

MARIANE GONÇALVES FERREIRA

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA DE *Solanum habrochaites* A *Phytophthora*
infestans (Mont.) DE BARY**

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

**VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2017**

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

F383h
2017
Ferreira, Mariane Gonçalves, 1991-
Herança da resistência de *Solanum habrochaites* a
Phytophthora infestans (Mont.) De Bary / Mariane Gonçalves
Ferreira. – Viçosa, MG, 2017.
vii, 27f : il. ; 29 cm.

Orientador: Carlos Nick Gomes.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Tomateiro. 2. Requeima. 3. Estudos de herança.
I. Universidade Federal de Viçosa. Outros Órgãos. Mestrado em
Fitotecnia. II. Título.

CDD. 22. ed. 635.6

MARIANE GONÇALVES FERREIRA

HERANÇA DA RESISTÊNCIA DE *Solanum habrochaites* A *Phytophthora infestans* (Mont.) DE BARY

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

APROVADA: 16 de fevereiro de 2017.



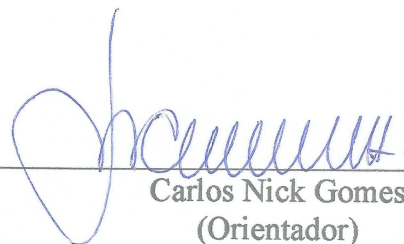
Felipe Lopes da Silva



Pedro Crescêncio Souza Carneiro
(Coorientador)



Thais Roseli Corrêa



Carlos Nick Gomes
(Orientador)

*A Deus e a Nossa Senhora
À minha família.*

Dedico
ii

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar a Deus, pelo dom da vida e por sempre me conceder força e sabedoria em todos os momentos da minha vida.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia pela oportunidade de realizar o curso de Mestrado.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de estudo.

Ao professor Carlos Nick, pela orientação, amizade, confiança e por sempre acreditar no meu potencial.

Aos demais professores da UFV, por todos os ensinamentos transmitidos durante o curso. Em especial, aos meus coorientadores Derly José Henriques da Silva, Pedro Crescêncio Souza Carneiro e Eduardo Seiti Gomide Mizubuti.

Aos meus pais, Vicente e Marilda, por serem minha base e referência de vida, por todo amor e carinho que sempre me concederam e por estarem ao meu lado me incentivando e ajudando na realização dos meus sonhos.

À minha irmã Eliane, ao meu cunhado Eliquelson e à minha sobrinha Ana Luísa que está a caminho, pelos conselhos e apoio.

A toda minha família, que mesmo na distância sempre me impulsionaram e apoiaram.

Ao meu namorado Geovani, pelo companheirismo, carinho e amor em todos os momentos.

Aos funcionários e integrantes da Horta Velha, do laboratório de manejo de recursos genéticos e do laboratório de biologia de populações e fitopatógenos, pela amizade e ajuda nos experimentos.

Aos meus amigos de Viçosa e do Núcleo de Estudos em Olericultura (NEO-UFV), por toda amizade, companheirismo e ajuda.

A todos os demais, que de alguma forma, contribuíram com a minha conquista.

BIOGRAFIA

Mariane Gonçalves Ferreira, filha de Vicente Gonçalves Ferreira e Marilda Aparecida Martins Ferreira, nasceu no dia 08 de janeiro de 1991, na cidade de Ceres, Estado de Goiás, Brasil.

Em julho de 2009, formou-se Técnica em Agricultura pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano *Campus* Ceres, em Ceres, Goiás.

Em março de 2010, ingressou no curso de Agronomia da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais, graduando-se Engenheira Agrônoma em julho de 2015.

Em agosto de 2015, ingressou no Programa de Pós-Graduação, em nível de Mestrado, em Fitotecnia da UFV, submetendo-se a defesa da dissertação em fevereiro de 2017.

SUMÁRIO

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 Tomateiro: generalidades	3
2.2 O patógeno <i>Phytophthora infestans</i>	4
2.3 Genética da resistência do tomateiro a <i>P. infestans</i>	5
2.4 Metodologias utilizadas para o estudo da herança genética do tomateiro a <i>P. infestans</i> ..	7
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
4. CAPÍTULO 1: Resistência à requeima em <i>Solanum habrochaites</i> é governada por gene de efeito maior e poligenes.....	12
4.1 Introdução.....	15
4.2 Material e métodos	16
4.2.1 Local e condução dos experimentos	16
4.2.2 Coleta e preparo dos isolados	17
4.2.3 Inoculação dos isolados	17
4.2.4 Avaliação da resistência a requeima.....	17
4.2.5 Análise estatística	18
4.3 Resultados.....	20
4.4 Discussão	23
4.5 Conclusões.....	25
4.6 Referências bibliográficas	25

RESUMO

FERREIRA, Mariane Gonçalves M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2017. **Herança da resistência de *Solanum habrochaites* a *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary.** Orientador: Carlos Nick Gomes. Coorientadores: Derly José Henriques da Silva, Eduardo Seiti Gomide Mizubuti e Pedro Crescêncio Souza Carneiro.

A requeima, causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, é a principal doença foliar do tomateiro. No manejo dessa doença, a estratégia mais promissora é o desenvolvimento de cultivares resistentes, havendo, portanto, a necessidade do entendimento da herança associada à resistência. Em programas de melhoramento os estudos dos parâmetros genéticos auxiliam na escolha do melhor método de melhoramento a ser utilizado. Para estimação desses parâmetros são empregados dados observados em linhagens contrastantes (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$. No entanto, a ocorrência de gene de efeito maior e poligenes dificultam os estudos de herança, uma vez que as metodologias, normalmente, utilizadas não detectam as diferenças entre esses genes. Assim, o objetivo desse trabalho foi estudar a herança da resistência do tomateiro a *P. infestans*, utilizando a função de verossimilhança para modelar e estimar parâmetros relativos aos efeitos de gene maior e poligenes. Os experimentos foram conduzidos na Horta Experimental do Departamento de Fitotecnia da UFV. Como genitor feminino foi utilizado a cultivar susceptível Santa Clara (*Solanum lycopersicum*) e como genitor masculino o acesso do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV BGH 6902 (*Solanum habrochaites* f. *glabratum*), resistente a requeima. As plantas F_1 , originadas do cruzamento, foram autofecundas para obtenção da geração F_2 e com posterior retrocruzamento entre os genitores para obtenção das gerações $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$. A inoculação das plantas ocorreu aos 50 dias após o transplante no campo. A severidade da doença foi avaliada por meio de notas, utilizando escala diagramática. Os testes foram realizados no programa estatístico Monogen v 0.1. Na determinação dos modelos genéticos por meio da função de verossimilhança, a significância dos efeitos que comparam os modelos evidencia que a herança da resistência a requeima em tomateiro é conferida por gene maior, com efeito aditivo e dominante mais poligenes, com efeito aditivo mais os efeitos ambientais. A resistência vertical pode ser explorada com a utilização dos genes de efeito maior. Programas de seleção recorrente e a seleção assistida por marcadores moleculares poderão auxiliar o emprego da resistência conferida pelos poligenes.

ABSTRACT

FERREIRA, Mariane Gonçalves M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2017. **Inheritance of resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary in *Solanum habrochaites*.** Adviser: Carlos Nick Gomes. Co-Advisers: Derly José Henriques da Silva, Eduardo Seiti Gomide Mizubuti and Pedro Crescêncio Souza Carneiro.

