampla	53,27	25,95
Herdabilidade restrita	13,42	25,95
Número mínimo de genes	24	6

¹ Considerada nula para fins de cálculo da herdabilidade.

As estimativas da herdabilidade no sentido amplo e restrito na geração F_2 foram, respectivamente, de 53,27% e 13,42%. Herdabilidades semelhantes também foram observadas por Abreu et al. (2008), que avaliaram populações derivadas de cruzamento interespecífico entre *S. lycopersicum* e *S. habrochaites* quanto à resistência à requeima. Normalmente, herdabilidades de baixa magnitude são associadas a caracteres de herança quantitativa em virtude da grande influência ambiental na sua expressão (Tabela 2).

A herdabilidade restrita foi de 25,95% na geração $F_{2:3}$, valor que pode estar associado à menor interferência ambiental, em razão do uso de controle local na realização dos ensaios, concordando com Mariguelle et al. (2008), que reportaram estimativas de herdabilidade em $F_{2:3}$ superiores às em F_2 .

Constatou-se elevada participação da variância aditiva na variação fenotípica da geração $F_{2:3}$ (Tabela 2). Contudo, quando elevados valores de herdabilidade restrita estão associados a estimativas de componentes de variância negativos, é preciso cautela nas inferências acerca da magnitude dessas estimativas (JUHÁSZ et al., 2008).

Adequação aos modelos biométricos

Com o intuito de elucidar a magnitude e natureza dos efeitos gênicos envolvidos na herança da resistência à requeima, avaliou-se a adequação do modelo completo, por meio das estimativas dos parâmetros m , a , d , aa , ad e dd no estudo das médias e variância das seguintes gerações: Santa Clara (P_1), BGH 6902 (P_2), F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$, $RC_{1:2}$ e Santa Clara (P_1), BGH 6902 (P_2), F_{1c} , $F_{2:3}$, $RC_{1:1c}$, $RC_{1:2c}$.

A análise das estimativas das médias dos genitores Santa Clara e BGH 6902 e das gerações F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$, $RC_{1:2}$ mostrou que a amplitude entre os genitores foi de 123 unidades de área (u.a) abaixo da curva de progresso da requeima (Tabela 3).

Tabela 3 - Médias (\hat{m}), variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e variância da média $\hat{v}(\hat{m})$ da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902) – F₁, F₂, F_{2:3}, RC_{1:1}, RC_{1:2}, F_{1c}, RC_{1:1c}, e RC_{1:2c}

Ano	Geração	Ni	\hat{m}	$\hat{\sigma}^2$	$\hat{v}(\hat{m})$
2009	Santa Clara	20	185,37	5786,32	289,31
	BGH 6902	18	62,33	2549,98	141,66
	F ₁	19	254,30	3244,00	170,73
	F ₂	281	172,41	7932,06	28,22
	RC _{1:1}	83	239,22	7728,97	93,12
	RC _{1:2}	84	127,31	7070,38	84,17
2010	Santa Clara	23	349,97	34885,09	1516,74
	BGH 6902	13	145,55	7756,73	596,65
	F _{1c}	19	378,21	3244,00	170,73
	F _{2:3}	220	278,44	16587,42	75,39
	RC _{1:1c}	83	383,47	7728,97	93,12
	RC _{1:2c}	84	230,87	7070,38	84,17

Ni = número de indivíduos; F_{1c}, RC_{1:1c}; e RC_{1:2c} = gerações corrigidas por meio do efeito ambiental.

Em termos percentuais, é possível dizer que, em média, plantas da subamostra BGH 6902 foram 70% mais resistentes a *P. infestans* quando comparadas com aquelas da cultivar 'Santa Clara'. Essa diferença evidencia a adequação do uso dos genitores no estudo da herança da resistência, pois, segundo Rocha et al. (2009), a magnitude do contraste entre os genitores é fator preponderante para que o estudo da herança de dado caráter seja preciso.

O genitor BGH 6902 contribui com alelos favoráveis à resistência, razão por que foram obtidas média e variância inferiores às das demais gerações. Esse padrão de resposta também foi observado em estudos recentes (FIORINI et al., 2010; ABREU et al., 2008) e apontou o BGH 6902 como fonte incontestável de genes de resistência à *P. infestans*.

A magnitude do efeito de dominância foi significativa e superior à dos demais na determinação do caráter nas gerações Santa Clara, BGH 6902, F₁, F₂, RC_{1:1} e RC_{1:2}. Entretanto, nas gerações Santa Clara, BGH 6902, F_{1c}, F_{2:3}, RC_{1:1c} e RC_{1:2c} as estimativas dos efeitos da média e aditivos foram os de maior magnitude, mostrando que ganhos genéticos podem ser alcançados com êxito, pois a utilização de técnicas de melhoramento que se beneficiam da alta variância aditiva é importante no

melhoramento do tomateiro (Tabela 4).

Tabela 4 - Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados por meio do modelo completo, com base na média da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902) – F₁, F₂, F_{2:3}, RC_{1:1}, RC_{1:2}, F_{1c}, RC_{1:1c}, e RC_{1:2c}

Santa Clara, BGH 6902, F ₁ , F ₂ , RC _{1:1} e RC _{1:2}			
Parâmetros ⁽¹⁾	Estimativa	Variância	t
<i>m</i>	80,43	1268,55	2,25**
<i>a</i>	61,52	107,74	5,92**
<i>d</i>	194,04	9329,52	2,00**
<i>aa</i>	43,41	1160,81	1,27 ^{ns}
<i>ad</i>	100,76	1140,14	2,98**
<i>dd</i>	-20,17	4402,24	-0,30 ^{ns}
Santa Clara, BGH 6902, F _{1c} , F _{2:3} , RC _{1:1c} e RC _{1:2c} ⁽²⁾			
<i>m</i>	252,07	333,77	13,79**
<i>a</i>	102,20	528,34	4,44**
<i>d</i>	98,56	2796,73	1,86**
<i>aa</i>	-4,31	560,34	-0,18 ^{ns}
<i>ad</i>	100,76	2822,56	1,89**
<i>dd</i>	27,57	3281,46	0,48 ^{ns}

⁽¹⁾*m* = média de todos os possíveis homozigotos, considerando-se todos os genes que controlam a resistência à requeima; *a* = medida dos efeitos aditivos de todos os genes que controlam o caráter; *d* = medida dos desvios de dominância de todos os genes que controlam o caráter; *aa* = medida de todas as interações aditiva x aditiva, considerando-se todos os genes que controlam o caráter; *ad* = medida de todas as interações aditiva x dominante, considerando-se todos os genes que controlam o caráter; e *dd* = medida de todas as interações dominante x dominante, considerando-se todos os genes que controlam o caráter. ⁽²⁾ F_{1c}, RC_{1:1c} e RC_{1:2c} = gerações corrigidas por meio do efeito ambiental. * e ** Significativos a 5 e 1%, respectivamente, pelo teste de t.

A decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros (*m*, *d*, *a*, *aa*, *ad* e *dd*) para o modelo completo é apresentada na Tabela 5. Os valores do coeficiente de determinação indicam que o efeito devido aos desvios de dominância contribui pouco para a variação total nas gerações Santa Clara, BGH 6902, F₁, F₂, RC_{1:1} e RC_{1:2}. Em contrapartida, os efeitos aditivos contribuíram com 64% da variação detectada para resistência à requeima. Evidências genéticas indicam, portanto, êxito na obtenção de indivíduos homozigotos superiores e ganhos de seleção satisfatórios. Nas gerações Santa Clara, BGH 6902, F_{1c}, F_{2:3}, RC_{1:1c} e RC_{1:2c}, a estimativa da média e do componente aditivo foram aqueles que mais contribuíram para a variação total, com 86 e 10,34%, respectivamente (Tabela 5).

Tabela 5 - Decomposição não ortogonal da soma de quadrado de parâmetros (m, d, a, aa, ad e dd), pelo método de eliminação de Gauss, por meio de médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902)

Santa Clara, BGH 6902, F ₁ , F ₂ , RC _{1:1} e RC _{1:2}		
Fontes de variação ⁽¹⁾	SQ	R ² (%)
m/a, d, aa, ad, dd	5,10	9,29
a/m, d, aa, ad, dd	35,12	64,00
d/m, a, aa, ad, dd	4,03	7,35
aa/m, a, d, ad, dd	1,62	2,95
ad/m, a, d, aa, dd	8,90	16,22
dd/m, a, d, aa, ad	0,09	0,16
Total	54,88	100
Santa Clara, BGH 6902, F _{1c} , F _{2:3} , RC _{1:1c} e RC _{1:2c}		
m/a, d, aa, ad, dd	165,38	86,55
a/m, d, aa, ad, dd	19,77	10,34
d/m, a, aa, ad, dd	2,04	1,07
aa/m, a, d, ad, dd	0,03	0,01
ad/m, a, d, aa, dd	3,59	1,88
dd/m, a, d, aa, ad	0,23	0,12
Total	191,06	100

⁽¹⁾m = média de todos os possíveis homozigotos, considerando-se todos os genes que controlam a resistência à requeima; a = medida dos efeitos aditivos de todos os genes que controlam o caráter; d = medida dos desvios de dominância de todos os genes que controlam o caráter; aa = medida de todas as interações aditiva x aditiva, considerando-se todos os genes que controlam o caráter; ad = medida de todas as interações aditiva x dominante, considerando-se todos os genes que controlam o caráter; e dd = medida de todas as interações dominante x dominante, considerando-se todos os genes que controlam o caráter.

