

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA A *Phytophthora infestans*, DE  
CARACTERÍSTICAS DE FRUTOS E SELEÇÃO DE GENÓTIPOS  
RESISTENTES EM GERAÇÃO F5 DE CRUZAMENTO  
INTERESPECÍFICO EM TOMATEIRO**

Flávia Barbosa Abreu  
*Doctor Scientiae.*

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2005

FLÁVIA BARBOSA ABREU

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA A *Phytophthora infestans*, DE  
CARACTERÍSTICAS DE FRUTOS E SELEÇÃO DE GENÓTIPOS  
RESISTENTES EM GERAÇÃO F5 DE CRUZAMENTO  
INTERESPECÍFICO EM TOMATEIRO**

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

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2005

**FLÁVIA BARBOSA ABREU**

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA A *Phytophthora infestans*, DE  
CARACTERÍSTICAS DE FRUTOS E SELEÇÃO DE GENÓTIPOS RESISTENTES  
NA GERAÇÃO F5 DE CRUZAMENTO INTERESPECÍFICO EM TOMATEIRO**

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

APROVADA: 29 de julho de 2005.

---

Prof. Eduardo Seiti Gomide Mizubuti  
(Conselheiro)

---

Prof. Cosme Damião Cruz  
(Conselheiro)

---

Prof. José Eustáquio de S. Carneiro

---

Profa. Rosana Rodrigues

---

Prof. Derly José Henriques da Silva  
(Orientador)

*Ao meu grande amigo,  
que sempre esteve e sempre estará presente  
em meu coração e minha mente:  
meu pai.*

## AGRADECIMENTOS

Ao Professor Derly José Henriques da Silva, meu “pai acadêmico”, pela confiança, amizade e todos os ensinamentos durante o período do doutorado.

À Universidade Federal de Viçosa e ao Programa de pós-graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade de realização do curso.

A CAPES e ao CNPq, pela bolsa de estudos concedida.

Ao Professor Eduardo Seiti Gomide Mizubuti, pelos ensinamentos, apoio e sugestões.

Ao Professor Cosme Damião Cruz, pelos ensinamentos, conselhos, disponibilidade e paciência.

Aos professores José Eustáquio de Souza Carneiro e Rosana Rodrigues, pelas sugestões.

À minha família, pelo apoio imensurável.

Ao Jolimar, pelo companheirismo.

Às amigas, Ana, Taís e Ana Maria, pelos momentos ímpares de nossa convivência no lar doce lar.

Aos meus amigos, pelos muitos momentos alegres.

À “família” BON, a extensão da minha casa, thanks for everything.

Aos “irmãozinhos” do NEO, pela força e amizade.

Aos professores e companheiros de curso, pela excelente convivência.

Ao pessoal das Hortas de Pesquisa, pelo apoio.

A todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização do curso e deste trabalho.

A Deus, por tudo.

## ÍNDICE

|  |     |
|--|-----|
| RESUMO .....   | v   |
| ABSTRACT .....   | vii |
| 1. INTRODUÇÃO .....  | 01  |
| 2. REVISÃO DE LITERATURA .....   | 04  |
| 2.1. A cultura do tomateiro .....  | 04  |
| 2.2. Requeima do tomateiro.....  | 05  |
| 2.2.1. Variabilidade do patógeno .....                                   | 06  |
| 2.3. Melhoramento visando resistência a <i>P. infestans</i> .....        | 08  |
| 2.4. Cruzamentos interespecíficos .....                                  | 10  |
| 2.5. Estudos de controle genético.....                                   | 12  |
| 2.5.1. Parâmetros genéticos .....  | 14  |
| 2.5.1.1. Herdabilidade .....   | 14  |
| 2.5.1.2. Correlação .....  | 15  |
| 2.6. Divergência genética .....  | 16  |
| 2.7. Seleção .....   | 17  |
| 2.7.1. Seleção entre e dentro de famílias .....                          | 19  |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS .....  | 21  |
| 3.1. Estudos de herança .....  | 21  |
| 3.1.1. Herança a resistência a <i>Phytophthora infestans</i> .....       | 21  |
| 3.1.1.1. Preparo do inóculo .....  | 23  |
| 3.1.1.2. Inoculação e avaliação .....                                    | 24  |
| 3.1.2. Herança de características de fruto .....                         | 25  |
| 3.1.3. Análises genético-estatísticas .....                              | 26  |
| 3.1.3.1. Análise de médias das gerações .....                            | 27  |
| 3.1.3.2. Análise das variâncias das gerações .....                       | 30  |
| 3.2. Correlação e diversidade quanto à resistência a <i>Phytophthora</i> |     |

|   |    |
|---|----|
| <i>infestans</i> e características de fruto .....   | 32 |
| 3.2.1. Correlação .....   | 32 |
| 3.2.2. Divergência genética por componentes principais .....  | 33 |
| 3.3. Seleção de genótipos resistentes a <i>P. infestans</i> em famílias F5 .....                                    | 36 |
| 3.3.1. Preparo do inoculo .....   | 37 |
| 3.3.2. Inoculação e avaliação .....   | 37 |
| 3.3.3. Análises estatísticas .....  | 38 |
| 3.3.4. Estimação dos parâmetros genéticos .....   | 39 |
| 3.3.4.1. Componentes de variâncias .....  | 39 |
| 3.3.4.2. Coeficientes de variação e de herdabilidade.....   | 42 |
| 3.3.5. Seleção entre e dentro de famílias .....   | 44 |
| 3.3.5.1. Resposta a seleção entre e dentro de famílias .....  | 44 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....   | 46 |
| 4.1. Herança da resistência a <i>Phytophthora infestans</i> .....   | 46 |
| 4.1.1. Informações genéticas obtidas das médias .....   | 46 |
| 4.1.2. Informações genéticas obtidas das variâncias .....   | 51 |
| 4.2. Estudo da herança de características de fruto .....  | 57 |
| 4.2.1. Análise de médias .....  | 57 |
| 4.2.2. Análise de variâncias .....  | 62 |
| 4.2.3. Características qualitativas .....   | 65 |
| 4.3. Correlação e diversidade quanto à resistência a <i>Phytophthora infestans</i> e características de fruto ..... | 67 |
| 4.4. Seleção de genótipos resistentes a <i>Phytophthora infestans</i> em famílias F5 .....                          | 72 |
| 4.4.1. Parâmetros populacionais .....   | 72 |
| 4.4.1.1. Análise de variância .....   | 72 |
| 4.4.1.2. Estimativas das variâncias fenotípica, genéticas e ambientais .....  | 74 |
| 4.4.1.3. Estimativas dos coeficientes de variação e de herdabilidade .....  | 76 |
| 4.4.2. Seleção entre e dentro de famílias .....   | 79 |
| 5. CONCLUSÕES .....   | 82 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....  | 84 |

## RESUMO

ABREU, Flávia Barbosa, D.S., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2005.  
**Herança da resistência a *Phytophthora infestans*, de características de frutos e seleção de genótipos resistentes na geração F5 de cruzamento interespecífico em tomateiro.** Orientador: Derly José Henriques da Silva.  
Conselheiros: Eduardo Seiti Gomide Mizubuti e Cosme Damião Cruz.

Foi realizado neste trabalho um cruzamento interespecífico de tomateiro entre a cultivar Santa Clara (*Lycopersicon esculentum*) e o acesso do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV BGH 6902 (*Lycopersicon hirsutum*), resistente a *Phytophthora infestans*, responsável por causar uma das mais importantes doenças da cultura do tomateiro, requeima, para a qual não existe variedade resistente. Os genitores, as gerações F1, F2, RC1 e RC2 foram utilizados para estudar a herança da resistência a *P. infestans*, e estimar os parâmetros genéticos associados à resistência. Através da análise da área abaixo da curva de progresso da doença, constatou-se que a herança é do tipo poligênica e que existe dominância controlando o caráter, porém, pela análise de médias, o

efeito aditivo foi o mais importante. A herdabilidade do caráter é baixa, mas existe possibilidade de selecionar indivíduos resistentes em gerações segregantes. Estudou-se também a herança de características de frutos como peso, comprimento, largura de frutos concluindo-se que a herança destas é do tipo quantitativa. A característica pilosidade de frutos é de herança monogênica e segue o padrão de segregação 3:1 (com pilosidade/sem pilosidade), com dominância completa do alelo que condiciona a presença de pilosidade nos frutos. Foi estudada a correlação existente entre a severidade de requeima e características medidas nos frutos: peso, comprimento e largura de frutos, e verificou-se que estas características não estão correlacionadas com a resistência a *P. infestans*. Por meio de gráfico de dispersão gerado pelo estudo de componentes principais, foi possível visualizar o comportamento das seis populações estudadas ('Santa Clara', BGH6902, F1, F2, RC1 e RC2) e identificou-se, também, que a característica peso de frutos não foi importante para a explicação da variabilidade genética estudada. Com avanço da geração F2, via SSD, conseguiram-se genótipos da população F5 que foram avaliados quanto à resistência a *P. infestans*. Esta resistência foi encontrada em níveis superiores à média do genitor BGH6902. Além disso, foram identificados os melhores genótipos pelo método de seleção entre e dentro de famílias, que poderão ser utilizados na continuidade deste programa de melhoramento.

## ABSTRACT

ABREU, Flávia Barbosa, D.S., Universidade Federal de Viçosa, July of 2005.  
**Inheritance of late blight resistance, estimate of genetic parameters and selection of resistant genotypes in the F5 derived from an interespecific cross of tomato.** Adviser: Derly José Henriques da Silva. Committee Members: Eduardo Seiti Gomide Mizubuti and Cosme Damião Cruz.