ABSTRACT: Late blight, caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary is a major foliar disease affecting tomato crops. Among management strategies, the most promising is definitely the development of resistant cultivars. Therefore, it is necessary to understand how resistance to this disease is inherited in tomato plants. In breeding programs, studies of genetic parameters have helped plant breeders to choose the best breeding method to be used. To estimate these parameters, researchers make use of data collected from trials at which contrasting inbred lines (P_1 and P_2) and their respective F_1 , F_2 , $BC_{1:1}$ e $BC_{1:2}$ generations were evaluated. However, occurrence of a major-effect gene and polygenes make it difficult to study inheritance patterns since the methodologies that are commonly used do not detect differences between those genes. Therefore, this work aimed to study inheritance of resistance to *P. infestans* in tomato plants, by using the function of maximum likelihood estimation to modeling and estimating parameters associated to the effects of major genes and polygenes. Field experiments were conducted at the Horticulture Research Farm, owned by the Federal University of Viçosa's (UFV) Department of Plant Science. The susceptible cultivar Santa Clara (*Solanum lycopersicum*) was used as the female genitor and the resistant late-blight *S. habrochaites* f. *glabratum* accession (BGH 6902), obtained from the UFV Vegetable Gene Bank, was used as the male genitor. F_1 plants from the crossing were selfed up to produce the F_2 progenies, and also backcrossed with P_1 and P_2 producing $BC_{1:1}$ and $BC_{1:2}$ generations, respectively. The tomato plants were inoculated 50 days after transplanting. Disease severity was evaluated by notes, using a diagrammatic scale. Statistic tests were performed by the Monogen v 0.1 program. By comparing the genetic models created by using the maximum likelihood function, it was concluded that inheritance of resistance to late blight in tomato is conferred by a major gene, with additive and dominant effects, and polygenes, with additive effects, plus the environmental effect. Vertical resistance can be explored by using genes of major effect. Programs of recurrent and maker-assisted selection are considered more efficient strategies in selecting genotypes that hold resistance to late blight conferred by polygenes.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O tomateiro, espécie pertencente à família Solanaceae, é reconhecido como um alimento de grande importância socioeconômica e nutricional. Seus frutos são consumidos crus ou cozidos, bem como na forma de salada, sopa, suco, ketchup, molhos, pasta, em pó e outros produtos (NAHAR et al., 2011). Nutricionalmente, o tomate é rico em potássio, ácido fólico, vitamina C, vitamina E, flavonoides e carotenoides (beta caroteno e licopeno) (PALOMO et al., 2010; WALISZEWSKI; BLASCO, 2010).

A produção mundial de tomate é de 170,75 milhões de toneladas em uma área de 5,02 milhões de hectares. O Brasil ocupa o décimo lugar, com produção de 4,3 milhões de toneladas em 64,36 mil hectares, com uma produtividade média de 67 toneladas por hectare (FAOSTAT, 2014), o que gera emprego e renda ao produtor. No entanto, a tomaticultura é considerada atividade de alto risco econômico e financeiro, especialmente pelo elevado número de patógenos que ocasionam doenças na cultura. Dentre as principais doenças, a requeima, causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, é a mais destrutível, chegando a comprometer todo o campo de produção (DUARTE et al., 2007).

A requeima ocorre em praticamente todos os campos de cultivo em condições climáticas favoráveis, ou seja, temperaturas amenas (entre 15 e 20°C) e umidade relativa superior a 85% (MIZUBUTI, 2001, 2006; VALE et al., 2007; FIORINI et al., 2010). Em função de sua elevada taxa de progresso, pode devastar o tomateiro, em qualquer fase do ciclo. A infecção pode ocorrer em todas as partes acima do solo, causando necrose nas folhas e hastes, podridão do fruto e morte da planta (FOOLAD et al., 2008).

O manejo da requeima, geralmente, envolve a aplicação de uma grande quantidade de produtos químicos. Segundo estimativas de economistas do Centro Internacional de La Papa (CIP), mundialmente são gastos cerca de um bilhão de dólares por ano no controle dessa doença (MIZUBUTI, 2005; MIZUBUTI; FRY, 2006; FIORINI et al., 2010). Porém, em consequência da seleção de indivíduos resistentes aos fungicidas, do surgimento de formas mais agressivas do patógeno, das restrições ao controle químico e da preocupação com a segurança ambiental, a abordagem mais promissora para alcançar o controle é a resistência genética (PARK et al., 2005). O uso da resistência genética é uma das estratégias mais eficientes para o controle de fitopatógenos, pois reduz o custo de produção, facilita o manejo da doença e é ecologicamente equilibrada (FIORINI et al., 2010).

No processo de obtenção de genótipos, a busca por fontes de resistências à essa doença é de grande importância, uma vez que ampliam a variabilidade existente. A utilização de espécies silvestres correlatas ao tomateiro é uma alternativa para a incorporação dos genes de resistência a requeima, já que ainda não foi identificado genes de resistência na espécie cultivada. Por conseguinte, a ausência de cultivares resistentes a requeima no Brasil se deve exatamente a dificuldade no processo de obtenção desses genótipos (ABREU et al., 2008).

Estudos relacionados à resistência genética a *P. infestans* têm sido alvo de interesse dos programas de melhoramento relacionados à cultura durante muitos anos. Dentre os mecanismos de resistência a requeima em tomateiro incluem aqueles de herança monogênica (resistência qualitativa) e de herança poligênica (resistência quantitativa). Nesse contexto, a busca por novas fontes de resistência à requeima, é de extrema importância para subsidiar os programas de melhoramento da cultura e auxiliar o desenvolvimento de novas cultivares.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Tomateiro: generalidades

O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) possui como centro de diversidade a região Andina, que engloba parte do Chile, Bolívia, Equador, Colômbia e Peru (BAI; LINDHOUT, 2007). O centro secundário localiza-se no México onde passou a ser cultivado e melhorado, antes da colonização espanhola. No Brasil foi introduzido por imigrantes europeus no final do século XIX (MADEIRA et al., 2008).

Trata-se de uma hortaliça herbácea e perene, apesar de ser cultivada como anual. O crescimento é do tipo simpodial, uma vez que, a estrutura da planta é formada a partir do desenvolvimento de diversas gemas. As flores reúnem-se em cachos e são hermafroditas, o que favorece a autofecundação. O interesse comercial, dessa cultura, está nos frutos que são do tipo baga, com 2 a “n” lóculos, os quais atingem a maturação em torno de 30 a 40 dias após a fecundação do óvulo. Além disso, os frutos podem apresentar coloração amarelo, alaranjado, róseo ou vermelho, devido a presença de carotenoide, em especial o licopeno (FILGUEIRA, 2008).

O licopeno (representando 83% do total dos carotenoides) atua como um potente antioxidante e contribui no sentido de reduzir o risco de doenças crônicas, protegendo as células contra danos oxidativos (POOJARY; PASSAMONTI, 2015). Ademais, diversas pesquisas têm demonstrado os benefícios do tomate na dieta diária, por conter compostos ou substâncias com ações terapêuticas, que ajudam na prevenção de doenças como: o câncer, doenças cardiovasculares e neurodegenerativas. (PALOMO et al., 2010; WALISZEWSKI; BLASCO, 2010)

Além do valor nutricional, o tomate possui elevada importância social e econômica, por gerar empregos diretamente no campo e nas diversas fases da cadeia produtiva, diminuindo o êxodo rural e promovendo o desenvolvimento regional (CARVALHO et al., 2014). Do ponto de vista econômico, o tomate é o segundo de maior importância ficando atrás somente da batata. A produção mundial de tomate foi de 170,75 milhões de toneladas em uma área de 5,02 milhões de hectares. O maior produtor mundial é a China, seguida da Índia, Estados Unidos, Turquia e Egito. O Brasil ocupa o décimo lugar com uma produção de 4,3 milhões de toneladas em 64,36 mil hectares, com uma produtividade média de 67 toneladas por hectare (FAOSTAT, 2014).

2.2 O patógeno *Phytophthora infestans*

O oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary causador da requeima ataca o tomateiro e a batateira nas regiões da América do Norte e em outros lugares no mundo com frequência variável, dependendo das condições climáticas. A origem desse patógeno ainda não é conhecida com precisão, porém, as principais teorias propõem que se originou nos Andes sul-americanos ou Vale do Toluca do México Central (GRÜNWARD; FLIER, 2005; GOMEZ-ALPIZAR et al., 2007).