As estimativas dos efeitos epistáticos explicaram menos de 20% da variação no modelo completo em ambas as análises. Contudo, não se deve desconsiderar o fato de que o coeficiente de determinação do parâmetro epistático aditivo-dominante seja responsável por 16% da variação total nas gerações Santa Clara, BGH 6902, F₁, F₂, RC_{1:1} e RC_{1:2} (Tabela 5).

Holland (2001) ressaltou a importância da epistasia no controle de caracteres quantitativos, pois esta diminui a correlação entre os fenótipos de indivíduos selecionados em gerações precoces e os fenótipos das progênies desses indivíduos avaliados em gerações avançadas. Tal fato pode resultar em baixa correlação entre o ganho predito e o ganho realizado, por exemplo. Gravina et al. (2004) teorizaram que, mesmo quando o modelo reduzido aditivo-dominante seja suficiente para explicar as variações do caráter, ele poderá estar sujeito a um viés, quando se desconsidera o efeito

significativo da epistasia.

Neste estudo, constatou-se que a utilização do modelo reduzido aditivo-dominante envolvendo os parâmetros m , a e d foi suficiente para explicar os efeitos gênicos envolvidos na herança da resistência, uma vez que os coeficientes de determinação para a adequação do modelo foram de 94% e 96,65%, com predominância dos efeitos da média e aditivo (Tabela 6).

Tabela 6 - Análise de variância e decomposição não ortogonal da soma de quadrado de parâmetros (m , d , a) do modelo aditivo-dominante pelo método de eliminação de Gauss, por meio de médias da área abaixo da curva de progresso (AACPR) da requeima em populações derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* ('Santa Clara') e *Solanum habrochaites* f. *glabratum* (BGH 6902) – F_{1c} , $F_{2:3}$, $RC_{1:1c}$ e $RC_{1:2c}$

Santa Clara, BGH 6902, F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$		
Fontes de variação	SQ	R ² (%)
m/a, d	201,80	57,90
a/m, d	93,47	26,82
d/m, a	53,20	15,26
Total	348,48	-
Santa Clara, BGH 6902, F_{1c} , $F_{2:3}$, $RC_{1:1c}$ e $RC_{1:2c}$		
m/a, d	608,03	75,88
a/m, d	149,75	18,69
d/m, a	43,45	5,42
Total	801,24	-

F_{1c} , $RC_{1:1c}$ e $RC_{1:2c}$ = gerações corrigidas por meio do efeito ambiental.

CONCLUSÕES

1. O controle genético da resistência à requeima é de natureza quantitativa, com alelos recessivos contribuindo para a maior expressão do caráter.
2. A dominância é importante, sendo detectada por meio da assimetria da curva de distribuição na geração F_2 , da ocorrência de heterose na F_1 , da estimativa do grau médio de dominância e significância dos efeitos de dominância.
3. A resistência à requeima é muito influenciada pelo ambiente, tendo em vista a magnitude do componente de variância ambiental na $F_{2:3}$ e estimativas de baixa magnitude da herdabilidade no sentido amplo.
4. O modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar as variações da característica.

REFERÊNCIAS

- ABREU, F. B.; SILVA, D. J. H.; CRUZ, C. D.; MIZUBUTI, E. S. G. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Peronosporales, Pythiaceae) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp.) formerly (*Lycopersicum* sp.) Solanales (Solanaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 31, p. 493-497, 2008.
- BROUWER, D. J.; JONES, E. S.; ST CLAIR, D. A. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. **Genome**, v. 47, p. 475-492, 2004.
- BROUWER, D. J.; ST. CLAIR, D. A. Fine mapping of three quantitative trait loci for late Blight and Early Blight Resistance in Tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, n. 27, p. 75-107, 2008.
- BRUSCA, J. P. **Inheritance of tomato late blight resistance from ‘Richter’s Wild Tomato and evaluation of late blight combinations in adapted fresh market tomato backgrounds**. 2003. MS Thesis - North Carolina State University, Raleigh, 2003.
- CHUNWONGSE, J.; CHUNWONGSE, C.; BLACK, L.; HANSON, P. Molecular mapping of the Ph-3 gene for late blight resistance in tomato. **Journal Horticultural Science Biotechnology**, v. 77, p. 281-286, 2002.
- CORRÊA, F. M.; BUENO FILHO, J. S. S.; CARMO, M. G. F. Comparison of three diagrammatic keys for the quantification of late blight in tomato leaves. **Plant Pathology**, n. 58, p. 1128-1133, 2009.
- CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2005. 394 p.
- CRUZ, C. D. **Programa GENES: estatística experimental e matrizes**. Viçosa, MG, 2006. 480 p.

- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa, MG: UFV, 2004. p. 223-375.
- ELSAYED, A. Y.; SILVA, D. J. H.; MIZUBUTI, E. S. G.; CARNEIRO, C. P. Combining the monogenic and polygenic resistant genes to late blight in tomato. **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, v. 10, p. 251-259, 2011.
- FIORINI, C. V. A.; SILVA, D. J. H.; MIZUBUTI, E. S. G.; BARROS, J. S.; SILVA, L. J.; MILAGRES, C.; ZAPAROLI, M. R. Caracterização de linhagens de tomateiro originadas de cruzamento interespecífico quanto à resistência à requeima. **Horticultura Brasileira**, v. 28, p. 197-202, 2010.
- FIORINI, C. V. A. **Introgressão de genes de resistência à requeima de *Solanum habrochaites* em *Solanum lycopersicum***. 2008. 163 f. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2008.
- FOOLAD, M. R.; MERK, H. L.; ASHRAFI, H. Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 27, p. 75-107, 2008.
- FRY, W. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. **Molecular Plant Pathology**, v. 9, p. 385-40, 2008.
- GRAVINA, G. D.; MARTINS, S.; SEDIYAMA, C. S.; CRUZ, C. D. Genetic parameters of soybean resistance to *Cercospora sojina*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 39, p. 653-659, 2004.
- GUIMARÃES, M. A.; CALIMAM, F. R. B.; SILVA, D. J. H.; MARIM, B. G.; SOUZA, J. B. Tratos culturais do tomateiro. In: SILVA, D. J. H.; VALE, F. X. R. (Ed.). **Tomate: tecnologia de produção**. Visconde do Rio Branco, MG: Suprema, 2007. p. 85-99.
- HOLLAND, J. Epistasis and plant breeding. **Plant Breeding**, v. 21, p. 27-92, 2001.
- IRZANSKY, I.; COHEN, Y. Inheritance of resistance against *Phytophthora infestans* in *Lycopersicon pimpinellifolium* L3707. **Euphytica**, v. 149, p. 309-316, 2006.
- JUHASZ, A. C. P.; DA SILVA, D. J. H.; ZERBINI, F. M.; CARNEIRO, P. C. S.; SOARES, B. O.; CRUZ, C. D. Resistance genetic basis of a wild tomato access to *Pepper yellow mosaic virus*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 713-720, 2008.

- KOLE, C.; ASHRAFI, H.; LIN, G.; FOOLAD, M. Identification and molecular mapping of a new R gene, *Ph-4*, conferring resistance to late blight in tomato. In: SOLANACEAE CONFERENCE IN MADISON, 2006, Wisconsin. **Abstr.** 449, Wisconsin, 2006.
- LI, J.; LIU, L.; BAI, Y.; FINKERS, R.; WANG, F.; DU, Y.; YANG, Y.; XIE, B.; VISSER, R.G. G.; van HEUSDEN, A. W. Identification and mapping of quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in *Solanum habrochaites* LA1777. **Euphytica**, v. 179, p. 427-438, 2011.
- MARIGUELE, K. H.; MALUF, W. R.; GOMES, L. A. A. Controle genético da qualidade da vagem em cruzamento de feijão-vagem e feijão-comum. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 47-52, 2008.
- MIZUBUTI, E. S. Requeima ou mela da batateira e do tomate. In: LUZ, E. D. M. N.; SANTOS, A. F.; MATSUOKA, K.; BEZERRA, J. L. **Doenças causadas por *Phytophthora* no Brasil**. Campinas, SP: Livraria e Editora Rural, 2001. p. 100-174.
- MOREAU, P.; THOQUET, P.; OLIVIER, J.; LATERROT, H.; GRIMSLEY, N. Genetic mapping of *Ph-2*, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans* in tomato. **Molecular Plant–Microbe Interact.**, v. 11, p. 259-269, 1998.
- REIS, A.; SUASSUNA, N. D.; ALFENAS, A. C.; MIZUBUTI, E. S. G. Monitoramento da população de *Phytophthora infestans* na região da Zona da Mata de Minas Gerais de 1998 a 2000. **Fitopatologia Brasileira**, v. 27, p. 614-620, 2002.
- ROCHA, M. de M.; CARVALHO, K. J. M.; FREIRE FILHO, F. R.; LOPES, A. C. de A.; GOMES, R. L. F.; SOUSA, I. da S. Controle genético do comprimento do pedúnculo em feijão-caupi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, p. 270-275, mar. 2009.
- TANKSLEY, S. D. Mapping polygenes. **Annual Review of Genetics**, v. 27, p. 205-33, 1993.
- ZHANG, L. P.; LIN, G. Y.; NINO-LIU, D.; FOOLAD, M. R. Mapping QTLs conferring early blight (*Alternaria solani*) resistance in a *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum* cross by selective genotyping. **Molecular Breeding**, v. 12, p. 3-19, 2003.