Interespecific crossing between tomato cultivar 'Santa Clara' (*Lycopersicon esculentum*) and the access BGH 6902 (*Lycopersicon hirsutum*), resistant to *Phytophthora infestans*, causal agent of late blight, one of the most important tomato diseases, for which resistant variety doesn't exist. The parents, F1, F2, BC1 and BC2 generations were used to study the heritability of *P. infestans* resistance and estimate the genetics parameters. By area under the disease progress curve, it was concluded that heritage is polygenic and there is a dominance controlling the character, however, by media analysis the additive value was more important. The heritability is low, even though there is the possibility to select resistant genotypes in segregating generations. The heritage of fruit

characters such as weight, length and width, was studied and it was concluded that the heritage is quantitative. Presence of trichomes have monogenic heritage and follow the pattern 3:1 of segregation (with trichomes/without trichomes), with complete dominance of the allele to trichomes presence. The correlation among late blight severity and fruit characters was studied and it was verified that there isn't correlation among these characters and late blight resistance. By graphic dispersion of principal components study, it was possible to see the behavior of the generations ('Santa Clara', BGH6902, F1, F2, BC1 e BC2) and it was identified that weight of fruits wasn't important to explain the genetic variability. Advancing generations by SSD, F5 genotypes were obtained which were evaluated for late blight resistance, and resistance in superior levels was found comparing with BGH 6902. The best genotypes by the method of within-between families selection was identified as well, which may be used in the continuity of this breeding program.

## 1. INTRODUÇÃO

O uso de variedades resistentes a diversos fitopatógenos é o método de controle mais indicado tecnicamente por ser uma das práticas mais positivas do ponto de vista ecológico e econômico (YORINORI e KIIHL, 2001). O tomateiro é uma das hortaliças mais estudadas geneticamente (GIORDANO et al., 2003) e a utilização de variedades melhoradas tem contribuído amplamente para o aumento de produtividade e qualidade do tomate. No entanto, um dos problemas mais severos permanece sem solução: a requeima ou mela, doença de grande poder de destruição causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary. Se houver condições climáticas favoráveis, esse patógeno é potencialmente capaz de causar severas epidemias, chegando a comprometer todo o campo de produção, em pouco tempo.

Por essa razão, muitos recursos são investidos, para reduzir os prejuízos causados pela doença. Mundialmente, são gastos cerca de um bilhão de dólares ao ano para o controle da requeima (MIZUBUTI, 2005), e no Brasil, calcula-se que cerca de 20% do custo de produção se deve ao controle químico desta doença (MIZUBUTI, 2001). Além disso, o custo

adicional na produção é acarretado por necessidade de mudança de produto fungicida decorrente do surgimento e/ou predominância de isolados resistentes de *P. infestans*. Neste caso, geralmente ocorrem aumentos da quantidade de produtos aplicados para compensar a redução da eficiência ou a substituição de um fungicida de menor custo por um de maior (MIZUBUTI, 2001).

A ausência de cultivares de tomateiro resistentes a *P. infestans* se deve à dificuldade de trabalhar com esse patógeno em programas de melhoramento, pelo fato de o organismo apresentar fácil capacidade de mutação, além de esta resistência ser do tipo poligênica (BROUWER et al., 2004). Além disso, existe a dificuldade de se identificarem fontes de resistência genética a esse patógeno em tomateiro. Nesse sentido, a busca por recursos genéticos em bancos de germoplasma que possam ser usados como fonte de resistência tem sido realizada.

A Universidade Federal de Viçosa (UFV) possui em seu Banco de Germoplasma de Hortaliças (BGH) mais de 7200 acessos. Deste total, 1700 pertencem ao gênero *Lycopersicon*, os quais necessitam ser avaliados, buscando-se fontes de resistência a *P. infestans*. O ideal é que o gene de resistência seja identificado em um genótipo da mesma espécie daquela que se deseja melhorar, devido à facilidade de intercruzamentos para transferência de genes. No entanto, a resistência a patógenos, muitas vezes, é encontrada em espécies silvestres. A espécie *Lycopersicon hirsutum* possui genes de resistência a diversos patógenos do tomateiro (GIORDANO et al., 2003) inclusive a *P. infestans*, presente em um acesso do BGH-UFV.

A introgressão de genes de resistência a partir de *L. hirsutum* é uma estratégia viável e promissora. Desta forma, são necessários estudos de melhoramento genético da cultura, visando inserir genes de resistência em germoplasma cultivado. Para tanto, deve-se conhecer a herança da resistência para que seja possível a obtenção de linhagens resistentes, as quais serão utilizadas em futuros programas de melhoramento da cultura.

Sendo assim, os objetivos deste trabalho foram:

- Estudar a herança da resistência do tomateiro a *P. infestans*, e estimar os parâmetros genéticos associados à resistência a requeima, no cruzamento entre *L. esculentum* e *L. hirsutum*.
- Estudar a herança de características de frutos de tomateiro derivados do cruzamento entre *L. esculentum* e *L. hirsutum*.
- Conhecer a correlação existente entre a severidade de requeima e características medidas nos frutos, como peso, comprimento e largura de frutos, além de visualizar o comportamento das seis populações estudadas ('Santa Clara', BGH6902, F1, F2, RC1 e RC2) por meio de gráfico de dispersão gerado pelo estudo de componentes principais, e identificar as características que pouco contribuem para tal dispersão.
- Selecionar melhores genótipos de famílias F5 derivadas do cruzamento entre *L. esculentum* e *L. hirsutum*, quanto à resistência, utilizando seleção convencional entre e dentro de famílias.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

### **2.1. A cultura do tomateiro**

O tomateiro ocupa o segundo lugar entre as culturas olerícolas no Brasil, por ordem de importância econômica. O seu cultivo se dá em todas as regiões do país. No ano de 2004, a produção brasileira foi de mais de 3 milhões de toneladas, em uma área de 57.000 ha, sendo a região Sudeste responsável por mais da metade da produção brasileira, cerca de 1,6 milhões de toneladas (FNP, 2005). Esse volume coloca o Brasil entre os dez maiores produtores dessa cultura, que, além da sua importância econômica, desempenha papel social muito relevante, pois, a tomaticultura nacional abriga em sua cadeia mais de 10.000 produtores, com 60.000 famílias de trabalhadores cujo efetivo é de mais de 200.000 pessoas (TAVARES, 2003).

Nos últimos anos, o tema “tomate e saúde” tem obtido considerável dimensão em todo o mundo e poderá constituir-se num poderoso argumento para alavancar o consumo e a produção de tomate. Resultados de estudos epidemiológicos têm sugerido que as propriedades antioxidantes do licopeno e carotenóide são capazes de prevenir diversos tipos de câncer, doenças

cardiovasculares e degenerativas (GIOVANNUCI, 1998, citado por MELO e VILELA, 2005).

Fonte de nutrientes, emprego e renda, constituem fatores que fazem com que a cultura do tomate tenha participação expressiva no agronegócio brasileiro e deve atender às exigências de qualidade do mercado consumidor (NAPOLEÃO, 2005). Tanto o mercado de indústrias de processamento quanto o mercado de consumo 'in natura' são exigentes em termos de qualidade e aparência. Isso impõe constante desafio aos produtores, devido ao grande número de doenças que ocorrem durante todo o ciclo da cultura, que é, portanto, exigente em tratamentos fitossanitários (LOPES et al., 2003).

Devido à importância econômica e social do tomateiro e por ser alvo de um grande número de enfermidades, esta cultura merece especial atenção com relação ao controle químico, pois muitas doenças exigem a aplicação de grandes volumes de agrotóxicos. Estes insumos têm sido uma grande ameaça a uma agricultura saudável e sustentável, por oferecer riscos de contaminação em operadores e consumidores, além da deterioração do ambiente (LOPES et al., 2003).

## **2.2. Requeima do tomateiro**

A requeima, causada pelo oomiceto *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, é considerada por muitos a mais destrutiva doença do tomateiro. A doença ocorre praticamente em todas as regiões de cultivo do tomateiro, no entanto é mais severa em locais úmidos onde as temperaturas são amenas

(15 – 25°C). Sob estas condições, a doença pode comprometer todo o campo de produção em poucos dias. Nos casos onde não há perda total ou significativa da produção, os custos de condução da cultura são aumentados face à necessidade de controle químico da requeima (MIZUBUTI, 2001).

Toda a parte aérea da planta pode ser afetada pelo patógeno. As folhas são destruídas rapidamente devido ao rápido aumento e coalescência das manchas. Em ramos, pecíolos e ráquis, as lesões podem causar anelamento e posterior morte da parte aérea. As lesões nos frutos são do tipo podridão dura, profundas e de superfície irregular. Sob clima favorável, as lesões esporulam intensamente produzindo grande quantidade de esporângios, que podem germinar diretamente, ou formar zoósporos também capazes de causar infecção (JONES et al., 1991). A infecção ocorre por meio de esporângios carregados pelo vento, provenientes de outros cultivos de tomate ou de batata infectados.

Há alta diversidade e complexidade de patótipos de *P. infestans* no Brasil, o que praticamente inviabiliza a utilização de resistência vertical para controle da doença (REIS et al., 2002). Portanto, os programas de melhoramento genético do tomateiro devem buscar a incorporação de resistência horizontal a *P. infestans*.

### **2.2.1. Variabilidade do patógeno**

A capacidade de produzir grande quantidade de inóculo aliada ao curto período latente (tempo decorrido entre a inoculação e o aparecimento de sinais do patógeno) da doença, confere a *P. infestans* alta agressividade.

A presença de plantas infectadas pode levar à destruição de toda área de plantio. Além da reprodução assexuada, produzindo esporângios, o patógeno é capaz de reproduzir-se sexuadamente, produzindo ósporos. Por ser uma espécie heterotálica, para que ocorra reprodução sexual é necessária a interação entre os grupos de compatibilidade A1 e A2 (SAVAGE et al., 1968). Atualmente os dois grupos de compatibilidade coexistem em diversas partes do mundo e as populações têm se mantido, de modo geral, como linhagens clonais (GOODWIN et al., 1992; LEGARD et al., 1998; OYARZUN et al., 1998). Na região central mexicana, que é considerada o centro de diversidade do patógeno (GOODWIN et al., 1992), a reprodução sexual é observada naturalmente e as populações possuem alta variabilidade (TOOLEY et al., 1986). Estudos realizados no Brasil indicam que isolados de tomate são especificamente do grupo de compatibilidade A1. Isolados dos dois grupos de compatibilidade nunca foram encontrados no mesmo local, indicando que, na natureza, não ocorre reprodução sexual na população de *P. infestans*, e a estrutura da população do patógeno no Brasil é clonal (REIS et al., 2003).