A requeima é considerada a principal doença foliar do tomateiro e, é dentre as doenças de plantas a mais devastadora por quatro razões: a taxa de progresso da doença é muito elevada, assim, a cultura pode ser completamente comprometida com poucos dias de epidemia; baixos níveis de *P. infestans* são de difícil detecção no campo; cada lesão provocada pelo oomiceto pode produzir até 300 mil novos esporângios por dia, o que contribui para uma rápida propagação da doença; o ciclo assexuado do patógeno doença consiste da penetração do patógeno, colonização, esporulação, e a dispersão, que pode ocorrer em menos de cinco dias (FOOLAD et al., 2008).

O sucesso de *P. infestans* como agente fitopatogênico deve-se a aspectos relacionados à sua biologia reprodutiva, que pode ocorrer na forma assexuada ou sexuada (NOWICKI et al., 2012). O ciclo assexuado permite rápido crescimento populacional no tecido hospedeiro suscetível. Os esporângios são produzidos em esporangióforos que crescem a partir de tecido infectado. Os esporângios são deiscentes, principalmente em resposta a mudanças na umidade relativa, e podem ser facilmente dispersos para outras áreas do tecidos da planta (FRY, 2008).

Os esporângios podem germinar de modo direto formando tubo germinativo em temperaturas altas (cerca de 20-25 ótima °C) e alta umidade relativa (acima de 90%), ou indireto, formando zoósporos a temperaturas mais baixas (ótimas entre 10 e 15 °C) (LIMA et al., 2009). Os zoósporos são biflagelados e móveis por um período curto de tempo (muitas vezes menos do que 60 min) antes do encistamento, sendo possível a formação de até oito zoósporos em cada esporângio. Zoósporos encistados podem germinar de forma direta na folha ou no tecido do caule através de um tubo germinativo. Normalmente, os sintomas são observados após pelo menos dois dias, ou ainda dentro de um ou dois dias, sob temperaturas moderadas e na presença de umidade (FRY, 2008).

O ciclo sexual ocorre quando há o cruzamento de indivíduos do grupo de compatibilidade A1 com o A2 (FOOLAD, 2008). Quando os micélios dos dois grupos de compatibilidade interagem, a reprodução sexual pode ocorrer por meio da formação de

oósporos (COHEN et al., 1997). Os oósporos podem sobreviver de um ciclo a outro em plantas daninhas, outros hospedeiros e no solo, sendo necessário um filme de água para que ocorra sua germinação.

No Brasil, a população de *P. infestans* é constituída por linhagens clonais altamente especializadas (SUASSUNA et al., 2004), desse modo a linhagem US-1, composta por indivíduos do grupo de compatibilidade A1 ocorre principalmente em tomateiro, e a linhagem BR-1, composta por indivíduos do grupo de compatibilidade A2 tem ocorrência predominante em batateira (REIS et al., 2003).

Os sintomas podem ocorrer em qualquer parte da planta, porém nas folhas são mais intensos; aparecem lesões de formato irregular, de coloração pardo-olivácea nos folíolos, com a presença de um halo verde mais claro ao redor das manchas foliares e observa-se um aspecto encharcado nas lesões. Em condições de alta umidade relativa do ar, há o crescimento de esporangióforos e esporângios na parte abaxial das folhas, conferindo uma coloração esbranquiçada no entorno da lesão, muito semelhante a um bolor branco e ralo (BOSCO et al., 2009).

Atualmente, o manejo da requeima é feito exclusivamente pelo princípio de proteção do hospedeiro, através da aplicação de fungicidas de caráter preventivo e/ou curativo, totalizando de 15 a 25 aplicações de fungicidas por cultivo (FIORINI et al., 2010). Dessa maneira, o custo de produção torna-se oneroso, além de causar outros problemas, tais como: aumento nas concentrações de resíduos nos frutos a serem comercializados, aumento do risco a vida do aplicador e dos demais seres vivos do ecossistema, lixiviação dos excessos de produtos pulverizados, surgimento de isolados resistentes (DUARTE et al., 2007).

A ausência de cultivares comerciais resistentes a requeima se deve a dificuldade de trabalhar com esse patógeno (ABREU et al., 2008). Assim, estudos relacionados com a resistência genética a *P. infestans* tem sido alvo de interesse dos programas de melhoramento durante muitos anos. Dentre os mecanismos de resistência a requeima em tomate incluem o de herança monogênica (resistência qualitativa) e o de herança poligênica (resistência quantitativa).

2.3 Genética da resistência do tomateiro a *P. infestans*

Os programas de melhoramento genético para a resistência a *P. infestans* com a busca do desenvolvimento de cultivares resistentes de batata e tomate tiveram início desde a ocorrência da fome irlandesa na década de 1840, devido a destruição dos campos de produção

de batata por esse patógeno (NOWICKI et al., 2012). A resistência de *P. infestans* pode ser classificada em resistência qualitativa, vertical ou específica (raça específica) e quantitativa ou resistência horizontal (raça não específica).

A resistência do tipo vertical está relacionada com a descoberta dos genes de resistência na espécie silvestre *Solanum pimpinellifolium* L. (NOWICKI et al., 2012). Em *S. pimpinellifolium* foram, inicialmente, encontrados três genes de resistência, esses genes foram mapeados no cromossomo 7 (Ph-1), 10 (Ph-2) e 9 (Ph-3) (NOWICKI et al., 2012). O gene Ph-1 é o único que possui dominância completa fornecendo resistência contra a raça T-0 do patógeno, mas tem sido rapidamente suplantado por novas raças.

A resistência condicionada pelo Ph-2 fornece apenas resistência parcial contra vários isolados do patógeno. Este gene possui dominância incompleta, e foi mapeado no longo braço do cromossomo 10. Uma desvantagem do Ph-2 é que fornece apenas uma redução da taxa do desenvolvimento da doença, em vez de bloquear a doença, e que muitas vezes falha na presença de isolados mais agressivos (ZHANG et al., 2014). O Ph-3 é um gene de resistência mais efetivo, possuindo dominância incompleta para um vasto leque de isolados de *P. infestans* (CHEN et al., 2008; NOWICKI et al., 2012).

Posteriormente, outros genes de resistências a *P. infestans* foram identificados e localizados, o Ph-4 no cromossomo 2 (LI et al., 2011) e o Ph-5 no cromossomo 1 (FOOLAD et al., 2008). As plantas que apresentam resistência vertical à doença são inicialmente eficazes na prevenção da infecção e na proteção da cultura, porém essa resistência pode falhar com o rápido desenvolvimento de linhagens mais agressivas do patógeno (KLARFELD et al., 2009; NOWICKI et al., 2012).

Já a resistência horizontal é comumente controlada por vários genes ou locus de traços qualitativos (QTLs), podendo ser mais durável (THURSTON, 1971; BROUWER et al., 2004; NOWICKI et al., 2012). Esse tipo de resistência foi encontrada em germoplasma silvestre de *Solanum habrochaites*. No entanto, a utilização de germoplasmas silvestre em cruzamentos interespecíficos para a introgressão de alelos para cultivares elite é um grande desafio, pois pode acarretar na introgressão de alelos sem interesse agrônômico (BROUWER et al., 2004; NICK et al., 2014).

2.4 Metodologias utilizadas para o estudo da herança genética do tomateiro a *P.*

infestans

Existem diferentes métodos de análise para o estudo da herança genética das características quantitativas. Dentre essas, podemos citar a análise de gerações e os estimadores de máxima verossimilhança.