**CAPÍTULO II – PARÂMETROS GENÉTICOS E CORRELAÇÕES ENTRE
CARACTERES ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA À REQUEIMA E ATRIBUTOS
DE QUALIDADE DE FRUTOS EM PROGÊNIE DE *Solanum lycopersicum* e
*Solanum habrochaites f. glabratum***

PARÂMETROS GENÉTICOS E CORRELAÇÕES ENTRE CARACTERES ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA À REQUEIMA E ATRIBUTOS DE QUALIDADE DE FRUTOS EM PROGÊNIE DE *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites* f. *glabratum*

RESUMO

Germoplasmas silvestres são frequentemente utilizados em programas de melhoramento do tomateiro. Todavia, a progênie desses cruzamentos normalmente possui caracteres indesejáveis agronomicamente, sobretudo relativos à qualidade dos frutos. Objetivou-se estimar parâmetros genéticoestatísticos e quantificar a associação entre caracteres de resistência e qualidade de frutos em 220 famílias $F_{2:3}$, por meio de correlações fenotípicas, genotípicas e ambientais. As famílias foram dispostas em blocos casualizados em dois ensaios, com seis testemunhas comuns a estes, em parcelas de cinco plantas, sendo o valor fenotípico expresso pela média das três plantas centrais. Avaliou-se a severidade na metade da epidemia, severidade final, área abaixo da curva de progresso da requeima, pH, sólidos solúveis totais, acidez titulável total e sabor. Há variabilidade genética para as variáveis epidemiológicas e para a variável sólidos solúveis totais. Herdabilidades, obtidas por meio da regressão pai-filho, foram elevadas e indicaram a possibilidade de ganhos satisfatórios e sucesso na introgressão de alelos de resistência. As correlações foram negativas, de magnitude intermediária a elevada entre as variáveis, área abaixo da curva de progresso da requeima, sólidos solúveis totais e acidez titulável total e indicaram que alelos de resistência podem contribuir favoravelmente para a qualidade organoléptica dos frutos, o sabor.

Termos para indexação: Pré-melhoramento, introgressão gênica, arraste de ligação.

**GENETIC-STATISTICAL PARAMETERS AND CORRELATIONS BETWEEN
LATE BLIGHT RESISTANCE AND FRUIT QUALITY ATTRIBUTES IN
Solanum lycopersicum e *Solanum habrochaites* PROGENIES**

ABSTRACT

Wild germplasm are often used in tomato breeding programs. However, the progeny of these crosses often have undesirable agronomic characteristics, especially the ones related to the fruit quality. The objective of this study was to estimate genetic and statistical parameters and quantify the association between resistance and fruit quality traits in two hundred and twenty families $F_{2:3}$ by phenotypic, genotypic and environmental correlations. The families were arranged in randomized blocks in two experiments, with six strains used as control, in plots of five plants. The phenotypic value was the average of the three central plants in the plot. It was evaluated the severity in the middle of the epidemic, final severity, area under the curve of progress of late blight, pH, total soluble solids, titratable acidity and flavor. There is genetic variability for epidemiological variables and total soluble solids. Heritabilities, obtained by parent-child regression, were high and indicated the possibility of satisfactory gains and success in the introgression of alleles of resistance. The correlations were negative, of high to intermediate magnitude, among the variables, area under the curve of progress of late blight, total soluble solids and total titratable acidity, and indicate that alleles of resistance can contribute positively to the flavor of the fruits.

Keywords: Pre-breeding, genetic introgression, drag linkage.

INTRODUÇÃO

A mela, ou requeima, causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary é a mais devastadora doença do tomate cultivado, *Solanum lycopersicum* (FRY, 2008). O patógeno pode infectar toda a parte aérea do tomateiro, causando necrose de caule e folhas, podridão nos frutos e eventual morte das plantas. Medidas de controle da doença incluem práticas culturais e utilização de fungicidas. No entanto, o controle químico é dependente do custo das aplicações e pode ter sua eficácia diminuída se as condições climáticas forem propícias ao desenvolvimento do patógeno (FOOLAD et al., 2008).

A utilização de cultivares com resistência genética é alternativa desejável no controle da doença, pois reduz o custo ambiental e econômico da aplicação de fungicidas (BROUWER; St. CLAIR, 2004). Não há relatos de cultivares-elite com alelos de resistência à requeima. Todavia, alelos que conferem tanto a resistência vertical quanto a horizontal foram encontrados em espécies silvestres, como: *Solanum pimpinellifolium* (MERK; FOOLAD, 2011) e *Solanum habrochaites* (FIORINI et al., 2010; ABREU et al., 2008; BROUWER; St. CLAIR, 2004; BROUWER et al., 2004).

A utilização de germoplasma silvestre para introgressão de alelos de resistência em cultivares-elite é um grande desafio para os melhoristas, pois a introdução de alelos exóticos no genoma de uma cultivar-elite pode levar à diminuição de expressão de características agrônômicas desejáveis, devido ao arraste de ligação gênica (MONFORTE; TANKSLEY, 2000).

Esse fenômeno ocorre quando segmentos cromossômicos contendo alelos de interesse estão ligados a locos que contêm alelos deletérios do ponto de vista horticultural (BROUWER; St. CLAIR, 2004), limitando, dessa forma, a ação do

melhorista no que tange à seleção simultânea de caracteres relativos à qualidade de frutos. Isso torna necessária a realização de trabalhos adicionais para a introdução desses alelos, acarretando, assim, maior tempo para a obtenção da cultivar resistente. Apesar desse inconveniente, espécies silvestres são amplamente utilizadas no melhoramento do tomateiro, visando à resistência à doença.

Com o intuito de elucidar a associação entre caracteres de resistência à requeima e atributos relacionados à qualidade de frutos, os objetivos deste estudo foram estimar parâmetros genéticoestatísticos e correlações fenotípicas, genotípicas e ambientais em 220 famílias $F_{2,3}$, derivadas do cruzamento *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*.

MATERIAL E MÉTODOS

Recursos fitogenéticos

A cultivar suscetível ‘Santa Clara’, *Solanum lycopersicum*, foi utilizada como genitor feminino no cruzamento com o BGH 6902, *Solanum habrochaites f. glabratum*, resistente à requeima. O genitor feminino pertence ao grupo Santa Cruz, possui frutos oblongos bi ou triloculares, é consumido *in natura* e seus frutos possuem, em média, 130 g. O genitor masculino é uma espécie silvestre conservada no Banco de Germoplasma de Hortaliças da Universidade Federal de Viçosa e produz frutos pequenos de coloração esverdeada, com sabor e odor desagradáveis (FIORINI, 2008).

Parte das plantas F₁ foi autofecundada para a obtenção da geração F₂, que por sua vez deu origem às 220 F_{2:3}.

Condições experimentais e ensaios de campo

Os experimentos foram instalados na Horta de Pesquisa da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG, situada na latitude 20° 45’ 14’’ S, longitude 42° 52’ 53’’ W e altitude de 648,74 m.

No ano de 2010 foram avaliadas 220 famílias F_{2:3} quanto à resistência à requeima, divididas em dois ensaios, ambos em blocos casualizados com duas repetições e seis testemunhas comuns a cada ensaio: as linhagens 127f, 64b, 73d e 133a (FIORINI et al., 2010) e os genitores. A semeadura foi realizada em bandejas de poliestireno contendo 128 células, que foram mantidas em ambiente protegido até que as plântulas atingissem seis folhas definitivas. Nesse estágio, as mudas foram transplantadas para o campo e espaçadas de 1,00 m entre linhas e 0,60 m entre plantas.

Os tratos culturais foram realizados conforme Guimarães et al. (2007). As parcelas foram compostas por cinco plantas, sendo úteis as três centrais. No primeiro ensaio, mudas de 119 famílias foram transplantadas para o campo no dia 14 de junho de 2010. O transplante do segundo ensaio foi realizado no dia 10 de agosto de 2010, totalizando 101 famílias.

Isolados e preparo do inóculo

Isolados de *P. infestans* patogênicos ao tomateiro, provenientes das cidades de Cajuri, Coimbra, Teixeiras e Viçosa, localizadas na Zona da Mata mineira, foram utilizados para o preparo do inóculo.

Folíolos infectados foram coletados e acondicionados em bandejas plásticas previamente desinfestadas com álcool 70%, forradas com papel-toalha umedecido em água destilada e mantidas a 18 °C por 24 h, para incubação.

Após o período de incubação, lesões foliares com micélio e esporângios foram removidas dos folíolos e a porção destacada, colocada em frasco contendo água destilada. Posteriormente, a mistura foi então agitada em agitador para a formação de suspensão de esporângios. As concentrações das suspensões foram ajustadas por meio de hemacitômetro para 10^3 esporângios por mililitro de suspensão. Em seguida, procedeu-se à mistura de igual volume das suspensões provenientes das quatro localidades. A suspensão de esporângios foi colocada em geladeira por 1 h, aproximadamente a 4 °C, para a formação de zoósporos.