Muitos trabalhos demonstram a existência de especificidade de hospedeiro nas populações de *P. infestans* (OYARZUN et al., 1998; LEGARD et al., 1998) inclusive no Brasil (BROMMONSCHENKEL, 1988; SUASSUNA et al., 2004). Isolados de tomate são capazes de causar doença em batata e vice-versa, porém há maior adaptabilidade quando inoculado no hospedeiro de origem (SUASSUNA et al., 2004).

Dentro da população de *P. infestans* patogênica a tomate existe ainda especialização a diferentes cultivares. A descoberta de raças fisiológicas foi feita por GALLEGLY (1952).

### **2.3. Melhoramento visando resistência a *Phytophthora infestans***

O melhoramento genético do tomateiro visando à resistência a *P. infestans* se iniciou há aproximadamente 60 anos (RICHARDS e BARRAT, 1946). A partir daí, na década de 50, diversos pesquisadores realizaram estudos relativos à resistência ao patógeno em acessos de *Lycopersicon* sp.

GALLEGLY e MARVEL (1955) realizaram o primeiro estudo de herança da resistência do tomateiro a *P. infestans*. Eles demonstraram que existiam dois tipos de resistência ao patógeno, uma conferida por um gene completamente dominante de herança Mendeliana, o *Ph-1*, que conferia imunidade à raça 0, e outra quantitativa em seus efeitos, que conferia resistência às raças 0 e 1, mas não proporcionava suficiente proteção quando as condições ambientais eram favoráveis ao patógeno. Os autores sugeriram que algumas variedades podem apresentar poligenes em adição a genes dominantes no controle da resistência.

A partir daí, o melhoramento se concentrou na resistência parcial encontrada em *Lycopersicon pimpinellifolium*. O próprio GALLEGLY (1960), citado por MOREAU et al. (1998), observou variação contínua deste caráter e sugeriu que a resistência era quantitativa com múltiplas resistências parciais. Conseqüentemente, foi redefinida a resistência parcial a *P. infestans* como sendo controlada por um único gene de dominância

incompleta (parcial) chamado *Ph2* (TURKENSTEEN, 1973; LATERROT, 1975, citados por MOREAU et al., 1998).

Na década de 90, foi confirmada a hipótese de que a resistência a *P. infestans* em tomateiro é controlada pelo gene de resistência de dominância incompleta *Ph-2*, por meio de estudos com marcadores moleculares (MOREAU et al., 1998). No ano de 1998, foi comprovada a existência de mais um gene de resistência no genoma do tomateiro, o *Ph-3*, também de dominância incompleta (CONOVER e WALTER, 1953; CHUNWONGSE et al., 1998; FRARY et al., 1998).

No Brasil, existem poucos relatos de pesquisa com melhoramento do tomateiro visando resistência a *P. infestans*. Na região do Vale do São Francisco, no IPA - Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária, teve início um programa de melhoramento visando incorporar genes de resistência a *P. infestans* em tomateiros para fins industriais, de onde foram obtidas linhas F3 resistentes (COSTA, 1977). Em pesquisas realizadas na Embrapa, Centro Nacional de Pesquisa de Fruteiras de Clima Temperado, RS, foram identificados genótipos de tomateiro com resistência horizontal a *P. infestans* (PEREIRA e FORTES, 1984).

Na região da Zona da Mata Mineira constatou-se ineficácia dos genes *Ph1* e *Ph2* em restringir o desenvolvimento de *P. infestans*. Sendo assim, os programas de melhoramento genético do tomateiro devem buscar a incorporação de resistência duradoura à requeima (REIS et al., 2002).

## 2.4. Cruzamentos interespecíficos

Um dos aspectos mais importantes a ser considerado num programa de melhoramento para resistência a patógenos é a fonte de resistência. Deve ser realizada uma busca por genótipos resistentes em bancos de germoplasma, que muitas vezes é tarefa árdua e de custo elevado. O ideal é que o gene de resistência seja identificado em um genótipo da mesma espécie daquela que se deseja melhorar, devido à facilidade de cruzamentos para transferência de genes (GONÇALVES-VIDIGAL e POLETINE, 1999). No entanto, a resistência a diversos patógenos, geralmente, é encontrada em espécies silvestres (LATERROT, 2000; LATERROT, 2005). Neste caso, se existir dificuldade de cruzamento, é necessário lançar mão de técnicas especiais, como cultura *in vitro* (SILVA, 1992; ARAGÃO, 1999; GUIMARÃES, 2002).

A questão da qualidade do fruto também deve ser enfocada dentro desse contexto. Geralmente, quando o interesse de estudo é a resistência genética, não é dada atenção à produção comercial de frutos nas primeiras etapas do programa. Isto se deve ao fato de a fonte de resistência, na maioria das vezes, estar em uma espécie silvestre, cujos frutos não têm atributos comerciais. Portanto, a geração segregante conterá grande parte dessa característica indesejável, porém, com níveis significativamente maiores de resistência com relação ao cultivar comercial. Trabalhos adicionais para a transferência de genes de qualidade para o produto final deverão ser planejados, o que acarreta num tempo maior para a obtenção da variedade resistente.

Espécies silvestres de *Lycopersicon* vêm sendo exploradas por melhoristas desde a década de 1940, e hoje, muitas das mais modernas variedades são resultantes de cruzamentos interespecíficos (LATERROT, 2005). Porém, para realização destes cruzamentos, deve ocorrer compatibilidade entre a espécie cultivada *Lycopersicon esculentum* e a espécie silvestre. Uma das espécies silvestres que tem se destacado no melhoramento do tomateiro é *Lycopersicon hirsutum*, pois possui genes de resistência a diversos patógenos como *Phytophthora infestans* (BROUWER et al., 2004), *Alternaria solani* (NASH e GARDNER, 1988), *Cladosporium fulvum* (JONES et al., 1992), *Oidium lycopersicum* (VAN DER BEEK et al., 1994), *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (LATERROT e MORETTI, 1992) e a diversos vírus (PICÓ et al., 2002), e pode ser utilizada facilmente como genitor masculino, podendo transferir genes de interesse para *L. esculentum*, pois a incompatibilidade existente é do tipo unilateral.

A espécie *L. hirsutum* tem frutos de tamanho pequeno, coloração esverdeada quando maduros, além de sabor e odor desagradáveis, não possuindo, portanto, características de interesse para a comercialização e o consumo. O Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV possui vários acessos desta espécie (SILVA et al., 2001), que necessitam ser avaliados quanto à resistência a patógenos que afetam a cultura do tomateiro.

A limitada diversidade genética, com relação à resistência a *P. infestans*, em tomate cultivado (*L. esculentum*) tem levado ao uso freqüente de espécies silvestres como fonte de genes de interesse. A espécie silvestre *L. pimpinellifolium* é a fonte dos genes de resistência a *P. infestans* *Ph-1*, *Ph-2* e *Ph-3* (CHUNWONGSE et al., 1998; FRARY, 1998). A resistência a *P.*

*infestans* tem sido observada também em *L. hirsutum*, do tipo poligênica e altamente influenciada pelo ambiente (KIM e MUTSCHLER, 2000; BROUWER et al., 2004).

Programas de melhoramento que utilizam espécies silvestres visam introgridir os genes de resistência identificada em cultivares comerciais suscetíveis, para obtenção de novas variedades que possuam as características desejáveis da espécie cultivada, porém com a resistência da espécie silvestre. Este processo de transferência de resistência aliada a características de fruto é dependente da herança dos caracteres estudados.

## **2.5. Estudos de controle genético**

O conhecimento da natureza e da magnitude dos efeitos gênicos que controlam um caráter é primordial para o processo de seleção e predição do comportamento de gerações segregantes. Os parâmetros genéticos populacionais, estimados a partir de amostras de populações, são aqueles de natureza aditiva e não-aditiva, expressos por meio de médias, variâncias e covariâncias.

Esses estudos poderão ser indicativos da existência da variabilidade genética presente na população e dar subsídios para predizer os ganhos genéticos e o possível sucesso no programa de melhoramento. Tais estimativas também são importantes na orientação dos métodos de melhoramento a serem utilizados, na identificação da natureza da ação dos genes envolvidos no controle dos caracteres quantitativos, na definição com eficiência das diferentes estratégias de melhoramento para obtenção de

ganhos genéticos com a manutenção da base genética adequada na população (RESENDE, 2002; CRUZ e CARNEIRO, 2003; SCHUSTER e CRUZ, 2004).

Segundo CRUZ et al. (2004), no estudo genético de gerações são adotadas duas linhas básicas de investigação. A primeira relaciona-se com a quantificação da magnitude e natureza da variabilidade genética disponível na população segregante, e a segunda com a avaliação da importância relativa dos efeitos gênicos que constituem a média das populações estudadas. As médias e as variâncias são relevantes nos estudos biométricos dos caracteres. É necessário saber as importâncias atribuídas a causas genéticas e não-genéticas que os constituem. Ainda é importante quantificar na fração genética quanto é atribuído a efeitos aditivos, de dominância e epistáticos.

Os estudos dos caracteres quantitativos estão centralizados na variância. Assim, é interessante conhecer a magnitude da variância genética em relação à variância total, bem como a natureza da variabilidade genética disponível na população segregante (FALCONER e MACKAY, 1996; CRUZ et al., 2004). No melhoramento de espécies autógamas, como o tomateiro, no qual se buscam linhas homozigotas, a fração da variância genética explorável pela seleção é a aditiva.

Com base nas variâncias e covariâncias, estimam-se parâmetros genéticos importantes para o melhoramento, como herdabilidade e correlação. O conhecimento de tais parâmetros genéticos constitui estratégia para se estabelecerem métodos de seleção que sejam eficientes tanto na

produção dos ganhos genéticos desejados, como na manutenção de base genética adequada.

### **2.5.1. Parâmetros genéticos**

#### **2.5.1.1. Herdabilidade**

A herdabilidade corresponde à fração herdável da variabilidade fenotípica ou proporção da variância total que é atribuída aos efeitos médios dos genes, e estes que determinam o grau de semelhança entre indivíduos aparentados (ALLARD, 1971; FALCONER e MACKAY, 1996).