Na análise de gerações é possível estimar a partir da metodologia proposta por Mather e Jinks (1971) os componentes da média, considerando os progenitores contrastantes P_1 e P_2 e suas gerações derivadas (F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$). A partir desta metodologia é possível calcular as médias e variâncias genótípicas, fenotípicas e ambiental de cada geração, e com esses valores estimar as herdabilidades no sentido amplo e restrito, além do grau médio de dominância da característica. Juntamente com essas análises é possível estimar o número de genes com o método de Castle (1921).

Nos estudos da herança genética do tomateiro a requeima, utilizando análise de gerações foi determinado a existência de aproximadamente vinte e oito genes controlando o caráter, sugerindo que a herança da resistência à requeima é do tipo poligênica (ABREU et al., 2008). No entanto, a estimação do número de genes por essa metodologia é pouco precisa, uma vez que fornece apenas o número de genes que expressam dominância, além de considerar que todos os genes possuem efeitos iguais sobre a expressão fenotípica do caráter (CRUZ, 2012), sendo incapaz de identificar a existência e de gene de efeito maior e poligenes no controle da característica.

Por outro lado, pelo método da máxima verossimilhança (SILVA, 2003) é possível estimar a ação de gene de efeito maior e de poligenes. Essa metodologia considera diferentes modelos hierárquicos, iniciando do modelo mais simples que inclui apenas a variação ambiental até o mais complexo que incluem gene de efeito maior e poligenes. O software Monogen versão 0.1 (SILVA, 2003), é utilizado para a obtenção das estimativas dos parâmetros genéticos dos modelos hierárquicos e dos testes de hipóteses pelo critério da máxima verossimilhança (REZENDE et al., 2004).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, F.; 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 *Lycopersicon* sp.),. **Genetics and Molecular Biology**, 2008.

BAI, Y.; LINDHOUT, P. Domestication and breeding of tomatoes: What have we gained and what can we gain in the future? **Annals of Botany**, v. 100, n. 5, p. 1085–1094, 1 nov. 2007.

BOSCO, L.; HELDWEIN, A.; LUCAS, D. Sistema de previsão de ocorrência de requeima em clones de batata suscetíveis e resistentes. **Ciência rural**, v. 39, p. 1024, 2009.

BROUWER, D. J.; ST CLAIR, D. A. Fine mapping of three quantitative trait loci for late blight resistance in tomato using near isogenic lines (NILs) and sub-NILs. **TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik**, v. 108, n. 4, p. 628–38, mar. 2004.

CARVALHO, C.R.F.; PONCIANO, N.J.; SOUZA, P.M.; SOUZA, C.L.M.; SOUSA, E.F. Viabilidade econômica e de risco da produção de tomate no município de Cambuci / RJ. **Ciência Rural**, v. 12, p. 2293–2299, 2014.

CASTLE W. E. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inheritance. **Science**, v. 54. p. 223, 1921.

COHEN, Y., FARKASH, S., RESHIT, Z., AND BAIDER, A. Oospore production of *Phytophthora infestans* in potato and tomato leaves. **Phytopathology**, v. 87 p.191-196, 1997.

CHEN, C.H.; SHEU, Z.M.; WANG, T.C. Host Specificity and Tomato-Related Race Composition of *Phytophthora infestans* Isolates in Taiwan During 2004 and 2005. **Plant Disease**, v. 92, n. 5, p. 751–755, 4 maio 2008.

CRUZ, C.D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, Mg: ufv, 2012. 394 P.

DUARTE, H.; ZAMBOLIM, L.; WALDIR, W. ARTIGOS Manejo da requeima do tomateiro industrial empregando sistema de previsão. **Summa Phytopathol**, v. 33, n. 4, p. 328–334, 2007.

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2014. Disponível em <<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>>. Acesso em 30 de Janeiro de 2017.

FILGUEIRA, F. A. R. Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças. 3 ed. Viçosa: UFV, 2008. 412p

FIORINI, C. V. A.; SILVA, D. J. H. DA; SILVA, F. F.; MIZUBUTI, E. S. G.; ALVES, D. P. & CARDOSO, T. DE S. Agrupamento de curvas de progresso de requeima, em tomateiro originado de cruzamento interespecífico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 10, p. 1095–1101, out. 2010.

FOOLAD, M.; MERK, H.; ASHRAFI, H. Genetics, genomics and breeding of late blight and early blight resistance in tomato. **Critical Reviews in Plant Sciences**, 2008.

FRY, W. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer. **Molecular plant pathology**, 2008.

GOMEZ-ALPIZAR, L.; CARBONE, I.; RISTAINO, J. B. An Andean origin of *Phytophthora infestans* inferred from mitochondrial and nuclear gene genealogies. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 9, p. 3306–3311, 21 fev. 2007.

GRÜNWARD, N.; FLIER, W. The Biology of *Phytophthora infestans* at Its Center of Origin*. **Annu. Rev. Phytopathol.**, 2005.

KLARFELD, S.; RUBIN, A.; COHEN, Y. Pathogenic fitness of oosporic progeny isolates of *Phytophthora infestans* on late-blight-resistant tomato lines. **Plant Dis.** v. 93, p. 947-953. 2009.

LIMA, M. A.; MAFFIA, L. A.; BARRETO, R. W.; MIZUBUTI, E. S. G. *Phytophthora infestans* in a subtropical region: survival on tomato debris, temporal dynamics of airborne sporangia and alternative hosts. **Plant Pathology**, v. 58, p. 87–99.

MADEIRA, N.; REIFSCHNEIDER, F.; GIORDANO, L. artigo convidado / Invited Article. **October**, v. 26, p. 428–432, 2008.

MATHER, K.; JINKS, J. L. 1971. **Biometrical Genetics**. Cornell University Press, Ithaca, 382p.

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

MIZUBUTI, E. S. G. Custo da requeima. **Cultivar Hortaliças e Frutas**, v.32, p.23-26, 2005.

MIZUBUTI, E.S.G.; FRY, W.E. Potato late blight. In: COOKE, B.M.; JONES, D.G.; KAYE, B. (Ed.). The epidemiology of plant diseases. Springer: Dordrecht, 2006. p.445-471.

NAHAR, K.; ULLAH, S. M.; ISLAM, N. Osmotic Adjustment and Quality Response of Five Tomato Cultivars (*Lycopersicon esculentum* Mill) Following Water Deficit Stress under Subtropical Climate. **Asian Journal of Plant Sciences**, v. 10, n. 2, p. 153–157, 1 fev. 2011.

NICK, C.; AGUILERA, J. G.; LAURINDO, B. S.; ALMEIDA, V. DE S.; FREITAS, R. D. DE; CRUZ, C. D. & SILVA, D. J. H. DA. Genetic Parameters and Correlation between Tomato Late Blight Field Resistance and Fruit Quality. **American Journal of Plant Sciences**, v. 5, n. 15, p. 2418–2425, 4 jul. 2014.

NOWICKI, M.; FOOLAD, M. M. R.; NOWAKOWSKA, M. & KOZIK, E. U. E. Potato and tomato late blight caused by *Phytophthora infestans*: An overview of pathology and resistance breeding. **Plant Disease**, v. 96, n. 1, p. 4–17, 13 jan. 2012.

PALOMO, G. I.; FUENTES Q, E.; CARRASCO S, G.; GONZÁLEZ R, D. & MOORE-CARRASCO, R. Actividad antioxidante, hipolipemiante y antiplaquetaria del tomate toamte (*Solanum lycopersicum* L.) y el efecto de su procesamiento y almacenaje. **Revista chilena de nutrición**, v. 37, n. 4, p. 524–533, dez. 2010.

PARK, T.-H.; VLEESHOUWERS, V. G. A. A.; HUTTEN, R. C. B.; VAN ECK, H. J.; VAN DER VOSSSEN, E.; JACOBSEN, E. & VISSER, R. G. F. High-resolution Mapping and Analysis of the Resistance Locus Rpi-abpt Against *Phytophthora infestans* in Potato. **Molecular Breeding**, v. 16, n. 1, p. 33–43, ago. 2005.