A inoculação das plantas ocorreu aos 50 dias após o transplante no campo. A inoculação foi realizada ao entardecer, com o auxílio de um pulverizador costal manual, aplicando-se aproximadamente 10 ml da suspensão por planta. O tempo decorrido entre o preparo do inóculo e a inoculação não excedeu 2 h, evitando-se, assim, a inviabilização dos esporângios. Os ensaios foram irrigados por aspersão três vezes por semana, por 2 h, ao entardecer, até o término da experimentação.

Quantificação da doença

A doença foi quantificada por meio da porcentagem da severidade em intervalos de dois a três dias, durante 15 dias. Nas avaliações, dois avaliadores foram treinados por meio do software Severity Pro (1.0) para aumentar a acurácia visual e no campo, e notas

foram atribuídas às folhas de cada planta, conforme escala diagramática proposta por Corrêa et al. (2009).

As notas foram posteriormente utilizadas para estimar a área abaixo da curva de progresso da requeima (AACPR), cujo estimador é dado por meio da expressão a seguir, e as demais características epidemiológicas: severidade na metade da epidemia (Y_{50}) e severidade final (Y_{Max}).

$$AACPR = \left\{ \sum_{i=1}^{n-1} [(y_i + y_{i+1}) / 2] * (t_{i+1} - t_i) \right\}$$

em que:

y_i e y_{i+1} = porcentagem de área foliar lesionada observada na avaliação i e na seguinte $i+1$;

t_i e t_{i+1} = intervalos entre as avaliações; e

n = número total de avaliações.

Considerou-se como duração da epidemia o tempo decorrido entre a primeira e a última avaliação. Os valores fenotípicos de cada família foram obtidos por meio da média das notas atribuídas às folhas das três plantas centrais da parcela.

As características de qualidade dos frutos, acidez total (pH); sólidos solúveis totais (°Brix), medidos com o auxílio de um refratômetro portátil; acidez titulável total (% de ácido cítrico) e sabor, obtido pela razão entre sólidos solúveis totais e acidez titulável total, foram mensuradas por meio de amostras de cinco frutos colhidos no segundo ou no terceiro cacho. As avaliações foram realizadas segundo normas analíticas propostas pelo Instituto Adolfo Lutz (2008).

Análises genéticoestatísticas

As análises de variância foram realizadas por meio do procedimento de análise de grupos de experimentos, em que foram analisados conjuntamente os tratamentos comuns (testemunhas) e não comuns (famílias), de modo que a comparação entre eles foi feita indistintamente do ensaio em que foram avaliados. Total procedimento foi utilizado em função do grande número de famílias, e utilizou-se o esquema 1, segundo metodologia proposta por Cruz e Carneiro (2003). Para esse esquema de análise, os autores recomendaram observar as variáveis em que a interação testemunhas vs. ensaios é significativa, uma vez que para a comparação entre duas famílias quaisquer os dados

destas deverão ser corrigidos por meio do efeito ambiental, calculado a partir das informações das testemunhas. Para que essa correção seja possível, as testemunhas não podem ter comportamento diferencial diante das variações ambientais e devem medir apenas a qualidade ambiental (MARIM et al., 2010).

Os parâmetros genéticoestatísticos estimados foram: o coeficiente de variação experimental, o coeficiente de variação genética, a razão entre os coeficientes de variação genética e variação ambiental, o componente de variância genética, a herdabilidade no sentido amplo em nível das médias das famílias $F_{2,3}$, a herdabilidade pai/filho e a correlação fenotípica, genotípica e ambiental entre as variáveis epidemiológicas e correlações fenotípicas entre as variáveis epidemiológicas e atributos de qualidade de fruto.

A herdabilidade pai/filho para as variáveis fenotípicas, severidade na metade da epidemia, severidade final e área abaixo da curva de progresso da requeima foi obtida por meio da regressão pai/filho, segundo metodologia proposta por Smith e Kinman (1965), descrita por Cruz (2006). A regressão consiste na avaliação dos dados de determinada geração F_t e dos dados da geração seguinte, F_{t+1} , de modo que seja obtido o coeficiente de regressão b . O estimador da herdabilidade pai/filho é dado pela seguinte

$$\text{fórmula } \hat{h}^2 = \frac{\hat{b}}{2r_{xy}}$$

em que:

\hat{h}^2 = estimador da herdabilidade pai/filho;

\hat{b} = estimador do coeficiente de regressão; e

r_{xy} = coeficiente de parentesco entre as gerações.

As análises de variância e a estimação dos parâmetros genéticoestatísticos foram realizadas com o auxílio do programa Genes vs. 2009.7.0 (CRUZ, 2006).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise de variância agrupada mostrou não ser significativa a interação testemunhas vs. ensaios para as características avaliadas. Coeficientes de variação experimental de valores elevados foram estimados para a severidade na metade da epidemia, severidade final e área abaixo da curva de progresso da requeima (Tabela 1). Por se tratar de valor médio entre dois ensaios, estimativas elevadas podem ser devidas a diferenças climáticas entre os períodos de avaliação da severidade em cada ensaio. Todavia, os valores são semelhantes àqueles encontrados por Fiorini (2008) e Elsayed (2010). Coeficientes de variação elevados para variáveis epidemiológicas podem ser devidos às diferenças entre as taxas de progresso da doença nas famílias e a dificuldade em se obter homogeneidade nas notas atribuídas a um mesmo tratamento (ELSAYED, 2010). Os valores médios dos coeficientes de variação das variáveis de qualidade foram intermediários e concordam com os valores obtidos por Fiorini (2008), que avaliou essas mesmas variáveis em linhagens derivadas do cruzamento entre *S. lycopersicum* e *S. habrochaites f. glabratum*.

Tabela 2 - Resumo da análise de variância agrupada de 220 famílias F_{2:3} avaliadas quanto a caracteres epidemiológicos e de qualidade de frutos, juntamente com seis testemunhas comuns em dois ensaios

FV	GL	Quadrados médios						
		Y ₅₀	Y ₁₀₀	AACPR	pH	°Brix	ATT	Sabor
Blocos/Ensaio	2	5216,49	15484,60	951751,97	0,63	3,99	0,0049	161,51
Ensaio	1	2829,61	16998,59	17108,59	0,43	0,56	0,0117	510,86
Testemunha	5	447,17	1078,40	73612,10	0,06	0,80	0,0050	76,52
Testemunha x Ens.	5	87,26 ^{ns}	220,77	8958,10 ^{ns}	0,03 ^{ns}	0,43 ^{ns}	0,0007 ^{ns}	11,46 ^{ns}
Famílias	218	165,77*	374,77*	23057,94*	0,20 ^{ns}	1,04**	0,0026 ^{ns}	100,19 ^{ns}
(Test. vs. Fam.) /Ens.	2	549,41	684,96	130542,89	0,11	2,35	0,0049	85,32
Resíduo	230	90,52	216,89	10811,67	0,17	0,83	0,0022	93,41
Total	463							
Média geral		18,68	40,10	280,31	4,19	3,94	0,15	27,175
Média das famílias		18,92	40,34	284,46	4,19	3,94	0,15	27,29
Média das test.		14,29	35,81	204,28	4,28	4,06	0,17	24,86
C. V.%		50,90	36,71	37,09	10,00	23,09	30,72	35,56

* e ** Significativos pelo teste de F (P<0,01 e 0,05); Y₅₀ = severidade na metade da epidemia; Y₁₀₀ = severidade final; AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

Efeitos significativos entre as famílias F_{2,3} foram observados em nível de 1% de probabilidade, pelo teste de F, para as variáveis severidade na metade da epidemia (Y₅₀), severidade final (Y_{Max}) e área abaixo da curva de progresso da requeima (AACPR). Para a variável sólidos solúveis totais (°Brix), houve significância a 5% de probabilidade. Esses resultados mostram a existência de variabilidade genética para essas características na população em estudo, condição que possibilita a seleção de genótipos com desempenho agrônômico superior.

As estimativas dos demais parâmetros (coeficiente de variação genética, relação entre coeficiente de variação genética/experimental e herdabilidade) são de grande valia para o melhoramento, pois também são utilizados na quantificação da variabilidade genética disponível. O coeficiente de variação genético, CV_g, dá ideia sobre a proporcionalidade do ganho em relação à média no caso de seleção, e a relação CV_g/CV_e>1 indica situação favorável à seleção (FALEIRO et al., 2002). Os valores dos coeficientes de variação genética foram de intermediários a baixos (Tabela 2) e evidenciaram que maiores ganhos seriam obtidos quando a seleção fosse praticada sob os caracteres epidemiológicos. Entretanto, valores da relação CV_g/CV_e inferiores à unidade em todas as variáveis indicam condição desfavorável à prática de seleção.

A herdabilidade mostra quanto da variação fenotípica é devida a efeitos genéticos. Logo, se os valores de herdabilidade forem altos, haverá alta correlação entre o valor fenotípico e o genotípico, de forma que as diferenças mensuradas nos indivíduos traduzirão as verdadeiras diferenças genéticas e garantirão, portanto, o sucesso da estratégia de seleção adotada (CRUZ, 2005).