Uma das propriedades mais importantes de um caráter é a sua herdabilidade, pelo seu papel preditivo, expressando a confiança do valor fenotípico como guia para o valor genético. Como apenas o valor fenotípico pode ser diretamente medido no indivíduo, e é o valor genético que influenciará a próxima geração, deve-se conhecer a correspondência entre esses dois valores. Este grau de correspondência é medido pela herdabilidade (FALCONER e MACKAY, 1996). Quando a herdabilidade é alta, a seleção nas gerações iniciais de autofecundação é eficaz, porém quando esta é baixa, a seleção deve ser praticada apenas nas gerações mais avançadas, pois com o aumento da homozigose haverá fixação dos alelos favoráveis e incremento na herdabilidade restrita (RAMALHO et al., 2001).

É possível estimar dois tipos de herdabilidade: no sentido amplo, que pode ser definida como a razão da variância genotípica pela variância

fenotípica, e, no sentido restrito, a razão da variância genética aditiva pela variância fenotípica (ALLARD, 1971, FALCONER e MACKAY, 1996).

A herdabilidade no sentido restrito é, na maioria dos casos, a mais importante para o melhorista, pois considera apenas a variância genética aditiva, aquela que é explorável pela seleção e responsável pelo ganho por seleção. A herdabilidade no sentido amplo pode ser considerada como limite superior da herdabilidade no sentido restrito. (RAMALHO et al., 1993; BORÉM e MIRANDA, 2005)

A herdabilidade não é uma propriedade apenas do caráter, mas da população e das condições ambientais em que os dados foram obtidos, uma vez que a alteração de qualquer um dos componentes da variância também provocará uma alteração no valor da herdabilidade. Assim, pode-se aumentar a herdabilidade de um caráter por meio da incorporação de maior variabilidade genética na população ou pela minimização da variância devida ao ambiente sobre a característica em estudo (RAMALHO et al., 1993; FALCONER e MACKAY, 1996; CRUZ, 2005).

#### **2.5.1.2. Correlação**

A correlação é uma medida da intensidade de associação linear entre duas ou mais variáveis, ou uma medida do grau em que duas variáveis variam juntas, podendo ocorrer de forma sinérgica ou antagônica. Portanto, a correlação pode ser positiva ou negativa, quando ocorre aumento nas duas variáveis ou acréscimo de uma e decréscimo de outra, respectivamente (STEEL et al., 1997).

O conhecimento da correlação é muito importante no melhoramento de plantas, pois indica como a seleção em um caráter pode causar efeito simultâneo em outros caracteres. No melhoramento, busca-se aprimorar não um, mas um conjunto de caracteres, de modo a ter equilíbrio de atributos desejáveis (FALCONER e MACKAY, 1996; CRUZ et al., 2004).

A contribuição da correlação é alta, principalmente quando a seleção da característica desejável é difícil, por se tratar de caráter de baixa herdabilidade e/ou problemas de medição e identificação. A correlação simples permite avaliar a magnitude e o sentido das relações entre dois caracteres, por permitir avaliar a viabilidade da prática da seleção indireta, que, em alguns casos, pode levar a progressos mais rápidos que a seleção direta do caráter desejado (CRUZ et al., 2004).

## **2.6. Diversidade genética**

No estudo de divergência genética, vários métodos multivariados podem ser aplicados, que irão permitir ao melhorista avaliar o germoplasma disponível. A análise multivariada refere-se à análise conjunta de diversas características, simultaneamente, sendo amplamente utilizada para quantificar a distância genética entre indivíduos (OLIVEIRA, 1989).

A técnica de componentes principais é aplicada para estudos de dispersão, quando não se dispõem de dados com repetições (SCHUELTER, 1996). Esta técnica consiste em transformar um conjunto original de variáveis em outro conjunto, de dimensão equivalente, mas com propriedades importantes em certos estudos em melhoramento vegetal.

Cada componente principal é uma combinação linear das variáveis originais. Os componentes são independentes entre si e estimados com a finalidade de reter, nos primeiros componentes, o máximo de explicação da variação total (CRUZ et al., 2004). A vantagem dessa técnica é a fácil identificação e distribuição dos genótipos similares e dissimilares em gráficos de dimensão bi ou tri dimensional, visando a simplificação da visualização e interpretação dos resultados (FERRÃO, 2004).

Conforme CARVALHO (1993), SCHUELTER (1996) e CRUZ et al. (2004), componentes principais podem ser usados com as seguintes finalidades: exame das correlações das características estudadas, reunião de um conjunto maior de características em outro menor e de sentido biológico, construção de índices que possibilitem o agrupamento dos genótipos, agrupamento dos genótipos com o mais alto grau de similaridade, por meio de dispersões gráficas e identificação das características de maior importância para a variação total.

Dentro destas possibilidades, ARAGÃO (1999) utilizou a técnica de componentes principais para agrupar genótipos de tomateiro quanto à resistência à septoriose e identificar as características de maior importância para caracterização de tal resistência.

## **2.7. Seleção**

O conhecimento dos parâmetros genéticos que permitem identificar a natureza da ação gênica para as características de interesse, constitui uma estratégia para se estabelecerem métodos de seleção que sejam eficientes

na obtenção dos ganhos genéticos desejados, especialmente nos programas de gerações avançadas (DEAN et al., 1983; ELDRIDGE et al., 1993).

Sabe-se que todo e qualquer programa de melhoramento genético visa indicar as estratégias que proporcionam progressos, na direção desejada, para aquelas características de interesse. Assim, a genética quantitativa tem grande destaque neste processo, por permitir que sejam realizadas previsões desse progresso por meio das predições dos ganhos por seleção (VENCOVSKY, 1987; HALLAWER e MIRANDA FILHO, 1981; RAMALHO et al., 1993; CRUZ et al., 2004).

O objetivo básico de um programa de melhoramento é obter populações superiores. Isto é conseguido por meio da seleção e multiplicação dos indivíduos de melhor mérito, portadores de maior número de genes favoráveis, esperando que os descendentes tenham desempenho superior à média original (SILVA, 1982; FALCONER e MACKAY, 1996).

A seleção somente será eficiente se existir variabilidade entre os candidatos à seleção, e pelo menos parte desta deve ter causa genética. A existência de variabilidade genética está condicionada à presença de pelo menos um alelo alternativo para o loco que controla o caráter, no caso de um caráter monogênico. O objetivo da seleção será aumentar a frequência do alelo favorável na população melhorada, em detrimento do alelo indesejado (FALCONER e MACKAY, 1996).

VENCOVSKY (1987) salienta que as estimativas dos coeficientes de herdabilidade e de variação genética são de fundamental importância para a

predição de ganhos, auxiliando no estabelecimento de estratégias de condução de um programa de melhoramento.

Cabe ao melhorista decidir que estratégias de identificação de genótipos superiores serão adotadas para que sejam promovidas alterações desejáveis no processo de melhoramento. Existem vários procedimentos que podem ser aplicados para a identificação de genótipos superiores em uma população. Alguns métodos consideram a performance individual (seleção massal) enquanto outros se baseiam, primeiramente, na performance da família e, secundariamente, na superioridade relativa dos indivíduos dentro da família (FALCONER e MACKAY, 1996).

#### **2.7.1. Seleção entre e dentro de famílias**

A seleção de famílias consiste em selecionar ou rejeitar a família toda, de acordo com seu valor fenotípico médio. Neste caso, os valores individuais não são considerados. A eficiência da seleção de família baseia-se no fato de os desvios do ambiente dos indivíduos se anularem no valor médio da família. As vantagens obtidas com a seleção entre famílias serão maiores quando os desvios do ambiente constituírem uma grande parte da variância fenotípica, ou seja, quando a herdabilidade for baixa e quando as famílias forem grandes (SILVA, 1982; FALCONER e MACKAY, 1996).

Uma vez selecionada a família, pode-se, na seqüência, exercer seleção dentro destas. Isto pode ser feito selecionando os indivíduos com maior desvio acima da média da família à qual os mesmos pertencem.

A resposta à seleção dentro de famílias está diretamente relacionada ao número de gerações de autofecundação, e quanto maior este número, menor será a resposta esperada. Isto se deve à diminuição da variabilidade genética dentro da família com o aumento da endogamia. É melhor que seja praticada a seleção dentro e também entre famílias nas gerações F3 e F4, pois após estas gerações, as famílias já mostram boa uniformidade, em razão da maioria dos locos estarem em homozigose (RAMALHO et al., 1993; SEDIYAMA et al., 1999).

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Estudos de herança

##### 3.1.1. Herança a resistência a *Phytophthora infestans*

Foi realizado o cruzamento interespecífico entre o cultivar de *Lycopersicon esculentum* 'Santa Clara' e o acesso de *Lycopersicon hirsutum* BGH 6902. O cultivar 'Santa Clara', um dos mais plantados no Brasil, apresenta crescimento indeterminado e é resistente à *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* raça 1, *Verticillium* sp. e *Stemphylium* sp. Além disso, possui bons níveis de resistência à rachadura e à deficiência de cálcio na planta. Este cultivar produz frutos do tipo Santa Cruz, com peso médio de 130g (ALVARENGA, 2004, FONTES e SILVA, 2002). O acesso BGH 6902, pertencente ao BGH-UFV, foi identificado como resistente a *P. infestans* em testes preliminares (MIZUBUTI\*). Este genótipo possui frutos pequenos, coloração esverdeada quando maduros, além de sabor e odor desagradá-

---

\*MIZUBUTI, E.S.G. Comunicação pessoal (Departamento de Fitopatologia, UFV).

veis, portanto, não possui características de interesse para a comercialização e o consumo.

O acesso BGH 6902 foi utilizado como doador de pólen para o genitor cultivado, para obtenção da população F1, em casa de vegetação, no período de abril/maio de 2002.

Uma vez obtida a população F1, esta foi semeada, juntamente com os genitores para obtenção das populações F2, RC1 e RC2. A população F2 foi obtida pela autofecundação controlada, mediante uso de saquinhos de papel cobrindo as inflorescências, das plantas F1, em condições de casa de vegetação. Os retrocruzamentos foram realizados da seguinte forma: RC1 foi obtido pelo cruzamento de 'Santa Clara', como genitor feminino, e F1, como genitor masculino; e RC2 pelo cruzamento de F1, como receptor de pólen, e BGH6902, como doador de pólen. Estes cruzamentos foram realizados no período de setembro a novembro de 2002. Tendo-se sementes de todas as seis populações, estas foram semeadas em bandejas com substrato apropriado, em maio de 2003 e posteriormente transplantadas para o campo, em junho de 2003, para estudo da herança da resistência a *P. infestans*.