POOJARY, M. M.; PASSAMONTI, P. Extraction of lycopene from tomato processing waste: Kinetics and modelling. **Food Chemistry**, v. 173, p. 943–950, 2015.

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, n. 8, p. 896–900, 23 ago. 2003.

REZENDE, V. F.; VENCOVSKY, R.; CÁRDENAS, F. E. N.; SILVA, H. P., BEARZOTI, E. & CAMARGO, L. E. A. REZENDE, V. F. et al. Mixed inheritance model for resistance to

anthracnose leaf blight in maize. **Cropp Breeding and Applied Biotechnology**, v. 4, n. 1, p. 115–122, 2004.

SILVA, W. P. 2003. Estimadores de máxima verossimilhança em misturas de densidade normais: uma aplicação em genética. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. 60p.

SUASSUNA, N. D.; MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Aggressiveness and host specificity of Brazilian isolates of *Phytophthora infestans*. **Plant Pathology**, v. 53, n. 4, p. 405–413, ago. 2004.

THURSTON, H. D. Relationship of general resistance - late blight of potato. *Phytopathology*. v. 61, p. 620-626. 1971

VALE, F.X.R.; JESUS JÚNIOR, W.C.; RODRIGUES, F.A.; COSTA, H.; SOUZA, C.A. Manejo de doenças fúngicas em tomateiro. In: SILVA, D.J.H.; VALE, F.X.R. (Ed.). Tomate: tecnologia de produção. Viçosa: UFV, 2007. p.159-197.

WALISZEWSKI, K. N.; BLASCO, G. [Nutraceutical properties of lycopene]. **Salud publica de Mexico**, v. 52, n. 3, p. 254–265, 2010.

ZHANG, C.; LIU, L.; WANG, X.; VOSSEN, J.; LI, G.; LI, T.; DU, Y. The Ph-3 gene from *Solanum pimpinellifolium* encodes CC-NBS-LRR protein conferring resistance to *Phytophthora infestans*. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 127, n. 6, p. 1353–1364, 23 abr. 2014.

4. CAPITULO 1: Resistência à queima em *Solanum habrochaites* é governada por gene de efeito maior e poligenes

Resistência à requeima em *Solanum habrochaites* é governada por gene de efeito maior e poligenes

Mariane G. Ferreira¹; Carlos Nick ²

Universidade Federal de Viçosa – Dep. de Fitotecnia, Campus Universitário, s/n, 36.570-000, Viçosa-MG, marianegonferreira@gmail.com;

²Universidade Federal de Viçosa – Dep. de Fitotecnia, Campus Universitário, s/n, 36.570-000, Viçosa-MG, carlos.nick@ufv.br

RESUMO: A requeima, causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary, é a principal doença foliar do tomateiro. No manejo dessa doença, a estratégia mais promissora é o desenvolvimento de cultivares resistentes, havendo, portanto, a necessidade do entendimento da herança associada à resistência. Em programas de melhoramento os estudos dos parâmetros genéticos auxiliam na escolha do melhor método de melhoramento a ser utilizado. Para estimação desses parâmetros são empregados dados observados em linhagens contrastantes (P_1 e P_2) e das gerações F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$. No entanto, a ocorrência de gene de efeito maior e poligenes dificultam os estudos de herança, uma vez que as metodologias, normalmente, utilizadas não detectam as diferenças entre esses genes. Assim, o objetivo desse trabalho foi estudar a herança da resistência do tomateiro a *P. infestans*, utilizando a função de verossimilhança para modelar e estimar parâmetros relativos aos efeitos de gene maior e poligenes. Os experimentos foram conduzidos na Horta Experimental do Departamento de Fitotecnia da UFV. Como genitor feminino foi utilizado a cultivar susceptível Santa Clara (*Solanum lycopersicum*) e como genitor masculino o acesso do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV BGH 6902 (*Solanum habrochaites* f. *glabratum*), resistente a requeima. As plantas F_1 , originadas do cruzamento, foram autofecundas para obtenção da geração F_2 e com posterior retrocruzamento entre os genitores para obtenção das gerações $RC_{1:1}$ e $RC_{1:2}$. A inoculação das plantas ocorreu aos 50 dias após o transplântio no campo. A severidade da doença foi avaliada por meio de notas, utilizando escala diagramática. Os testes foram realizados no programa estatístico Monogen v 0.1. Na determinação dos modelos genéticos por meio da função de verossimilhança, a significância dos efeitos que comparam os modelos evidencia que a herança da resistência a requeima em tomateiro é conferida por gene maior, com efeito aditivo e dominante mais poligenes, com efeito aditivo mais os efeitos ambientais. A resistência vertical pode ser explorada com a utilização dos genes de efeito maior. Programas

de seleção recorrente e a seleção assistida por marcadores moleculares poderão auxiliar o emprego da resistência conferida pelos poligenes.

Palavras chave: *Solanum lycopersicum*, *Phytophthora infestans*, estudos de herança.

ABSTRACT: Late blight, caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary is a major foliar disease affecting tomato crops. Among management strategies, the most promising is definitely the development of resistant cultivars. Therefore, it is necessary to understand how resistance to this disease is inherited in tomato plants. In breeding programs, studies of genetic parameters have helped plant breeders to choose the best breeding method to be used. To estimate these parameters, researchers make use of data collected from trials at which contrasting inbred lines (P₁ and P₂) and their respective F₁, F₂, BC_{1:1} e BC_{1:2} generations were evaluated. However, occurrence of a major-effect gene and polygenes make it difficult to study inheritance patterns since the methodologies that are commonly used do not detect differences between those genes. Therefore, this work aimed to study inheritance of resistance to *P. infestans* in tomato plants, by using the function of maximum likelihood estimation to modeling and estimating parameters associated to the effects of major genes and polygenes. Field experiments were conducted at the Horticulture Research Farm, owned by the Federal University of Viçosa's (UFV) Department of Plant Science. The susceptible cultivar Santa Clara (*Solanum lycopersicum*) was used as the female genitor and the resistant late-blight *S. habrochaites* f. *glabratum* accession (BGH 6902), obtained from the UFV Vegetable Gene Bank, was used as the male genitor. F₁ plants from the crossing were selfed up to produce the F₂ progenies, and also backcrossed with P₁ and P₂ producing BC_{1:1} and BC_{1:2} generations, respectively. The tomato plants were inoculated 50 days after transplanting. Disease severity was evaluated by notes, using a diagrammatic scale. Statistic tests were performed by the Monogen v 0.1 program. By comparing the genetic models created by using the maximum likelihood function, it was concluded that inheritance of resistance to late blight in tomato is conferred by a major gene, with additive and dominant effects, and polygenes, with additive effects, plus the environmental effect. Vertical resistance can be explored by using genes of major effect. Programs of recurrent and maker-assisted selection are considered more efficient strategies in selecting genotypes that hold resistance to late blight conferred by polygenes.

Keywords: *Solanum lycopersicum*, *Phytophthora infestans*, studies of inheritance.

4.1 Introdução

O tomateiro é reconhecido como uma espécie agrícola de grande importância socioeconômica e nutricional. No entanto, a tomaticultura é considerada como uma atividade de alto risco econômico e financeiro, especialmente pelo elevado número de patógenos que ocasionam doenças na cultura. Dentre as doenças que incidem na cultura, a requeima, causada por *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary é aquela que demanda maior atenção por parte do tomaticultor (DUARTE et al., 2007).

O manejo da requeima, geralmente, envolve a aplicação de uma grande quantidade de produtos químicos. Segundo estimativas de economistas do Centro Internacional de La Papa (CIP), mundialmente são gastos cerca de um bilhão de dólares por ano em seu controle (MIZUBUTI, 2005; FIORINI et al., 2010). Porém, com o surgimento de formas mais agressivas do patógeno e seleção de indivíduos resistentes, das restrições ao controle químico e da preocupação com a segurança ambiental a abordagem mais promissora para maior eficiência e efetividade do controle é a introdução de genes de resistência (PARK et al., 2005).