Tabela 2 - Estimativas da variância genotípica média (V_g), herdabilidade no sentido amplo (h_a²), coeficiente de variação genética (CV_g), coeficiente de variação experimental (CV_e), razão entre coeficiente de variação experimental e ambiental (CV_g/CV_e), para caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima e de qualidade de frutos de progênies de tomateiro

Parâmetros	Y ₅₀	Y _{Max}	AACPR	pH	°Brix	ATT	Sabor
V _g	37,62	78,93	6123,13	0,01	0,11	0,01	3,38
h _a ²	45,39	42,12	53,11	14,04	20,77	12,97	6,76
CV _g	32,40	22,02	27,50	2,86	8,37	8,44	6,74
CV _e	50,90	36,71	37,09	10,00	23,09	30,72	35,56
CV _g /CV _e	0,63	0,59	0,74	0,28	0,36	0,27	0,18

Y₅₀ = severidade na metade da epidemia; Y_{Max} = severidade final; AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

Os valores de herdabilidade das variáveis de qualidade de frutos foram baixos (Tabela 2) e indicaram que baixos incrementos nos valores médios dessas variáveis seriam obtidos nas gerações seguintes caso fosse praticada a seleção das melhores famílias. Não houve correspondência entre os valores estimados e aqueles reportados na literatura. Belfort et al. (2010), por exemplo, relataram valores de herdabilidade de 43% para pH e superiores a 80% para sólidos solúveis, acidez titulável total e sabor. Todavia, é preciso cautela ao se analisarem valores de herdabilidade, por ser sua estimativa específica para as condições experimentais nas quais os genótipos foram avaliados (MIRANDA, 2006).

Em relação às variáveis epidemiológicas, as estimativas de herdabilidade no sentido amplo foram inferiores a 50%, exceto na área abaixo da curva de progresso da doença, cuja estimativa foi de 53,11% (Tabela 2). Esse valor foi semelhante ao obtido por Abreu et al. (2008) e indicou que a maior parte da variação fenotípica observada no caráter é devida à causa genética. Os resultados são satisfatórios, uma vez que a herdabilidade é um parâmetro genético que expressa a confiabilidade do valor fenotípico em prever o valor genotípico (CRUZ et al., 2005).

As herdabilidades estimadas por meio da regressão pai-filho foram satisfatórias: 62,72% para a severidade na metade da epidemia, 56,51% para a severidade final e 71,20% para a área abaixo da curva de progresso da requeima (Tabela 3). Esses valores de herdabilidade indicaram que a resistência à requeima conferida por *Solanum habrochaites f. glabratum* (BGH 6902) pode ser facilmente introgrida. Em estudos semelhantes, Merk e Foolad (2011) relataram valores elevados de herdabilidade para a resistência à requeima em progênies de *Solanum pimpinellifolium*, estimados por meio da regressão pai/filho, e destacaram que essa metodologia de estimação fornece uma estimativa próxima à herdabilidade restrita, sendo preferível quando as variações fenotípicas observadas entre o genitor (F_2) e progênie ($F_{2:3}$) são devidas às diferenças das condições nas quais as características foram mensuradas, a exemplo das avaliações em épocas distintas. Diante dessas considerações, as estimativas apresentadas podem ser consideradas confiáveis e mais precisas do que aquelas estimadas no sentido amplo. Tais resultados são animadores, pois progressos genéticos satisfatórios podem ser alcançados em relação à resistência à requeima por meio da utilização do BGH 6902.

Tabela 3 - Estimativas de herdabilidade pai/filho, Smith e Kinman (1965), de caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima de progênes de tomateiro derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Parâmetros	Média F ₂	Média F _{2:3}	Cov (F ₂ ; F _{2:3})	Correlação	h ²
Y ₅₀	3,30	18,05	9,86	0,23	62,72
Y _{Max}	39,89	52,53	125,12	0,27	56,51
AACPR	161,17	279,49	5418,96	0,48	71,20

Y₅₀ = severidade na metade da epidemia; Y_{Max} = severidade final; e AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima.

Além das análises dos parâmetros populacionais, as correlações entre as características fenotípicas auxiliam no entendimento da ação gênica do caráter de interesse (CARVALHO FILHO et al., 2010). Quando variáveis são avaliadas em progênes derivadas de cruzamentos interespecíficos, conhecer a magnitude e sentido das correlações entre essas é um passo importante, pois normalmente durante o processo de introgressão de um alelo de interesse econômico da espécie silvestre para uma cultivar-elite são transferidos, também, outros alelos que não são desejáveis. Isso se dá, geralmente, em razão do arraste de ligação gênica (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1995). Em tomateiro, a introgressão de alelos de resistência à requeima de espécies silvestres resulta na depreciação de atributos relacionados à qualidade dos frutos, o que é, do ponto de vista comercial, indesejável.

Para as combinações entre as variáveis epidemiológicas, as estimativas de correlação genética foram de magnitude superior a 0,90 (Tabela 4) e as ambientais, positivas, indicando a tendência de que a expressão dessas variáveis é influenciada igualmente pelo ambiente. Ressalta-se que, para esses caracteres, as correlações fenotípicas foram inferiores às genotípicas, condição verificada quando pelo menos um dos caracteres envolvidos apresenta alta herdabilidade (MIRANDA, 2006) e fatores genéticos têm maior influência na determinação das correlações que os ambientais (FERRÃO et al., 2001). Elsayed (2010) discorreu que a área abaixo da curva de progresso da requeima é mais precisa e acurada que as demais variáveis (Y₅₀ e Y_{Max}) em representar o nível de resistência da progênie, devendo ser preferida por combinar informações relacionadas à epidemia, incluindo inóculo, ambiente e suscetibilidade do hospedeiro.

Tabela 4 - Correlações fenotípicas (F), genotípicas (G) e ambientais (A) entre caracteres epidemiológicos relacionados à resistência à requeima em progênie de tomateiro derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Variáveis	r	Y ₁₀₀	AACPR
Y ₅₀	F	0,63	0,87
	G	0,97	0,99
	A	0,40	0,76
Y _{Max}	F	-	0,76
	G	-	0,92
	A	-	0,63

Y₅₀ = severidade na metade da epidemia; Y_{Max} = severidade final; e AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima.

A AACPR foi considerada o caráter que melhor representou a resposta da progênie em relação à resistência ao patógeno. Em virtude da variância genotípica, estatisticamente nula, estimada para os atributos de qualidade de frutos, não foi estimada a correlação genética entre essas variáveis e a área abaixo da curva de progresso da requeima. A associação entre essas variáveis foi realizada por meio de correlações fenotípicas (Tabela 5).

Tabela 5 - Correlações entre a área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade do fruto em progênie de tomateiro derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Variáveis	pH	Brix	ATT	Sabor
AACPR	0,27**	-0,41**	-0,31**	0,02
pH	-	0,08	-0,03	0,34**
BRIX	-	-	0,48**	0,44**
ATT	-	-	-	-0,47**

** e * Significativos a 1 e 5% de probabilidade pelo teste de t; AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

As correlações entre AACPR, °Brix e ATT foram negativas de magnitudes intermediárias e significativas, indicando que alelos de resistência podem contribuir favoravelmente para a qualidade organoléptica dos frutos, pois a relação entre o conteúdo de sólidos solúveis totais e a acidez titulável total determina o sabor. Os resultados encontrados ratificaram os relatados por Bernacchi et al. (1998). Esses autores concluíram que alelos de *S. habrochaites* foram responsáveis por um incremento de 15% no teor de sólidos solúveis, ressaltando que germoplasmas silvestres são potenciais doadores de alelos de interesse agrônomico para cultivares-elite. O teor de sólidos solúveis (°Brix) correlacionou-se positivamente com acidez titulável total, concordando em magnitude e sentido com as estimativas obtidas por Galiana-Balaguer

et al. (2006), de 0,49. A acidez titulável total por sua vez tem associação negativa em relação ao sabor.

Por meio dos resultados, depreende-se que há variabilidade genética para todas as características na população em estudo. Todavia, baixos valores de herdabilidade das variáveis de qualidade de frutos foram encontrados. As estimativas de herdabilidades por meio da regressão pai-filho foram elevadas e indicaram a possibilidade de ganhos satisfatórios, além de maior facilidade na introgressão dos alelos de resistência. As correlações entre as variáveis AACPR, °Brix e ATT foram negativas de magnitude intermediária, indicando que alelos de resistência podem contribuir favoravelmente com o sabor dos frutos.

CONCLUSÕES

1. Há variabilidade genética em todas as variáveis estudadas.
2. Os atributos de qualidade de frutos possuem baixa herdabilidade.
3. As estimativas da herdabilidade pai/filho das variáveis epidemiológicas foram de elevada magnitude e indicaram a possibilidade de ganhos satisfatórios.

REFERÊNCIAS

- ABREU, F. B.; SILVA, D. J. H.; CRUZ, C. D.; MIZUBUTI, E. S. G. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Peronosporales, Pythiaceae) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp.) formely (*Lycopersicum* sp.) Solanales (Solanaceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 31, p. 493-497, 2008.
- BERNACCHI, D.; BECK-BUNN, T.; ESHED, Y.; LOPEZ, J.; PETIARD, V.; UHLIG, J.; ZAMIR, D.; TANKSLEY, S. Advanced backcross QTL analysis in tomato. I. Identification of QTLs for traits of agronomic importance from *Lycopersicum hirsutum*. **Theoretical Applied Genetics**, v. 97, p. 381-397, 1998.
- BROUWER, D. J.; JONES, E. S.; ST. CLAIR, D. A. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. **Genome**, v. 47, p. 475-492, 2004.
- BROUWER, D. J.; ST. CLAIR, D. A. Fine mapping of three quantitative trait loci for late Blight and Early Blight Resistance in Tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 27, p. 75-107, 2008.
- CARVALHO FILHO, J. L. S.; GOMES, L. A. A.; SILVA, R. R.; FERREIRA, S.; CARVALHO, R. R. C.; MALUF, W. R. Parâmetros populacionais e correlação entre características da resistência a nematóides de galhas em alface. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias**, v. 6, p. 46-51, 2010.
- CORRÊA, F. M.; BUENO FILHO, J. S. S.; CARMO, M. G. F. Comparison of three diagrammatic keys for the quantification of late blight in tomato leaves. **Plant Pathology**, v. 58, p. 1128-1133, 2009.
- CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, MG: UFV, 2005. 394 p.