O experimento foi conduzido no Campo Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa – Horta Velha, no inverno, em agosto de 2003, no delineamento inteiramente casualizado. O espaçamento utilizado foi de 1,00m entre linhas e 0,80m entre plantas. Foram cultivadas 19 plantas da cultivar 'Santa Clara', 20 plantas do acesso BGH 6902, 29 plantas da geração F1, 201 plantas da geração F2, 108 plantas de RC1 e 134 plantas de RC2. Foram realizados

todos os tratos culturais recomendados para a cultura (FONTES, 2005). Deixou-se apenas uma haste por planta. A irrigação foi feita com mangueira até a data anterior à inoculação, quando se passou a irrigar as plantas por aspersão, para garantir a alta umidade no ambiente.

#### **3.1.1.1. Preparo do inóculo**

Para a detecção de fonte de resistência não específica e procurando minimizar possíveis efeitos de genes epistáticos de resistência vertical, ou seja, de efeito maior, o inóculo utilizado foi resultado da mistura de esporângios de seis isolados de *P. infestans*, patogênicos a tomate, oriundos de seis diferentes regiões produtoras de tomate da Zona da Mata Mineira – Coimbra, Ervália, Paula Cândido, São Miguel do Anta, Teixeiras e Viçosa.

Nestas lavouras de tomate foram coletados folíolos infectados (Figura 1), que foram acondicionados em bandejas previamente desinfestadas com álcool 70% e forradas com papel toalha. O papel-toalha foi umedecido com água destilada, de modo a formar uma câmara úmida. Em cada bandeja depositaram-se vários folíolos, sobre os quais se atomizou água destilada. As bandejas foram cobertas com plástico para auxiliar na formação de câmara úmida e mantidas a 18°C por 24h para promover esporulação.

Após esporulação, as lesões com micélio e esporângios foram cortadas e depositadas em béqueres contendo água destilada e agitados em vórtex, para se obter a suspensão de esporângios. Para cada isolado foi preparada uma suspensão de esporângios, ajustando-se a concentração, com o hemacitômetro, para  $10^3$  esporângios/ml. Igual volume das

suspensões de cada isolado constituiu a mistura de esporângios. A suspensão final de inóculo foi mantida a aproximadamente 4°C por 1h, para estimular a formação de zoósporos. O tempo decorrido entre o preparo da suspensão de inóculo e a inoculação não excedeu duas horas, para que os zoósporos não se tornassem inviáveis.



Figura 1. Folheto infectado com *Phytophthora infestans*.

### **3.1.1.2. Inoculação e avaliação**

A suspensão foi depositada em pulverizador costal de 20L utilizado para inocular as plantas, que receberam cerca de 10 ml do inóculo, cada uma. Após a inoculação, que foi realizada 60 dias após o transplante, em agosto de 2003, as avaliações foram feitas de três em três dias.

Antes das avaliações, realizou-se treinamento com o programa Severity PRO (NUTTER, 1997) visando aferir a acurácia e corrigir distorções

inerentes à estimativa visual de severidade de doença. Avaliou-se a severidade da requeima em cada planta, estimando-se o percentual de tecido vegetal afetado em cada folha da planta, sendo a nota final da planta constituída pela média das notas das folhas de cada planta.

Foram realizadas seis avaliações sucessivas, sempre por dois avaliadores. Os dados analisados foram os valores da área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) (SHARNER e FINNEY, 1977).

### **3.1.2. Herança de características de fruto**

Previendo que a avaliação de severidade de requeima pudesse ser destrutiva, foram gerados clones de todas as plantas utilizadas no experimento de campo para estudo da herança da resistência a *P. infestans*, a fim de se realizarem as avaliações de qualidade dos frutos. Os clones foram feitos retirando-se uma brotação de cada planta, colocando-os em substrato para enraizamento por um período de uma semana e logo após, transferência das mudas para vasos de 3L com solo devidamente adubado de acordo com as recomendações para a cultura (FONTES, 2005). Vasos com clones de todas as plantas foram mantidos em casa de vegetação.

O experimento foi conduzido no Campo Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa – Horta Velha, no inverno de 2003, no delineamento inteiramente casualizado. O espaçamento utilizado foi de 1,00m entre linhas e 0,50m entre plantas. Foram cultivadas 19 plantas do cultivar Santa Clara, 20 plantas do acesso BGH 6902, 29 plantas da geração F1, 201 plantas da geração F2, 108

plantas de RC1 e 134 plantas de RC2. Foram realizados todos os tratamentos culturais recomendados para a cultura (FONTES, 2005). As características mensuradas nos frutos foram as seguintes:

- Peso médio de frutos (PF): obtido pela quantificação do peso de uma amostra de 10 frutos de cada planta, expresso em g.
- Comprimento médio dos frutos (CF): obtido pela quantificação do comprimento longitudinal dos frutos, com auxílio de paquímetro, de uma amostra de 10 frutos por planta, expresso em cm.
- Largura média dos frutos (LF): obtido pela medição do diâmetro central, com auxílio de paquímetro, de uma amostra de 10 frutos por planta, expresso em cm.

Além das características quantitativas, estudou-se também a variável qualitativa pilosidade do fruto, mensurada através da visualização da presença ou ausência de pelos nos frutos. Estudou-se a herança da característica e foram sugeridos controles genéticos por meio do teste qui-quadrado.

### **3.1.3. Análises genético-estatísticas**

As análises genético-estatísticas foram realizadas, utilizando-se o programa GENES (CRUZ, 2001), para obtenção das estimativas dos parâmetros genéticos relacionados com a resistência.

### 3.1.3.1. Análise das médias das gerações

A ação gênica da resistência a *P. infestans* foi determinada por meio da análise de médias de gerações, seguindo método descrito por MATHER e JINKS (1984). Em princípio, foi considerado o modelo completo (m, a, d, aa, ad, dd), cujos parâmetros foram estimados a partir do método dos quadrados mínimos ordinários.

Os componentes das médias das gerações foram obtidos por:

$$P_1 = m + a + aa$$

$$P_2 = m - a + aa$$

$$F_1 = m + d + dd$$

$$F_2 = m + \frac{1}{2} d + \frac{1}{4} dd$$

$$RC_1 = m + \frac{1}{2} a + \frac{1}{2} d + \frac{1}{4} aa + \frac{1}{4} ad + \frac{1}{4} dd$$

$$RC_2 = m - \frac{1}{2} a + \frac{1}{2} d + \frac{1}{4} aa - \frac{1}{4} ad + \frac{1}{4} dd$$

Sendo:

m = média dos homozigotos

a = efeito gênico aditivo

d = efeito gênico devido à dominância

aa = efeito gênico epistático aditivo x aditivo

ad = efeito gênico epistático aditivo x dominante

dd = efeito gênico epistático dominante x dominante

O sistema de equações, estabelecido pelas médias de cada geração, são representados na forma matricial  $Y = X\beta + \varepsilon$ , onde:

Y = vetor de médias de gerações;

X = matriz de coeficientes;

$\beta$  = vetor de parâmetros genéticos a serem estimados;

$\varepsilon$  = vetor de erro associado a cada média.

Assim, foram estimados os parâmetros:

$$\hat{m} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{RC}_1 - 2\bar{RC}_2$$

$$\hat{a} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$\hat{d} = -\frac{3}{2}\bar{P}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_2 - \bar{F}_1 - 8\bar{F}_2 + 6\bar{RC}_1 + 6\bar{RC}_2$$

$$\hat{aa} = -4\bar{F}_2 + 2\bar{RC}_1 + 2\bar{RC}_2$$

$$\hat{ad} = -\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{RC}_1 - 2\bar{RC}_2$$

$$\hat{dd} = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{RC}_1 - 4\bar{RC}_2$$

A significância das hipóteses de que cada parâmetro é nulo ( $H_0: \beta_i = 0$ ) foi avaliada pelo teste t, dado por:

$$t = (\hat{\beta}_i - \beta_i) / [\hat{V}(\hat{\beta}_i)]^{1/2}, \text{ se } H_0: \beta_i = 0, \text{ então } t = \hat{\beta}_i / [\hat{V}(\hat{\beta}_i)]^{1/2}$$

A variância de cada efeito foi obtida aplicando-se as propriedades de variância em cada expressão do estimador do respectivo parâmetro genético e admitindo-se que as médias são independentes.