No tomateiro diversos estudos relacionados à resistência genética tem sido alvo de interesse nos programas de melhoramento, uma vez que reduz o custo de produção, facilita o manejo da doença e é ecologicamente viável. Dessa forma, compreender a ação do gene predominante na expressão de um caráter é de extrema importância para dirigir as atividades em um programa de melhoramento e para obter ganhos genéticos (OLIVEIRA et al., 2016).

Estudos sobre a herança da resistência genética do tomateiro a *P. infestans* foram realizados por Abreu et al. (2008), os quais utilizando a metodologia proposta por Mather and Jinks (1971) e Castle (1921) determinaram que são, aproximadamente, vinte e oito genes que controlam a resistência a requeima, sugerindo que a herança da resistência à requeima é do tipo quantitativa. No entanto, os estudos de herança quantitativa são complexos, uma vez que são muito influenciados pelo ambiente, e é ainda mais quando estão envolvidos muitos genes de pequeno efeito (BALDISSERA et al., 2014).

A estimação do número de genes, por essa metodologia, é pouco precisa, pois fornece apenas o número de genes que expressam dominância, além de considerar que todos os genes possuem efeitos iguais sobre a expressão fenotípica do caráter (CRUZ, 2012). Dessa forma, é necessário utilizar metodologias que levam em consideração a existência de genes com efeitos aditivos e de dominância e que consiga distinguir os diferentes efeitos que cada gene representa para a expressão do caráter.

A metodologia proposta por Silva (2003) é uma alternativa para contornar os problemas dos estudos de herança genética. Essa metodologia considera diferentes modelos hierárquicos, iniciando do modelo mais simples, que inclui apenas efeitos ambientais, até o modelo mais completo que inclui tanto gene de efeito maior quanto poligenes. Assim, o objetivo do trabalho foi estudar a herança mista da resistência do tomateiro a *P. infestans*, utilizando a função de verossimilhança para modelar e estimar parâmetros relativos aos efeitos de gene maior e poligenes.

4.2 Material e métodos

4.2.1 Local e condução dos experimentos

Os experimentos foram conduzidos na Horta Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, localizada em Viçosa-MG (20° 45' 14'' S; 42° 52' 53'' W; 648,74 m de altitude).

O genitor feminino (P₁) utilizado no cruzamento foi a cultivar susceptível Santa Clara (*Solanum lycopersicum*) e o genitor masculino (P₂) o acesso do banco de germoplasma da UFV BGH 6902 (*S. habrochaites f. glabratum*), resistente a requeima. Das plantas F₁, originadas do cruzamento entre P₁ e P₂, uma parte foram autofecundas para obtenção da geração F₂ e a outra parte retrocruzada com os genitores para obtenção das gerações RC_{1:1} e RC_{1:2}.

A cultivar, Santa Clara, possui frutos oblongos bi ou triloculares, é consumido *in natura* e a massa média dos seus frutos é de aproximadamente 130g. O acesso BGH 6902 é uma espécie silvestre e produz frutos pequenos de coloração esverdeada, com sabor e odor desagradáveis (FIORINI et al., 2010).

As mudas foram produzidas em bandejas de poliestireno expandido de 128 células, contendo substrato comercial Tropstrato[®]. O transplante das mudas para o campo realizou-se quando as plântulas apresentarem 4-5 folhas definitivas totalmente expandidas, com espaçamento de 1,0 m x 0,6 m. A adubação e os tratamentos culturais foram realizados de acordo com a recomendação e necessidade da cultura. Utilizou-se o sistema de tutoramento por fitilho vertical e a irrigação por gotejamento.

4.2.2 Coleta e preparo dos isolados

Isolados de *P. infestans* dos municípios de Cajuri, Coimbra, Teixeiras e Viçosa, localizados na região da Zona da Mata mineira, foram coletados para formar a solução de inóculo. Durante as coletas os folíolos infectados foram destacados e posteriormente adicionados em bandejas plásticas desinfetadas com álcool 70% com papel toalha umedecido. As bandejas foram armazenadas em sacos plásticos e mantidas a 18 °C por aproximadamente 24h, para incubação (formação de câmara úmida).

4.2.3 Inoculação dos isolados

Para a inoculação foi realizada uma mistura das suspensões contendo os diferentes isolados, a qual teve sua concentração ajustada por meio de hemacitômetro, para 10^3 esporângios por mililitro de suspensão. Posteriormente, a suspensão da mistura foi colocada na geladeira por 1 h, em temperatura de aproximadamente 4° C para induzir a liberação de zoósporos.

A inoculação foi realizada ao entardecer, com o auxílio de pulverizador costal manual após 50 dias do transplante no campo. Aplicando-se aproximadamente 10 ml da suspensão por planta. Para garantir o molhamento foliar das plantas foram realizadas irrigadas por aspersão três vezes por semana, ao entardecer.

4.2.4 Avaliação da resistência a requeima

Foram realizadas avaliações da severidade da requeima em plantas das quatro gerações; 20 plantas do genitor feminino (Cultivar Santa Clara), 18 plantas do genitor masculino (BGH 6902), 19 híbridos, 281 genótipos F₂, 83 genótipos RC_{1:1} e 84 genótipos RC_{1:2}.

No campo foi atribuída notas às folhas de cada planta, conforme escala diagramática proposta por CORRÊA et al. (2009) (Tabela 1). As notas da severidade da requeima foram atribuídas individualmente em cada folha das plantas a cada três dias, por 18 dias, totalizando 6 avaliações.

Tabela 1: Escala de classificação de severidade da doença, sugerida por CORRÊA et. al. (2009)

Classificação da doença	Severidade da doença
1	3% da folha lesionada
2	12% da folha lesionada
3	22% da folha lesionada
4	40% da folha lesionada
5	60% da folha lesionada
6	77% da folha lesionada

As notas foram utilizadas para determinar a área abaixo da curva de progresso da doença (ABCCD). Conforme estimador dado pela seguinte expressão:

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

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;

n : número de avaliações.

4.2.5 Análise estatística

As estimativas dos parâmetros genéticos e teste de hipótese relativos aos parâmetros foram realizados no programa Monogen v 0.1 (SILVA, 2003). Essa metodologia propõe estimar e modelar parâmetros relativos ao efeito de gene maior e poligenes, por meio do método de máxima verossimilhança. Com as gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , $RC_{1:1}$, $RC_{1:2}$ foi possível estimar todos os efeitos dos modelos entres os modelos propostos (Tabela 2).

A função de verossimilhança foi utilizada com as pressuposições que a característica pode apresentar um gene de efeito maior, sendo que há variação observada nos indivíduos é devido à ação de efeitos ambientais e/ou de genes de efeitos menores.

Tabela 2: Modelos estatísticos testados no estudo da herança da resistência do tomateiro a requeima. Viçosa – MG, 2017.

Modelos	Parâmetros
1: Gene maior com efeito aditivo e dominante + poligenes com efeito aditivo e dominante	$\mu, a, d, [a], [d], Va, Vd, Sad, \sigma^2$
2: Gene maior com efeito aditivo e dominante + poligenes com efeito aditivo	$\mu, a, d, [a], Va, \sigma^2$
3: Gene maior com efeito aditivo + poligenes com efeito aditivo e dominante	$\mu, a, [a], [d], Va, Vd, Sad, \sigma^2$
4: Gene maior com efeito aditivo + poligenes com efeito aditivo	$\mu, a, [a], Va, \sigma^2$
5: Poligenes com efeito aditivo e dominante	$\mu, [a], [d], Va, Vd, Sad, \sigma^2$
6: Poligenes com efeito aditivo	$\mu, [a], Va, \sigma^2$
7: Gene maior com efeito aditivo e dominante	μ, a, d, σ^2
8: Gene maior com efeito aditivo	μ, a, σ^2
9: Apenas o efeito do ambiente	μ, σ^2

Sendo que:

μ : constante de referência;

a : efeito aditivo do gene de efeito maior;

d : efeito de dominância do gene de efeito maior;

$[a]$: componente poligênico aditivo;

$[d]$: componente poligênico de dominância;

Va : variância aditiva;

Vs : variância atribuída aos desvios de dominância dos efeitos poligênicos;

Sad : componente da variação relativa aos produtos dos efeitos poligênicos aditivos pelos efeitos poligênicos de dominância;

σ^2 : variância ambiental.