- ELSAYED, A. Y. A. M. **Inheritance of resistance to tomato late blight in a population of *Solanum lycopersicum* x *Solanum habrochaites***. 2010. 88 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2010.
- FALEIRO, F. G.; CRUZ, C. D.; CASTRO, C.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Comparação de blocos casualizados e testemunhas intercalares na estimativa de parâmetros genéticos em feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, p. 1675-1680, 2002.
- FERRÃO, M. A. G.; VIEIRA, C.; CRUZ, C. D.; CARDOSO, A. A. Causas genéticas das correlações entre caracteres do feijoeiro avaliados no inverno. **Revista Ceres**, v. 49, p. 573-582, 2001.
- FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores RAPD e RFLP em Análise Genética**. Brasília: Embrapa, Cenargem, 1995. 220 p.
- FIORINI, C. V. A. **Introgressão de genes de resistência à requeima de *Solanum habrochaites* em *Solanum lycopersicum***. 2008. 163 f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2008.
- FIORINI, C. V. A.; SILVA, D. J. H.; MIZUBUTI, E. S. G.; BARROS, J. S.; SILVA, L. J.; MILAGRES, C.; ZAPAROLI, M. R. Caracterização de linhagens de tomateiro originadas de cruzamento interespecífico quanto à resistência à requeima. **Horticultura Brasileira**, v. 28, p. 197-202, 2010.
- FOOLAD, M. R.; MERK, H. L.; ASHRAFI, H. Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 27, p. 75-107, 2008.
- FRY, W. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. **Molecular Plant Pathology**, v. 9, p. 385-40, 2008.
- GALIANA-BALAGUER, L.; ROSELLÓ, S.; NUEZ, F. Characterization and selection of balanced sources of variability for breeding tomato (*Lycopersicum*) internal quality. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 53, p. 907-923, 2006.
- GUIMARÃES, M. A.; CALIMAM, F. R. B.; SILVA, D. J. H.; MARIM, B. G.; SOUZA, J. B. Tratos culturais do tomateiro. In: SILVA, D. J. H.; VALE, F. X. R. (Ed.). **Tomate: tecnologia de produção**. Visconde do Rio Branco, MG: Suprema, 2007. p. 85-99.

MERK, H. L.; FOOLAD, M. R. Parent-offspring correlation estimate of heritability for late blight resistance conferred by an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. **Plant Breeding**, p. 1-8, 2011.

MIRANDA, F. D. **Produção, conteúdo de proteína e óleo no grão de soja: herdabilidades, correlações e seleção de genótipos superiores**. 2006. 76 f. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2006.

MONFORTE, A. J.; TANKSLEY, S. D. Fine mapping of a quantitative trait locus (QTL) from *Lycopersicon hirsutum* chromosome 1 affecting fruit characteristics and agronomic traits: breaking linkage among QTLs affecting different traits and dissection of heterosis for yield. **Theoretical Applied Genetics**, v. 100, p. 471-479, 2000.

RODRIGUES, G. B.; MARIM, B. G.; SILVA, D. J. H. da.; MATTEDI, A. P.; ALMEIDA, V. de. S. Análise de trilha de componentes de produção primários e secundários em tomateiro do grupo Salada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, p. 155-162, 2011.

**CAPÍTULO III – SELEÇÃO DIRETA E INDIRETA E ÍNDICES DE SELEÇÃO
EM PROGÊNIE DE *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum***

**SELEÇÃO DIRETA E INDIRETA E ÍNDICES DE SELEÇÃO EM PROGÊNIE
DE *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum***

RESUMO

A tomaticultura caracteriza-se por ser atividade de grande complexidade agronômica, principalmente pelo grande número de patógenos que incitam doenças na cultura, sendo a principal a mela, ou requeima, causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans*. Objetivou-se comparar diferentes critérios de seleção em famílias derivadas do cruzamento *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum* quanto à área abaixo da curva de progresso da requeima e a atributos de qualidade de frutos, sólidos solúveis totais e acidez titulável total. As famílias foram dispostas em blocos casualizados em dois ensaios, com seis testemunhas comuns aos ensaios, em parcelas de cinco plantas, sendo o valor fenotípico a média das três plantas centrais. Os critérios de seleção utilizados resultaram em ganhos genéticos satisfatórios e adequados ao ideótipo proposto, decréscimo na área abaixo da curva de progresso da requeima, seguido de incremento nos valores de sólidos solúveis totais e acidez titulável total. A seleção direta e indireta e o índice de Mulamba e Mock resultaram em ganhos individuais mais equilibrados e em maiores ganhos totais.

Palavras-chave: *Phytophthora infestans*; seleção de plantas; ganhos de seleção.

DIRECT AND INDIRECT SELECTION AND SELECTION ÍNDICES

Solanum lycopersicum and *Solanum habrochaites* PROGENIES

ABSTRACT

The tomato production is characterized by a high risk economic activity of great complexity, mainly because of the large number of pathogens that causes diseases in this crop, especially the late blight, caused by the oomycete *Phytophthora infestans*. The objective of this study was to compare different selection criteria in families derived from crosses between *Solanum lycopersicon* and *Solanum habrochaites f. glabratum* according to the area under the curve of progress of late blight and fruit quality attributes. Families were arranged in randomized blocks in two experiments with six common controls into both trials in plots of five plants, and the phenotypic value the average of the three central plants. The selection criteria used resulted in satisfactory genetic gains and appropriate to the ideotype proposed, decrease in the area under the curve of progress of late blight with an increase in the amount of total soluble solids and titratable acidity. The direct and indirect selection and the index of Mulamba and Mock resulted in more balanced individual gains and higher total gains.

Keywords: *Phytophthora infestans*; plant selection; selection gain.

INTRODUÇÃO

O tomate é suscetível a mais de 200 doenças causadas por fungos, bactérias, nematoides e vírus. Contudo, poucas são consideradas principais, entre elas a mela, ou requeima, causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans* [(Mont.) de Bary] destaca-se como a mais perniciosa.

Normalmente são utilizados germoplasmas não adaptados como genitores em programas de melhoramento visando à resistência a doenças do tomateiro (MERK; FOOLAD, 2011; FIORINI et al., 2010; ABREU et al., 2008). Entretanto, vários atributos indesejáveis são expressos na progênie desses cruzamentos, sendo necessário intenso e laborioso trabalho para a remoção dessas características por meio de retrocruzamentos (HORNEBURG; BECKER, 2011). Ademais, a expressão desses caracteres dificulta o processo seletivo.

A seleção em condições de campo para resistência à requeima, apesar do inconveniente da redução do tamanho da população em avaliação, limitado pelo número de operações requeridas no manejo do tomateiro, possui a vantagem de possibilitar a seleção simultânea para outros caracteres de interesse agrônômico, resultando em maior eficiência dos programas de melhoramento que visam ao desenvolvimento de cultivares resistentes à *P. infestans* (HORNEBURG; BECKER, 2011).

Selecionar progênies superiores, todavia, não é tarefa fácil, uma vez que os caracteres de importância têm, em sua maioria, controle genético complexo e são fortemente influenciados pelo ambiente, de tal forma que a seleção de um resulta numa série de mudança nos demais caracteres (COSTA et al., 2004). Logo, a prática de seleção considerando apenas um caráter de interesse mostrou-se inadequada, pois resultou em produto final superior apenas com relação a esse caráter (CRUZ et al., 2003).

Para se obterem materiais genéticos realmente superiores, é necessário que o material selecionado reúna, simultaneamente, uma série de atributos favoráveis, de modo que sejam satisfeitas tanto as exigências do consumidor (qualidade dos frutos) quanto as do produtor (resistência a pragas e doenças e produtividade). Desse modo, a maneira de se aumentar a chance de êxito de um programa de melhoramento é por meio da utilização de índices de seleção, pois estes permitem a seleção com base em um complexo de variáveis que reúna vários atributos de interesse econômico (CRUZ et al., 2003).

Objetivou-se comparar diferentes critérios de seleção em famílias derivadas de cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites* f. *glabratum* quanto à área abaixo da curva de progresso da requeima e aos atributos de qualidade dos frutos.

MATERIAL E MÉTODOS

Recursos fitogenéticos

A cultivar suscetível ‘Santa Clara’ (*Solanum lycopersicum*) foi utilizada como genitor feminino no cruzamento com o BGH 6902 (*Solanum habrochaites f. glabratum*) resistente a *Phytophthora infestans*. O genitor feminino pertence ao grupo Santa Cruz, possui frutos oblongos bi ou triloculares, é consumido *in natura* e seus frutos possuem, em média, 130 g. O genitor masculino é uma espécie silvestre conservada no Banco de Germoplasma de Hortaliças da Universidade Federal de Viçosa e produz frutos pequenos de coloração esverdeada, com sabor e odor desagradáveis (FIORINI, 2008).