Assim, obteve-se:

$$\hat{V}(\hat{m}) = \frac{1}{4}\hat{V}(\bar{P}_1) + \frac{1}{4}\hat{V}(\bar{P}_2) + 16\hat{V}(\bar{F}_2) + 4\hat{V}(\bar{RC}_1) + 4\hat{V}(\bar{RC}_2)$$

$$\hat{V}(\hat{a}) = \frac{1}{4}\hat{V}(\bar{P}_1) + \frac{1}{4}\hat{V}(\bar{P}_2)$$

$$\hat{V}(\hat{d}) = \frac{9}{4}\hat{V}(\bar{P}_1) + \frac{9}{4}\hat{V}(\bar{P}_2) + \hat{V}(\bar{F}_1) + 64\hat{V}(\bar{F}_2) + 36\hat{V}(\bar{RC}_1) + 36\hat{V}(\bar{RC}_2)$$

$$\hat{V}(\hat{aa}) = 16\hat{V}(\bar{F}_2) + 4\hat{V}(\bar{RC}_1) + 4\hat{V}(\bar{RC}_2)$$

$$\hat{V}(\hat{ad}) = \hat{V}(\bar{P}_1) + \hat{V}(\bar{P}_2) + 4\hat{V}(\bar{RC}_1) + 4\hat{V}(\bar{RC}_2)$$

$$\hat{V}(\hat{dd}) = \hat{V}(\bar{P}_1) + \hat{V}(\bar{P}_2) + 4\hat{V}(\bar{F}_1) + 16\hat{V}(\bar{F}_2) + 16\hat{V}(\bar{RC}_1) + 16\hat{V}(\bar{RC}_2)$$

A soma de quadrados de parâmetros foi decomposta em somas de quadrados atribuídas a cada efeito individual, ajustadas para os demais efeitos, pelo Método da Eliminação de Gauss, que consiste em obter, por operações elementares nas linhas (~...~), as matrizes [ T | W ], onde T é triangular superior e W um vetor de dimensão equivalente à de Y, ou seja:

$$[ X' D^{-1} X | X' D^{-1} Y ] \sim \dots \sim [ T | W ]$$

onde obtém-se então:

$$SQ(\hat{\beta}_n / \hat{\beta}_1, \dots, \hat{\beta}_{n-1}) = (W_n)^2 / t_{nn}$$

sendo

$t_{nm}$  = elemento de ordem nxn da matriz T

$W_n$  = elemento de ordem n do vetor W

Para o modelo aditivo-dominante, os parâmetros foram estimados por meio do método dos mínimos quadrados ponderados, admitindo-se que o vetor de erros associados às médias tem média nula e matriz de variâncias e covariâncias D, sendo D uma matriz diagonal. O vetor dos efeitos genéticos foi assim estimado:

$$\hat{\beta} = (X' EF' X)^{-1} X' EF' Y = (X' D^{-1} X)^{-1} X' D^{-1} Y$$

sendo:

D: matriz diagonal, cujos elementos não-nulos são as variâncias das médias de cada família; e

F: matriz dada pela raiz quadrada de  $D^{-1}$

### 3.1.3.2. Análise das variâncias das gerações

A partir das variâncias das seis gerações analisadas, foram obtidas as seguintes estimativas (CRUZ et al., 2004):

a) Variância fenotípica:

$$\hat{\sigma}^2_f = \hat{\sigma}^2_{F_2}$$

b) Variância ambiental entre plantas:

$$\hat{\sigma}^2_{we} = \frac{(\hat{\sigma}^2_{P_1} + \hat{\sigma}^2_{P_2} + 2\hat{\sigma}^2_{F_1})}{4}$$

c) Variância genotípica:

$$\hat{\sigma}^2_g = \hat{\sigma}^2_{F_2} - \hat{\sigma}^2_{we}$$

d) Variância aditiva:

$$\hat{\sigma}^2_A = 2\hat{\sigma}^2_{F_2} - (\hat{\sigma}^2_{RC_1} + \hat{\sigma}^2_{RC_2})$$

e) Variância devido aos desvios de dominância:

$$\hat{\sigma}^2_d = \hat{\sigma}^2_g - \hat{\sigma}^2_A$$

f) Herdabilidade no sentido amplo:

$$h^2_A = \frac{\hat{\sigma}^2_g}{\hat{\sigma}^2_{F_2}}$$

g) Herdabilidade no sentido restrito:

$$h^2_r = \frac{\hat{\sigma}^2}{\hat{\sigma}^2_{F_2}} = \frac{\hat{\sigma}^2_A}{\hat{\sigma}^2_A + \hat{\sigma}^2_D + \hat{\sigma}^2_{we}}$$

h) Heterose:

$$H = \bar{F}_1 - \frac{(\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{2}$$

i) Grau médio de dominância (GMD) baseado em variâncias:

$$\text{GMD} = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}^2_D}{\hat{\sigma}^2_A}}$$

j) Grau médio de dominância (GMD) baseado em médias:

$$\text{GMD} = \frac{2\bar{F}_1 - (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)}{\bar{P}_1 - \bar{P}_2}$$

k) Número mínimo de genes envolvidos na determinação do caráter, baseado em variâncias:

$$\eta = \frac{R^2(1+0,5k^2)}{8\hat{\sigma}^2_g}$$

Sendo:

$\sigma^2_{P_1}$  = variância do  $P_1$  ;

$\hat{\sigma}^2_{P_2}$  = variância do  $P_2$  ;

$\hat{\sigma}^2_{F_1}$  = variância do  $F_1$  ;

$\hat{\sigma}^2_{RC_1}$  = variância do  $RC_1$  ;

$\hat{\sigma}^2_{RC_2}$  = variância do  $RC_2$  ;

R = amplitude total na  $F_2$  ;

k = GMD

l) Predição de ganhos por seleção

$$GS = DS \times h^2$$

$$DS = \bar{X}_s - \bar{X}_o$$

$$GS(\%) = \frac{GS}{\bar{X}_o} \times 100$$

Sendo:

GS = ganho por seleção ;

DS = diferencial de seleção;

$\bar{X}_s$  = média dos indivíduos selecionados (seleção de 25% dos indivíduos de F2)

$\bar{X}_o$  = média original dos indivíduos de F2

### **3.2. Correlação e diversidade quanto à resistência a *Phytophthora infestans* e características de fruto**

#### **3.2.1. Correlação**

Estudou-se a correlação fenotípica, na geração F2, entre os caracteres mensurados nos frutos e a resistência genética a *P. infestans*, através das estimativas de correlação de Pearson, obtidas por meio da seguinte expressão:

$$r = \frac{Cov(X,Y)}{\sqrt{V(X)V(Y)}}$$

em que:

$Cov(X,Y)$  = covariância entre X e Y; e

$V(X)$  e  $V(Y)$  = variâncias de X e Y, respectivamente.

Verificou-se a significância do valor do coeficiente de correlação fenotípica pela aplicação do teste t.

### **3.2.2. Divergência genética por componentes principais**

No estudo de divergência genética, utilizou-se a técnica de componentes principais, método que tem por princípio resumir o conjunto inicial de caracteres em poucos componentes representados por combinações lineares daqueles caracteres. A escolha dessa técnica deve-se à facilidade de interpretação da divergência genética, por meio de dispersão gráfica, utilizando-se como eixos do gráfico os primeiros componentes principais (CRUZ et al., 2004).

A análise com base em componentes principais consiste em transformar um conjunto original de n características em um novo conjunto de dimensão equivalente, com propriedades importantes. Cada componente principal é uma combinação linear das variáveis originais, independentes entre si e estimadas com o propósito de reter, em ordem de estimação, o máximo da informação, em termos de variação total, contida nos dados originais. (CRUZ et al., 2004).

Seja  $X_{ij}$  a média do j-ésimo caráter ( $j = 1, 2, \dots, n$ ) avaliados no i-ésimo tratamento ( $i = 1, 2, \dots, p$ ) e R a matriz de correlação entre estes

caracteres (ou matriz de covariâncias fenotípicas entre os caracteres, com base nos dados padronizados). A técnica de componentes principais consiste em transformar o conjunto de  $n$  variáveis originais em um novo conjunto de variáveis, que são funções lineares dos  $X_i$ 's, com propriedades definidas (CRUZ et al., 2004).

a) Se  $Y_{ij}$  é um componente principal, então:

$$Y_{ij} = a_1X_{i1} + a_2X_{i2} + \dots + a_nX_{in}$$

b) Se  $Y_{ij'}$  é outro componente principal, então:

$$Y_{ij'} = b_1X_{i1} + b_2X_{i2} + \dots + b_nX_{in}$$

tal que:

$$\sum_j a_j^2 = \sum_j b_j^2 = 1$$

$$\sum_j a_j b_j = 0, \text{ ou seja, os componentes são não correlacionados.}$$

c) Dentre todos os componentes,  $Y_{i1}$  apresenta a maior variância,  $Y_{i2}$  a segunda maior e assim sucessivamente.

As variâncias de cada componente e os coeficientes de ponderação dos caracteres podem ser estimados pela solução dos seguintes sistemas:

$$(R - \lambda_j I)a = \phi$$

em que a  $j$ -ésima variância é dada pela raiz característica (autovalor) de ordem correspondente, obtida pela solução de:

$$\text{Det } |R - \lambda_j I| = 0$$

em que:

R = matriz de correlações fenotípicas obtida via correlação de Pearson

I = matriz identidade

$\lambda_j$  = autovalores

$a_j$  = autovetor associado ao j-ésimo autovetor

O estudo da dispersão gráfica deve ser considerado quando for possível resumir em poucos componentes, no mínimo, 80% da variação total disponível.

A importância relativa de cada componente principal é dada pela razão entre a variância por ela quantificada,  $\lambda_j$ , e o total da variância disponível. A escolha dos componentes principais a serem submetidos à seleção, para o estudo de dispersão, depende da variação acumulada, referenciada como acima de 80% (CRUZ et al., 2004). Assim, os escores relativos aos primeiros componentes foram utilizados para dispersão dos genótipos em gráficos de dispersão.

Para definir a importância relativa das características na divergência genética foi utilizado o método proposto por CRUZ et al. (2004), que se baseia em autovetores. Para inferir sobre a importância relativa dos caracteres na divergência genética, identificam-se os caracteres de maior importância para a divergência do grupo de genótipos avaliado como aqueles cujos coeficientes de ponderação são de maior magnitude, em valor absoluto, nos últimos componentes principais. Recomenda-se descartar a variável com maior coeficiente de ponderação no componente de menor

autovalor. A segunda variável de menor importância, seguindo o mesmo critério, é identificada pelo penúltimo componente principal como o menor autovalor e autovetor de maior magnitude, e assim sucessivamente, até aquela variável cujo autovalor não exceda a 0,7. Tal procedimento permite a classificação das características originais quanto a sua importância relativa na divergência genética entre os acessos avaliados.

### **3.3. Seleção de genótipos resistentes a *P. infestans* em famílias F5**

A partir da população F2 derivada do cruzamento entre a cultivar de *Lycopersicon esculentum* 'Santa Clara', suscetível a *P. infestans* e o acesso de *Lycopersicon hirsutum* BGH6902, avançou-se gerações pelo método SSD (Single Seed Descent): as sementes F3 de cada indivíduo F2 foram colhidas e semeadas duas plantas, para garantir o desenvolvimento de pelo menos uma delas. Sementes F4 de cada planta F3 foram colhidas e estas semeadas, do mesmo modo anteriormente descrito, para colheita das sementes F5. A perda de plantas neste processo é comum, uma vez que, por ser um cruzamento interespecífico, houve muita ocorrência de falha na germinação de sementes e também não florescimento de algumas plantas, além de produção de sementes inviáveis. Assim, foram conseguidas 53 famílias F5, que foram utilizadas para a avaliação quanto à resistência a *P. infestans*.