Os testes de verossimilhança foram feitos por meio da estatística LR (Likelihood ratio) (Modd et al., 1974) dada por:

$$LR = -2 \ln \frac{L(Mi)}{L(Mj)}$$

Em que, L(Mi) e L(Mj) as funções de verossimilhança dos modelos i e j, em que o modelo i deve estar hierarquizado ao modelo j.

4.3 Resultados

A média da geração F₁ foi superior à média dos pais, com relação a suscetibilidade, o que indica a existência de heterose no sentido de maior valor do caráter, ou seja, susceptibilidade (Tabela 3). Esses resultados indicam a predominância de efeitos de dominância. A redução da média da geração F₂ com relação a geração F₁ comprova essa afirmativa, visto que o avanço das gerações ocasiona a redução desse efeito. Ademais, o fenótipo resistente foi observado apenas em homozigose, o que sugere a existência de genes recessivos no controle da característica.

Tabela 3: Médias e amplitudes das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_{1:1}, RC_{1:2} avaliadas quanto a resistência a requeima derivadas do cruzamento de *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*. Viçosa – MG, 2017.

Gerações	Médias	Amplitudes
P ₁	185,37	56,76 - 310,34
P ₂	62,33	8,80 - 164,92
F ₁	254,31	79,19 - 323,66
F ₂	172,42	4,03 - 561,93
RC _{1:1}	239,22	8,40 - 390,14
RC _{1:2}	127,32	11,32 - 246,74

O componente da variação ambiental foi menor que o componente de variação genético, assim os efeitos genéticos atuam em maior proporção para a manifestação do fenótipo (Tabela 4). As estimativas da herdabilidade no sentido amplo e restrito foram de 53,19% e 13,09%, respectivamente, indicando que a característica é muito influenciada pelo ambiente.

Tabela 4: Estimativas dos parâmetros genéticos influenciadores da resistência a requeima avaliadas na população (F₂) derivada do cruzamento de *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum*. Viçosa – MG, 2017.

Parâmetros	F2
Variância fenotípica	7917,92
Variância genotípica	3706,08
Variância ambiental	4211,84
Variância aditiva	1036,49
Variância de dominância	3175,36
Herdabilidade ampla	53,19
Herdabilidade restrita	13,09
Heterose	130,46

Os efeitos do gene maior e/ou poligenes, assim com a predominância dos efeitos aditivos e dominantes foram estimados pelo critério da máxima verossimilhança proposto por Silva (2003). Essa metodologia propõe a comparação entre o modelo completo (modelo 1) com cada um dos modelos reduzidos (2,3,4,5,6,7,8,9). A significância dos testes entre os modelos indica que o efeito dos parâmetros diferentes entre eles é significativo, assim o modelo mais completo explica melhor a característica. De outra forma, a não significância do teste indica que o modelo reduzido é o que melhor explica a herança da resistência. Diante disso, os resultados dos testes de hipóteses sobre os modelos genéticos indicam a existência de gene maior com efeito aditivo e dominante e poligenes com efeito aditivo apenas, mais os efeitos ambientais (Tabela 5).

Tabela 5: Hipóteses dos modelos genético - estatístico da herança da resistência do tomateiro a requeima avaliadas nas gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_{1:1}, RC_{1:2} derivadas do cruzamento de *Solanum lycopersicum* e *Solanum habrochaites f. glabratum* por meio da função de máxima verossimilhança. Viçosa – MG, 2017.

Modelos	G1	X²_c	Probabilidade
1 vs 2	3	4,8554	0,182693831
1 vs 3	1	22,5518	0,000002077
1 vs 4	4	60,3785	0,00000026
1 vs 5	2	22,5518	0,000012754
1 vs 6	5	60,3838	0,00000038
1 vs 7	5	48,6065	0,0000002
1 vs 8	6	63,6038	0,0000003
1 vs 9	7	131,6788	0,0000005
2 vs 4	1	55,5231	0,000000083
2 vs 6	2	55,5284	0,000000332
2 vs 7	2	43,7511	0,000000145
2 vs 8	3	8,7484	0,0000003
2 vs 9	4	126,8234	0,00000064
3 vs 5	1	0,0000	0,999992875
3 vs 6	4	37,8320	0,00000036
3 vs 8	5	41,0521	0,0000003
3 vs 9	6	109,1270	0,000000449
4 vs 6	1	0,0053080	0,941919
4 vs 8	2	3,2253	0,19935
4 vs 9	3	71,3003	0,0000003
5 vs 6	3	37,8321	0,00000017
5 vs 9	5	109,1271	0,00000059
6 vs 9	2	71,2949	0,00000044
7 vs 8	1	14,9973	0,000107
7 vs 9	2	83,0723	0,0000005

O contraste entre os modelos 1 e 2, que confronta a hipótese da existência de gene maior com efeito aditivo e dominante e poligenes com efeito aditivo e dominante com gene maior com efeito aditivo e dominante e poligenes com efeito aditivo apenas, foi não significativo, dessa forma os efeitos de dominância dos poligenes não afeta o controle da resistência a requeima. Comparando os modelos 2 e 4, que testa a presença de gene maior com efeitos de dominância, foi significativo, evidenciando que esse efeito é importante para a característica.

Para testar a existência de poligenes com efeitos aditivos foram confrontados os modelos 2 e 7, o qual foi significativo, evidenciando que os efeitos aditivos dos poligenes são relevantes para a característica. Já a significância do teste entre os modelos 2 e 8 mostra a importância dos efeitos aditivos do gene maior. A última comparação é entre os modelos 2 e 9 que testa se os efeitos ambientais atuam no controle da característica, sendo este significativo, dessa forma o ambiente também contribui para a resposta a resistência das plantas a requeima.

4.4 Discussão

Diferenças na severidade da doença foram observados entre o genitor susceptível e resistente com amplitude de 123, 04 unidades de área abaixo da curva de progresso da doença (ABCPD), indicando que o genitor utilizado é uma possível fonte de genes de resistência a requeima.

A maior média da geração F1 com relação ao pai susceptível sugere a presença de dominância no sentido da susceptibilidade. Dessa forma, a produção de híbridos resistentes a requeima seria dificultada. Ademais, fenótipos resistentes foram observados apenas nos indivíduos homocigotos, o que indica que os genes responsáveis pela resistência são recessivos, corroborando resultados encontrados por Elsayed et al. (2012).

Baixas estimativas das herdabilidades no sentido amplo e restrito foram observadas. Abreu et al. (2008) também obtiveram baixas estimativas de herdabilidade em cruzamentos entre *S. lycopersicum* e *S. habrocaites* resistentes a requeima. Herdabilidade baixas são encontradas principalmente em características quantitativas, as quais sofrem grande influência do ambiente. Assim, a avaliação da natureza da variação genética e/ou ambiental da população é importante, uma vez que a variação por meio da ação do ambiente é temporária, não sendo possível sua exploração pela seleção (Cruz, 2012).