Parte das plantas F₁ foi autofecundada para obtenção da geração F₂, que por sua vez deu origem às 220 famílias F_{2:3}.

Condições experimentais e ensaios de campo

Os experimentos foram instalados na Horta de Pesquisa da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, MG, situada na latitude 20° 45’ 14’’ S, longitude 42° 52’ 53’’ W e altitude de 648,74 m.

No ano de 2010 foram avaliadas 220 famílias F_{2:3} quanto à resistência à requeima, divididas em dois ensaios, ambos em blocos casualizados com seis testemunhas comuns a cada ensaio: as linhagens 127f, 64b, 73d e 133a (FIORINI et al., 2010) e os genitores. A semeadura foi realizada em bandejas de poliestireno contendo 128 células. Estas foram mantidas em ambiente protegido até que as plântulas atingissem seis folhas definitivas. Nesse estágio, as mudas foram transplantadas para o campo e espaçadas de 1,00 m entre as linhas e 0,60 m entre as plantas. Os tratamentos culturais foram realizados conforme Guimarães et al. (2007), com as parcelas compostas por cinco plantas, sendo

úteis as três centrais. No primeiro ensaio, mudas de 119 famílias foram transplantadas para o campo no dia 14 de junho de 2010. O transplante do segundo ensaio foi realizado no dia 10 de agosto de 2010, totalizando 101 famílias.

Isolados patogênicos e preparo do inóculo

Isolados de *Phytophthora infestans* patogênicos ao tomateiro, provenientes das cidades de Cajuri, Coimbra, Teixeiras e Viçosa, localizadas na Zona da Mata mineira, foram utilizados para o preparo do inóculo.

Folíolos infectados foram coletados e acondicionados em bandejas plásticas previamente desinfestadas com álcool 70%, forradas com papel-toalha umedecido em água destilada e mantidos a 18 °C por 24 h, para incubação.

Após o período de incubação, lesões foliares com micélio e esporângios foram removidas dos folíolos e a porção destacada, colocada em frasco contendo água destilada. Posteriormente, a mistura foi então agitada em agitador tipo Vortex, para a formação de suspensão de esporângios. As concentrações das suspensões foram posteriormente ajustadas por meio de hemacitômetro para 10^3 esporângios por mililitro de suspensão. Em seguida, procedeu-se à mistura de igual volume das suspensões provenientes das quatro localidades. A suspensão de esporângios foi colocada em geladeira por 1 h em temperatura de aproximadamente 4 °C, para a formação de zoósporos.

A exposição da progênie ao patógeno ocorreu 50 dias após o transplante das mudas no campo. A inoculação foi feita ao entardecer, com o auxílio de um pulverizador costal manual, aplicando-se aproximadamente 10 ml da suspensão por planta. O tempo decorrido entre o preparo do inóculo e a inoculação não excedeu 2 h, evitando-se, assim, a inviabilização dos esporângios. Os ensaios foram irrigados por aspersão três vezes por semana, por 2 h, ao entardecer, até o término da experimentação.

Quantificação da doença

A doença foi quantificada por meio da porcentagem da severidade em intervalos de dois a três dias, durante 15 dias. Nas avaliações, os avaliadores foram treinados por meio do software Severity Pro (1.0). Para aumentar a acurácia visual e no campo, notas foram atribuídas às folhas de cada planta, conforme escala diagramática proposta por Corrêa et al. (2009).

As notas foram posteriormente utilizadas para estimar a área abaixo da curva de progresso da requeima (AACPR) e as demais características epidemiológicas: severidade na metade da epidemia (Y_{50}) e severidade final (Y_{Max}). O estimador dessa curva foi dado por meio da expressão a seguir:

$$AACPR = \left\{ \sum_{i=1}^{n-1} [(y_i + y_{i+1}) / 2] * (t_{i+1} - t_i) \right\}$$

em que:

y_i e y_{i+1} = porcentagem de área foliar lesionada observada na avaliação i e na seguinte $i+1$;

t_i e t_{i+1} = intervalos entre as avaliações; e

n = número total de observações.

Considerou-se como epidemia o tempo decorrido entre a primeira e a última avaliação. Os valores fenotípicos de cada família foram obtidos por meio da média das notas atribuídas às folhas das três plantas centrais da parcela.

As características de qualidade sólidos solúveis totais (°Brix), medidas com o auxílio de um refratômetro portátil e acidez titulável total (% de ácido cítrico), foram mensuradas por meio de amostras de cinco frutos colhidos no segundo ou no terceiro cacho. As avaliações foram realizadas segundo normas analíticas propostas pelo Instituto Adolfo Lutz (2008).

Índices de seleção

Ganhos diretos e indiretos foram estimados entre famílias $F_{2:3}$ em relação à resistência, por meio da área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade de fruto.

Espera-se na seleção direta e indireta que os ganhos sejam obtidos no caráter sobre o qual a seleção é praticada e que respostas favoráveis ou desfavoráveis ocorram naqueles caracteres considerados de importância secundária. As estimativas de ganhos preditos foram obtidas por meio do estimador $GS_i = DS_i \cdot h^2$, em que GS_i é o ganho de seleção direta predito para o caráter i ; DS_i é o diferencial de seleção praticada na população e h^2 é a herdabilidade no sentido amplo.

Para a seleção indireta, os ganhos foram estimados segundo o estimador $GS_i(j) = DS_i(j) \cdot h^2$, em que $GS_i(j)$ é o ganho de seleção no caráter i pela seleção no caráter j ; $DS_i(j)$ é o diferencial de seleção indireta, em que a média dos selecionados é obtida em

relação às progênies, que apresentam superioridade para a variável auxiliar j , e h^2 é o coeficiente de herdabilidade da variável principal.

O índice clássico de Smith (1936) e Hazel (1943) consiste numa combinação linear de vários caracteres de importância econômica, cujos coeficientes de ponderação são estimados de modo que a correlação entre o índice e o agregado genotípico seja maximizada. Este é estabelecido por outra combinação linear, envolvendo os valores genéticos, ponderados pelos respectivos pesos econômicos.

Os índices foram estabelecidos segundo o sistema de equações $Pb = Ga$, em que P é a matriz de covariâncias fenotípicas; G é a matriz de covariâncias genotípicas; a é o vetor de pesos econômicos; e b é o vetor de coeficientes do índice de seleção.

O índice com base na soma de *Ranks* proposto por Mulamba e Mock (1978) consiste em classificar os genótipos em relação a cada um dos caracteres, em ordem favorável ao melhoramento. As ordens de cada material resultam no índice de seleção a seguir: $I = r_1 + r_2 + \dots + r_n$, sendo I o valor do índice para determinada família, r_j a classificação de uma família em relação ao caráter j e n o número de caracteres considerados no índice.

Os pesos econômicos estabelecidos para os caracteres foram o valor 1, o coeficiente de variação genético e a razão entre o coeficiente de variação genético e o experimental.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os métodos de predição de ganhos foram utilizados com o intuito de que famílias fossem selecionadas segundo o ideótipo – menor área abaixo da curva de progresso da requeima com incremento nos valores de sólidos solúveis totais e acidez titulável total.

O ganho pela seleção direta em todas as variáveis foi superior ao proporcionado por meio da seleção indireta (Tabela 1). Todavia, os resultados conjuntos foram satisfatórios, uma vez que se verificaram acréscimo nos atributos de qualidade de frutos e decréscimo no valor médio das famílias para a variável relacionada à resistência à requeima, independentemente do método de seleção utilizado.

Tabela 3 - Estimativas das médias (\bar{x}_0), herdabilidade (h^2) e ganhos de seleção em porcentagem (GS%) obtidos por meio da seleção direta e indireta em progênie $F_{2:3}$ derivada do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Variáveis	\bar{x}_0	h^2	GS%			
			AACPD	°Brix	ATT	Total
AACPD	278,90	49,48	-31,76	2,14	1,03	-28,59
°Brix	3,97	16,02	-12,39	4,19	0,91	-7,29
ATT	0,15	9,13	-10,29	1,68	2,99	-5,62

AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

Esse resultado é consequência da existência de correlações negativas e significativas entre as variáveis (Tabela 2), condição favorável à utilização da seleção direta e indireta, pois o decréscimo no valor médio de dado caráter, a exemplo da área abaixo da curva de progresso da requeima, resultará em acréscimo nos atributos de qualidade dos frutos.

Tabela 2 - Matriz de correlações entre a área abaixo da curva de progresso da requeima e atributos de qualidade do fruto em progênies de tomateiro derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Variáveis	pH	Brix	ATT
AACPR	0,27**	-0,41**	-0,31**
pH	-	0,08	-0,03
BRIX	-	-	0,48**
ATT	-	-	-

** e * Significativos a 1 e 5% de probabilidade, respectivamente, pelo teste de t; AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

O maior ganho percentual foi verificado no caráter área abaixo da curva de progresso da requeima, variável com maior coeficiente de variação genética. De acordo com Cruz e Carneiro (2003), a prática da seleção nessas situações pode ser realizada de forma mais acurada, pois há maior confiabilidade do valor fenotípico médio das famílias em representar seus valores genotípicos. Ganhos proporcionados pela seleção indireta superiores seriam esperados se a herdabilidade dos caracteres auxiliares fosse em magnitude superior à do caráter considerado como principal (FALCONER, 1987), comportamento não observado no estudo em questão. Santos et al. (2008), em alusão ao trabalho desenvolvido por Paula et al. (2002), ressaltaram que o uso de expressões que utilizam o diferencial de seleção para a predição de ganhos resulta em estimativas no máximo iguais àquelas obtidas por meio da seleção direta, nunca superiores, pois são desconsideradas nessas expressões as correlações genéticas e a herdabilidade do caráter auxiliar.