O experimento foi conduzido no Campo Experimental do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV) – Horta Velha, em abril de 2005, no delineamento de blocos ao acaso. O

ensaio consistiu de dois blocos com 55 genótipos (53 famílias F5 mais os dois genitores), com parcelas em fileiras de cinco plantas, em espaçamento de 0,90 x 1,00 m. Foram realizados todos os tratos culturais recomendados para a cultura (FONTES, 2005). Deixou-se apenas uma haste por planta. A irrigação foi feita com mangueira até a data anterior à inoculação, quando se passou a irrigar as plantas por aspersão, para garantir a alta umidade no ambiente.

### **3.3.1. Preparo do inóculo**

Assim como na primeira etapa deste trabalho, foram coletados inóculos de *P. infestans*, patogênicos a tomate, em seis diferentes regiões produtoras de tomate da Zona das Mata Mineira: Coimbra, Ervália, Paula Cândido, São Miguel do Anta, Teixeiras e Viçosa. A suspensão de inóculo utilizada consistiu de uma mistura de esporângios destes seis isolados.

Os procedimentos para preparo do inóculo foram os mesmos descritos no item 3.1.1.1.

### **3.3.2. Inoculação e avaliação**

A suspensão foi depositada em pulverizador de 10L utilizado para inocular as plantas, que receberam cerca de 10 ml do inóculo, cada uma. Após a inoculação, que foi realizada 40 dias após o transplântio, em abril de 2005, as avaliações foram feitas de três em três dias.

Os procedimentos para avaliação da resistência foram os mesmos descritos no item 3.1.1.2.

### 3.3.3. Análises estatísticas

As análises estatísticas foram realizadas, segundo os procedimentos descritos por STEEL et al. (1997), considerando todos os efeitos, exceto a média, como aleatórios, conforme o modelo a seguir:

$$Y_{ijk} = m + f_i + r_j + e_{ij} + d_{ijk}$$

sendo

$i = 1, 2, \dots, p$  famílias;

$j = 1, 2, \dots, b$  blocos; e

$k = 1, 2, \dots, n$  plantas por parcela.

em que

$Y_{ijk}$  = observação relativa à  $k$ -ésima planta, na  $j$ -ésima repetição, da  $i$ -ésima família;

$m$  = média geral;

$f_i$  = efeito da família  $i$ , sendo  $f_i \sim \text{NID}(0, \sigma_f^2)$ ;

$r_j$  = efeito do bloco  $j$ , sendo  $r_j \sim \text{NID}(0, \sigma_b^2)$ ;

$e_{ij}$  = efeito aleatório entre parcelas, sendo  $e_{ij} \sim \text{NID}(0, \sigma_e^2)$ ; e

$d_{ijk}$  = efeito da variação entre plantas dentro das parcelas, sendo  $d_{ijk} \sim \text{NID}(0, \sigma_d^2)$ ;

O esquema da análise de variância, em nível de indivíduos, com as respectivas esperanças matemáticas dos quadrados médios, é apresentado no Quadro 1.

Quadro 1. Esquema de análise da variância em nível de plantas individuais, com as esperanças matemáticas dos quadrados médios

| FV                 | GL           | QM  | E(QM)                                     |
|--------------------|--------------|-----|---|
| Blocos             | $b-1$        | QMB | $\sigma_d^2 + n\sigma_e^2 + ng\sigma_b^2$ |
| Famílias           | $g-1$        | QMF | $\sigma_d^2 + n\sigma_e^2 + nb\sigma_g^2$ |
| Entre Parcelas     | $(b-1)(g-1)$ | QME | $\sigma_d^2 + n\sigma_e^2$                |
| Dentro de parcelas | $bg(n-1)$    | QMD | $\sigma_d^2$                              |

$\sigma_g^2$  = variância genética entre médias de famílias;  $\sigma_e^2$  = variância ambiental entre parcelas;  $\sigma_d^2$  = variância fenotípica entre plantas dentro de famílias;  $\sigma_b^2$  = variância ambiental entre blocos.

### 3.3.4. Estimação dos parâmetros genéticos

#### 3.3.4.1. Componentes de variâncias

Os componentes de variância para severidade de requeima foram estimados a partir da análise de variância, conforme CRUZ e CARNEIRO (2003), por meio dos respectivos estimadores, como segue:

- Variância de blocos:

$$\hat{\sigma}_b^2 = \frac{QMB - QME}{ng}$$

- Variância genética entre médias de famílias:

$$\hat{\sigma}_g^2 = \frac{QMF - QME}{nb}$$

- Variância ambiental entre famílias (variância residual):

$$\hat{\sigma}_e^2 = \frac{QME - QMD}{n}$$

- Variância fenotípica entre plantas dentro de família:

$$\hat{\sigma}_d^2 = QMD$$

admite-se  $\hat{\sigma}_d^2 = \hat{\sigma}_{gd}^2 + \hat{\sigma}_{ed}^2$

- Variância genética entre plantas dentro de família:

$$\hat{\sigma}_{gd}^2 = \beta \hat{\sigma}_g^2$$

onde  $\beta = \frac{(1+\omega)(1-F)}{F[2+(1-F)\omega]}$  e  $\omega = \frac{\sigma_D^2}{\sigma_A^2}$

Como estão sendo estudadas famílias F5, o coeficiente de endogamia corresponde a  $F = 0,875$

- Variância ambiental entre plantas dentro de família:

$$\hat{\sigma}_{ad}^2 = \hat{\sigma}_d^2 - \hat{\sigma}_{gd}^2$$

- Variância fenotípica entre médias de famílias:

$$\hat{\sigma}_{Fm}^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \frac{\hat{\sigma}_e^2}{b} + \frac{\hat{\sigma}_d^2}{nb} = \frac{QMF}{nb}$$

- Variância fenotípica entre plantas dentro do bloco:

$$\hat{\sigma}_{Fb}^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_e^2 + \hat{\sigma}_d^2$$

- Variância fenotípica entre plantas no experimento:

$$\hat{\sigma}_{Fe}^2 = \hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_b^2 + \hat{\sigma}_e^2 + \hat{\sigma}_d^2$$

- Variância aditiva entre famílias:

$$\hat{\sigma}_{Ae}^2 = 1,75\hat{\sigma}_A^2$$

- Variância aditiva dentro de famílias:

$$\hat{\sigma}_{Ad}^2 = 0,125\hat{\sigma}_A^2$$

- Variância genética aditiva:

$$\hat{\sigma}_A^2 = \frac{1}{F(1+F)}\hat{\sigma}_g^2 - \frac{1}{1+F}\left(\hat{\sigma}_d^2 - \frac{1}{\theta}\hat{\sigma}_e^2\right)$$

- Variância genética devido à dominância:

$$\hat{\sigma}_D^2 = -\frac{1}{F(1+F)}\hat{\sigma}_g^2 - \frac{2}{1-F^2}\left(\hat{\sigma}_d^2 - \frac{1}{\theta}\hat{\sigma}_e^2\right)$$

Sendo  $\theta$  = razão entre a variância ambiental entre famílias e a variância ambiental entre plantas dentro de famílias  $\left(\frac{\hat{\sigma}_e^2}{\hat{\sigma}_{ed}^2}\right)$ .

### 3.3.4.2. Coeficientes de variação e de herdabilidade

Os coeficientes de variação fenotípica, genética, ambiental e experimental foram estimados conforme VENCOVSKY e BARRIGA (1992):

- Coeficiente de variação experimental total:

$$CV_{e1}(\%) = \frac{\sqrt{QME/n}}{\bar{Y}} \times 100$$

em que  $\bar{x}$  é a média geral do experimento.

- Coeficiente de variação experimental considerando a variância ambiental entre famílias:

$$CV_{e2}(\%) = \frac{\hat{\sigma}_e}{\bar{Y}} \times 100$$

- Coeficiente de variação genética entre famílias:

$$CV_{ge}(\%) = \frac{\hat{\sigma}_g}{\bar{Y}} \times 100$$

- Coeficiente de variação genética dentro de famílias:

$$CV_{gd}(\%) = \frac{\hat{\sigma}_{gd}}{\bar{Y}} \times 100$$

A razão entre  $CV_{ge}$  e  $CV_{e2}$ , assim como a razão entre  $CV_{gd}$  e  $CV_{e2}$  foram calculadas para dar indicativos da proporcionalidade dos efeitos ambientais entre e dentro de parcelas, respectivamente.

Foram estimados os coeficientes de herdabilidade em nível de plantas individuais dentro de famílias, no bloco e no experimento, e em nível de médias de famílias, conforme CRUZ e CARNEIRO (2003), como a seguir:

- Herdabilidade restrita, em nível de médias de famílias, para seleção entre médias de famílias:

$$h_m^2 = \frac{1,75\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{Fm}^2}$$

- Herdabilidade restrita, em nível de plantas individuais, para seleção entre plantas dentro de famílias:

$$h_d^2 = \frac{0,125\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_d^2}$$

- Herdabilidade restrita, em nível de plantas individuais, dentro de cada bloco, para seleção entre plantas dentro do bloco (seleção massal estratificada):

$$h_d^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_g^2 + \hat{\sigma}_d^2 + \hat{\sigma}_e^2}$$

- Herdabilidade restrita, em nível de plantas individuais, para seleção entre plantas no experimento (seleção massal no experimento):

$$h_e^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{Fe}^2}$$

### 3.3.5. Seleção entre e dentro de famílias

Foram estimados os ganhos de seleção, considerando as 53 famílias F5 e as duas testemunhas ('Santa Clara' e BGH6902), em função de porcentagem de seleção (i) de 20% e 50%, entre e dentro de famílias, respectivamente, para seleção convencional entre e dentro, assim como para seleção combinada. A característica severidade de requeima foi selecionada no sentido negativo, isto é, de modo a obter decréscimos em suas médias originais.