A significância do teste entre os modelos 2 com 4 e 2 com 8 sugere a presença de efeitos aditivos e de dominância do gene de efeito maior da resistência, o que pode ser indício da

herança monogênica. A maior média da geração F1 com relação aos pais sugere a existência dos efeitos de dominância, ademais redução da média na geração F2 confirma essa afirmativa. Segundo Arias (1986) e Gravina et al. (2004), efeitos de dominância e interações gênicas são de menor importância nas espécies autógamas, uma vez que esses efeitos atuam como agitadores no processo de melhoramento para o desenvolvimento de linhagens. Por outro lado, a existência do componente aditivo aumenta a possibilidade da fixação da resistência nos indivíduos resistentes homozigotos das gerações seguintes, além de proporcionar maiores ganhos com a seleção (LOBO et al., 2005).

Efeitos aditivos e de dominância do gene de efeito maior também foram observados para outras características na cultura do tomate, com a utilização dos modelos de verossimilhança. Gonçalves et al. (2007) determinaram que a herança do teor de açúcares é governada por gene maior com efeito aditivo e dominante, que evidencia a herança monogênica para o caráter. Essa metodologia também foi utilizada na cultura do feijão e do milho (REZENDE et al., 2004; BATISTA, 2015), com êxito na determinação dos efeitos dos genes envolvidos no controle da característica.

A partir do gene de efeito maior a resistência qualitativa pode ser proposta para a resistência do tomateiro a requeima. A introgressão desse gene pode ser realizada com sucesso a partir da utilização de retrocruzamento. No entanto, plantas com resistência a raças específicas por meio de genes principais (resistência vertical) são eficazes na proteção apenas no início da infecção. Isso se deve pelo rápido desenvolvimento de linhagens mais agressivas (FRY et al., 1993; KLARFELD et al., 2009). Apesar disso, a resistência raça específica pode ser utilizada quando múltiplos genes de resistência são introduzidos.

A não significância no teste que compara o modelo 1 com o modelo 2 indica a inexistência dos efeitos de dominância dos poligenes e a significância do teste entre os modelos 2 e 7 aponta para a existência de poligenes com efeito aditivo. A resistência conferida pelos poligenes pode ser explorada com a utilização de análises moleculares, as quais determinarão quais as proporções dos poligenes explicam a resistência. A partir dessas informações programas de seleção recorrente pode ser recomendado para incorporar as linhagens esses genes. Outra estratégia para os programas de melhoramento seria a utilização da seleção assistida por marcadores moleculares, a qual pode auxiliar no processo de piramidação desses genes. A piramidação de genes garantirá ao novo cultivar, maior tempo no mercado devido a maior dificuldade do patógeno em suplantar essa resistência (YOUNG; KELLY, 1996).

4.5 Conclusões

A resistência do tomateiro a requeima é recessiva, governada por gene de efeito maior com efeito aditivo e dominante, poligenes com efeito aditivo e o efeito ambiental;

A utilização de retrocruzamento pode possibilitar a introgressão do gene de efeito maior;

A utilização de programas de seleção recorrente e marcadores moleculares auxiliarão na introgressão dos poligenes.

4.6 Referências bibliográficas

ARIAS, E.R.A. 1986. **Teste de escala conjunta na estimação de parâmetros genéticos em soja (*Glycine max (L.) Merrill*)**. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 86p.

ABREU, F.; 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 *Lycopersicon* sp.). **Genetics and Molecular Biology**, 2008.

BALDISSERA, G. N. C.; VALENTINI, G.; COAN, M. M. D; GUIDOLIN, A.F.; COIMBRA, J. L. M. Fatores genéticos relacionados com a herança em populações de plantas autógamas. *Revista de Ciências Agroveterinárias*. v. 13, n. 2, p. 181–189, 2014.

BATISTA, O.B. 2015. **Resistência do Feijoeiro-Comum à Murcha-de-Fusarium: Seleção de Genitores, Herança e Processo de Colonização do Patógeno**. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 121p.

CASTLE W. E. An improved method of estimating the number of genetic factors concerned in cases of blending inherince. **Science**, v. 54. p. 223, 1921.

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, n. 6, p. 1028–1033, 2009.

CRUZ, C.D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa, Mg: ufv, 2012. 394 P.

DUARTE, H.; ZAMBOLIM, L.; WALDIR, W. ARTIGOS Manejo da requeima do tomateiro industrial empregando sistema de previsão. **Summa Phytopathol**, v. 33, n. 4, p. 328–334, 2007.

- ELSAYED, A. Y.; SILVA, D. J. H. DA; CARNEIRO, P. C. S. & MIZUBUTI, E. S. G. The inheritance of late blight resistance derived from *Solanum habrochaites*. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 12, n. 3, p. 199–205, 2012.
- FIORINI, C. V. A.; SILVA, D. J. H. DA; SILVA, F. F.; MIZUBUTI, E. S. G.; ALVES, D. P. & CARDOSO, T. DE S. Agrupamento de curvas de progresso de requeima, em tomateiro originado de cruzamento interespecífico. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 10, p. 1095–1101, 2010.
- FRY, W.; GODWFN, B. S.; KOH, Y. J.; DYER, A. T.; DRENTH, A.; TOOLEY, P. W.; SUJKOWSKI, L. S.; KOH, Y. J. COHEN, B. A.; SPLELMAN, L. J.; DEAHL, K. L. LNGLLS, D. A.; SANDLAN, K.P. Historical and Recent Migrations of *Phytophthora-Infestans* - Chronology, Pathways, and Implications. **Plant Disease**, v. 77, n. 7, p. 653–661, 1993.
- GRAVINA, G. A.; MARTINS FILHO, S. SEDIYAMA, C. S.; CRUZ, C. D. Parâmetros genéticos da resistência da soja a *Cercospora sojina*. **Pesquisa agropecuária brasileira**. v.39, n.7, p.653-659, 2004.
- GONÇALVES, L. D.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M.M.G.; GOMES, L. A.; NASCIMENTO, I. R. Herança de acilaçúcares em genótipos de tomateiro provenientes de cruzamento interespecífico. **Pesquisa agropecuária brasileira**. v.42, n.5, p.699-705, 2007.
- KLARFELD, S.; RUBIN, A. (EVGENIA); COHEN, Y. Pathogenic Fitness of Oosporic Progeny Isolates of *Phytophthora infestans* on Late-Blight-Resistant Tomato Lines. **Plant Disease**, v. 93, n. 9, p. 947–953, 2009.
- LOBO, V. L. S.; GIORDANO, L. D. B.; LOPES, C. A. Herança da Resistência à Mancha-Bacteriana em Tomateiro *. v. 30, n. 4, p. 343–349, 2005.
- MATHER, K.; JINKS, J.L. **Biometrical Genetics**. Ithaca, Cornell University Press, 1971, 282p.
- MIZUBUTI, E. S. G. Custo da requeima. **Cultivar Hortaliças e Frutas**, v.32, p.23-26, 2005.
- OLIVEIRA, M. A. C.; DUARTE, L. B.; MORELLO, C. L.; SUASSUMA, N. D.; OLIVEIRA, A. B. Mixed inheritance in the genetic control of ramulosis (*Colletotrichum gossypii* var. *cephalosporioides*) resistance in cotton. **Genetics and Molecular Research: GRM**, v. 15, n. 3. 2016.

PARK, T.-H.; VLEESHOUWERS, V. G. A. A.; HUTTEN, R. C. B.; VAN ECK, H. J.; VAN DER VOSSSEN, E.; JACOBSEN, E. & VISSER, R. G. F. High-resolution Mapping and Analysis of the Resistance Locus Rpi-abpt Against *Phytophthora infestans* in Potato. **Molecular Breeding**, v. 16, n. 1, p. 33–43, 2005.

REZENDE, V. F.; VENCOVSKY, R.; CÁRDENAS, F. E. N.; SILVA, H. P., BEARZOTI, E.; CAMARGO, L. E. A. Mixed inheritance model for resistance to anthracnose leaf blight in maize. **Cropps Breeding and Applied Biotechnology**, v. 4, n. 1, p. 115–122, 2004.

SILVA, W. P. 2003. Estimadores de máxima verossimilhança em misturas de densidade normais: uma aplicação em genética. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, MG. 60p.