Os índices de seleção, construídos com os pesos econômicos 1, CVg e CVg/CVe, proporcionaram distribuição de ganhos conforme o ideótipo proposto, ou seja, ganhos negativos para a área abaixo da curva de progresso da requeima e ganhos positivos para sólidos solúveis totais e acidez titulável total.

Os ganhos estimados pelos índices de Smith e Hazel e Mulamba e Mock (Tabela 3), considerando os três pesos econômicos e a área abaixo da curva de progresso da requeima como caráter principal, resultaram em estimativas de ganho total iguais, independentemente do peso econômico utilizado para o índice em questão. Em relação aos dois índices considerados, maior ganho total foi estimado pelo índice de Mulamba e Mock. Superioridade do índice baseado na soma de *Ranks* em relação a outros índices foi obtida por Santos et al. (2008), que conseguiram estimativas de ganhos preditos quando realizada a seleção simultânea para incidência de verrugose e vigor em progê-

nies de meios-irmãos de maracujazeiro amarelo, e por Costa et al. (2004), em progênies de soja.

Para área abaixo da curva de progresso da requeima, os ganhos obtidos pelo índice de Smith e Hazel foram semelhantes àqueles estimados por meio da seleção direta, com superioridade do índice para o caráter acidez titulável total, contudo com menor estimativa de ganho total quando comparado com o ganho predito por meio da seleção direta. Os ganhos preditos pelo índice de Mulamba e Mock foram iguais aos conseguidos por meio da seleção direta (Tabelas 1 e 3).

Tabela 3 - Estimativas dos ganhos de seleção (GS%) obtidos para três variáveis em estudo por meio de índices propostos por Smith e Hazel e Mulamba e Mock (1978), com pesos econômicos (Pe) tendo como variável principal a área abaixo da curva de progresso da requeima

Variáveis	Pe	GS%			
		AACPD	°Brix	ATT	Total
SH	1	-30,40	1,99	1,61	-26,80
SH	CVg	-30,40	1,99	1,61	-26,80
SH	CVg/CVe	-30,40	1,99	1,61	-26,80
MM	1	-31,76	2,14	1,03	-28,59
MM	CVg	-31,76	2,14	1,03	-28,59
MM	CVg/CVe	-31,76	2,14	1,03	-28,59

AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; ATT = acidez titulável total; CVg = coeficiente de variação genético; CVg/CVe = razão entre coeficiente de variação genético e experimental; SH = índice clássico de Smith e Hazel; e MM = índice baseado na soma de *Rancks* de Mulamba e Mock.

Na Tabela 4 são apresentadas as 50 famílias selecionadas por meio dos métodos de seleção propostos para a obtenção de ganhos preditos. Houve coincidência de 100% entre as famílias selecionadas por meio da seleção direta e indireta e aquelas selecionadas pelo índice de Mulamba e Mock. A coincidência entre as famílias selecionadas por meio do índice de Smith e Hazel e as demais estratégias de seleção foi de 86%.

Verificou-se escassez de informações relativas à eficácia da seleção simultânea de caracteres relacionados à resistência a doenças e de atributos de qualidade em tomateiro, apesar de esses critérios possibilitarem, por exemplo, a redução do tempo para a obtenção de cultivar-elite.

Tabela 4 - Estimativas de ganhos genéticos preditos utilizando a seleção direta e indireta, índice clássico e índice baseado na soma de *Ranks* na seleção de famílias derivadas do cruzamento entre *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*

Seleção	GS% (Média Predita)			Famílias selecionadas
	AACPD	°Brix	ATT	
SDI	-31,76(99,90)	2,14(4,50)	1,03(0,17)	1 15 3 5 53 27 57 101 62 31 55 29 8 11 2 21 94 13 26 22 63 56 6 109 36 9 4 85 14 81 7 117 107 59 119 30 20 118 90 44 16 83 18 99 73 92 65 111 12 10
				5 1 15 3 57 55 27 8 4 83 14 109 118 53 21 13 29 107 94 99 101 62 11 100 31 44 26 81 18 56 2 85 69 59 119 22 9 111 112 6 10 90 84 96 63 7 20 220 28 12
SH	-30,40(107,45)	1,99(4,47)	1,61(0,18)	1 15 3 5 53 27 57 101 62 31 55 29 8 11 2 21 94 13 26 22 63 56 6 109 36 9 4 85 14 81 7 117 107 59 119 30 20 118 90 44 16 83 18 99 73 92 65 111 12 10
				5 1 15 3 57 55 27 8 4 83 14 109 118 53 21 13 29 107 94 99 101 62 11 100 31 44 26 81 18 56 2 85 69 59 119 22 9 111 112 6 10 90 84 96 63 7 20 220 28 12
MM	-26,856(127,55)	3,37(4,81)	1,19(0,17)	1 15 3 5 53 27 57 101 62 31 55 29 8 11 2 21 94 13 26 22 63 56 6 109 36 9 4 85 14 81 7 117 107 59 119 30 20 118 90 44 16 83 18 99 73 92 65 111 12 10
				5 1 15 3 57 55 27 8 4 83 14 109 118 53 21 13 29 107 94 99 101 62 11 100 31 44 26 81 18 56 2 85 69 59 119 22 9 111 112 6 10 90 84 96 63 7 20 220 28 12
Média das famílias	284,46	4,19	0,15	-

AACPR = área abaixo da curva de progresso da requeima; pH = potencial hidrogeniônico; °Brix = sólidos solúveis totais; e ATT = acidez titulável total.

CONCLUSÕES

1. Ganhos genéticos satisfatórios e adequados ao ideótipo proposto, decréscimo na área abaixo da curva de progresso da requeima, com incremento nos valores de sólidos solúveis totais e acidez titulável total por meio dos critérios de seleção utilizados, foram obtidos.
2. A seleção direta e indireta e o índice de Mulamba e Mock resultaram em ganhos individuais mais equilibrados e em maiores ganhos totais.

REFERÊNCIAS

- ABREU, F. B.; SILVA, D. J. H.; CRUZ, C. D.; MIZUBUTI, E. S. G. Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Peronosporales, Pythiaceae) in a new source of resistance in tomato (*Solanum* sp.) formerly (*Lycopersicum* sp.) Solanales, Solanaceae. *Genetics and Molecular Biology*, v. 31, p. 493-497, 2008.
- CORRÊA, F. M.; BUENO FILHO, J. S. S.; CARMO, M. G. F. Comparison of three diagrammatic keys for the quantification of late blight in tomato leaves. *Plant Pathology*, v. 58, p. 1128-1133, 2009.
- COSTA, M. M.; DI MAURO, A. O.; UNÊDA-TREVISOL, S. H. ; ARRIEL, N. H. C.; BÁRBARO, I. M.; MUNIZ, F. R. S. Ganho genético por diferentes critérios de seleção em populações segregantes de soja. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 39, p. 1095-1102, 2004.
- CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG: Editora UFV. 2003. 585 p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético*. Viçosa, MG: Editora UFV. 2004. 375 p.
- FALCONER DS. *Introdução à genética quantitativa*. Viçosa, MG: Editora UFV. 1987. 279 p.
- FIORINI, C.V. A. *Introgressão de genes de resistência à requeima de *Solanum habrochaites* em *Solanum lycopersicum**. 2008. 163 f. (Tese Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2008.
- FIORINI, C. V. A.; SILVA, D. J. H.; MIZUBUTI, E. S. G.; BARROS, J. S.; SILVA, L. J.; MILAGRES, C.; ZAPAROLI, M. R. Caracterização de linhagens de tomateiro origi-

nadas de cruzamento interespecífico quanto à resistência à requeima. *Horticultura Brasileira*, p. 197-202, 2010.

GUIMARÃES, M. A.; CALIMAM, F. R. B.; SILVA, D. J. H.; MARIM, B. G.; SOUZA, J. B. Tratos culturais do tomateiro. In: SILVA, D. J. H.; VALE, F. X. R. (Ed.). *Tomate: tecnologia de produção*. Visconde do Rio Branco, MG: Suprema Gráfica. 2007. p. 85-99.

HORNEBURG, B.; BECKER, H. C. Selection for *Phytophthora infestans* field resistance in the F₂ generation of organic outdoor tomatoes. *Euphytica.*, 2011.

MERK, H. L.; FOOLAD, M. R. Parent-offspring correlation estimate of heritability for late blight resistance conferred by an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. *Plant Breeding*, p. 1-18, 2011.

SANTOS, C. E. M.; PISSIONI, L. L. M.; MORGADO, M. A. D.; CRUZ, C. D.; BRUCKNER, C. H. Estratégia de seleção em progênies de maracujazeiro-amarelo quanto ao vigor e incidência de verrugose. *Revista Brasileira Fruticultura*, v. 30, p. 444-449, 2008.