#### 3.3.5.1. Resposta a seleção entre e dentro de famílias

A resposta à seleção entre e dentro de famílias foi estimada conforme CRUZ et al. (2004):

- Resposta à seleção entre

$$RS_e = DS_1 \times h_m^2$$

- Resposta à seleção dentro

$$RS_d = DS_2 \times h_d^2$$

- Resposta à seleção entre e dentro

$$RS = (DS_1 \times h_m^2) + (DS_2 \times h_d^2)$$

Sendo o ganho, em porcentagem, expresso por:

$$RS(\%) = \frac{RS}{\bar{Y}} \times 100$$

em que

$RS_e$  = ganho proporcionado pela seleção entre famílias;

$RS_d$  = ganho proporcionado pela seleção dentro de famílias;

$RS$  = ganho proporcionado pela seleção entre e dentro de famílias;

$\bar{Y}$  = média geral para a característica sob seleção;

$DS_1$  = diferencial de seleção com base nas médias das famílias; e

$DS_2$  = diferencial de seleção dentro, médio.

As análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa GENES (CRUZ, 2001).

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Herança da resistência a *Phytophthora infestans*

Durante todo o período de avaliação da severidade de requeima nas populações estudadas a temperatura variou de 13,8°C a 21,2°C, com média de 16,7°C e a umidade relativa de 67% a 93%, com média de 76%. Estes valores de temperatura e umidade podem ser considerados adequados para o desenvolvimento de requeima (MIZUBUTI, 2001).

#### 4.1.1. Informações genéticas obtidas das médias

Analisando-se os sintomas de requeima na cultivar suscetível 'Santa Clara' (Figura 1) e no acesso resistente BGH 6902 (Figura 2) constatou-se que as médias foram 319 e 79 de AACPD, respectivamente, demonstrando a divergência entre os dois genitores com relação à resistência a *P. infestans* (Figura 3). Valores de severidade de requeima das gerações F1, F2, RC1 e RC2 ficaram entre aqueles dos genitores (Tabela 1).



Figura 1. Sintomas de requeima em 'Santa Clara'.



Figura 2. Ausência de sintomas de requeima em BGH 6902.

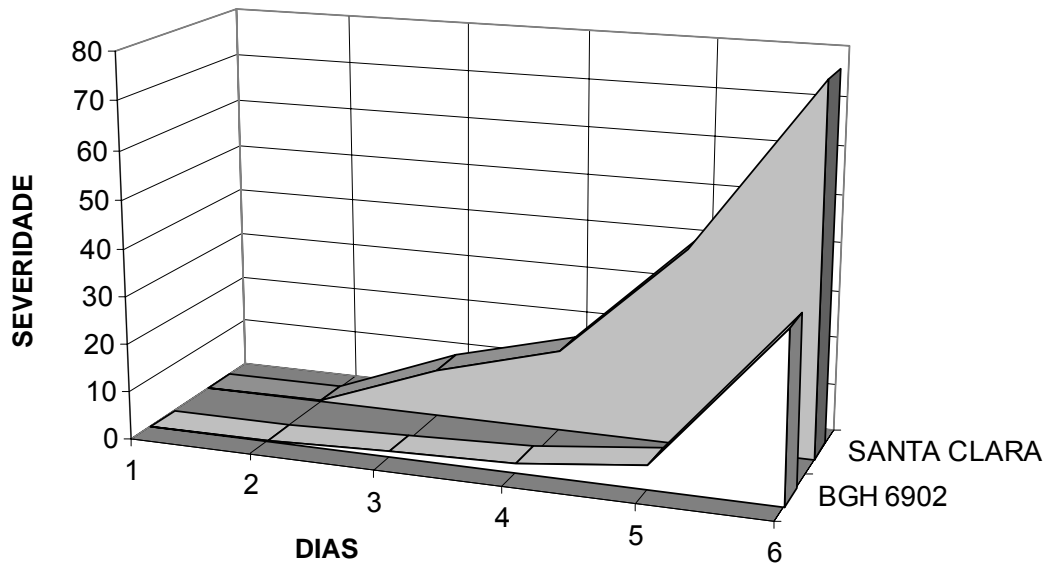


Figura 3. Valores médios de AACPD, ao longo dos dias de avaliação, para a cultivar 'Santa Clara', suscetível a *P. infestans*, e o acesso BGH6902, resistente.

A partir da análise de média de gerações, foram testados o modelo completo, com os parâmetros genéticos  $m$ ,  $a$ ,  $d$ ,  $aa$ ,  $ad$ ,  $dd$  e o modelo aditivo-dominante, com apenas os parâmetros  $m$ ,  $a$  e  $d$ , para se verificar a importância dos efeitos epistáticos no controle genético das características avaliadas.

O parâmetro que expressa a média possui maior estimativa, seguido pelos efeitos gênicos aditivos, e o efeito gênico devido à dominância apresentou maior variância. Somente os parâmetros média e efeito gênico aditivo foram significativos pelo teste  $t$  (Tabela 1).

Tabela 1. Estimativas de efeitos genéticos para AACPD no modelo completo, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| <b>Parâmetro</b> | <b>média</b> | <b>variância</b> | <b>teste t</b> |
|------------------|--------------|------------------|----------------|
| m                | 245,80       | 1854,90          | 5,71**         |
| a                | 119,85       | 90,12            | 12,62**        |
| d                | 108,48       | 12070,84         | 0,99           |
| aa               | -46,50       | 1764,78          | -1,11          |
| ad               | -37,80       | 1148,14          | -1,11          |
| dd               | -105,76      | 5537,73          | -1,42          |

Pela decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros (Tabela 2), verificou-se que o efeito gênico aditivo foi o parâmetro com maior estimativa, explicando cerca de 81% da variabilidade disponível. Os componentes epistáticos (aa, ad e dd) não foram importantes nesse estudo, tendo representados menos que 3% da variabilidade total (Tabela 2).

Tabela 2. Decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados para AACPD, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| <b>F.V.</b>    | <b>SQ</b>     | <b>R<sup>2</sup>(%)</b> | <b>efeito ajustado</b> |
|----------------|---------------|-------------------------|------------------------|
| m/a,d,aa,ad,dd | 32,57         | 16,50                   | 245,80                 |
| a/m,d,aa,ad,dd | 159,39        | 80,73                   | 119,85                 |
| d/m,a,aa,ad,dd | 0,97          | 0,49                    | 108,48                 |
| aa/m,a,d,ad,dd | 1,22          | 0,62                    | -46,50                 |
| ad/m,a,d,aa,dd | 1,24          | 0,63                    | -37,80                 |
| dd/m,a,d,aa,ad | 2,02          | 1,02                    | -105,76                |
| <b>Total</b>   | <b>197,43</b> |                         |                        |

Para o modelo aditivo-dominante, os três parâmetros estimados, m, a e d diferiram significativamente de zero, a 1% de probabilidade pelo teste t, sendo a média o parâmetro de maior estimativa e o efeito gênico devido à dominância o parâmetro de maior variância (Tabela 3).

Tabela 3. Estimativas dos efeitos genéticos para AACPD, no modelo aditivo-dominante (m, a, d), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| <b>Parâmetro</b> | <b>média</b> | <b>variância</b> | <b>teste t</b> |
|------------------|--------------|------------------|----------------|
| m                | 213,16       | 69,30            | 25,61**        |
| a                | 118,97       | 60,45            | 15,30**        |
| d                | 87,86        | 274,03           | 5,31**         |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Com base nos resultados é possível demonstrar que o modelo aditivo-dominante possibilita a obtenção de médias preditas que se correlacionam com as médias observadas em magnitude de 0,96, o que equivale à determinação de 92%. (Tabela 4).

Tabela 4. Médias observadas e esperadas para cada uma das gerações no modelo completo (m, a, d, aa, ad, dd) para AACPD, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| <b>Geração</b> | <b>média observada</b> | <b>média esperada</b> | <b>desvio</b> |
|----------------|------------------------|-----------------------|---------------|
| P1             | 319,16                 | 332,13                | -12,97        |
| P2             | 79,45                  | 94,19                 | -14,74        |
| F1             | 248,52                 | 301,02                | -52,51        |
| F2             | 273,60                 | 257,09                | 16,51         |
| RC1            | 312,45                 | 316,58                | -4,12         |
| RC2            | 211,50                 | 197,61                | 13,89         |

$r$  (média observada, média esperada) = 0,961  
 $R^2 = 0,9235$

Verificou-se que a estimativa do efeito da média explicou cerca de 71%, e a do efeito aditivo explicou cerca de 25% da variabilidade disponível, de acordo com a decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros (Tabela 5). Este modelo foi suficiente para explicar os dados para reação a *P. infestans*. A partir dessas análises, ratificou-se que os efeitos epistáticos não foram importantes para a herança da resistência.

Tabela 5. Decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados para AACPD, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| <b>F.V.</b> | <b>SQ</b> | <b>R<sup>2</sup>(%)</b> | <b>efeito ajustado</b> |
|-------------|-----------|-------------------------|------------------------|
| m/a,d       | 655,68    | 71,43                   | 213,16                 |
| a/m,d       | 234,12    | 25,50                   | 118,97                 |
| d/m,a       | 28,17     | 3,07                    | 87,86                  |
| Total       | 917,97    |                         |                        |

#### **4.1.2. Informações genéticas obtidas das variâncias**

A partir das variâncias obtidas para cada uma das gerações (Tabela 6), foram calculadas as estimativas da variância aditiva, da variância atribuída aos desvios de dominância, grau médio de dominância, as herdabilidades, no sentido amplo e restrito e o número de genes que controlam o caráter (Tabela 7).

Tabela 6. Estimativas de médias e variâncias para severidade de requeima, avaliadas em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Geração | Nº de plantas | média  | variância | $\hat{V} (\hat{m})$ | $1/\hat{V} (\hat{m})$ |
|---------|---------------|--------|-----------|---------------------|-----------------------|
| P1      | 19            | 319,16 | 4990,81   | 262,67              | 0,0038                |
| P2      | 20            | 79,45  | 1956,47   | 97,82               | 0,0102                |
| F1      | 29            | 248,52 | 7609,04   | 262,38              | 0,0038                |
| F2      | 201           | 273,60 | 12275,22  | 61,07               | 0,0164                |
| RC1     | 108           | 312,45 | 12245,45  | 113,38              | 0,0088                |
| RC2     | 134           | 211,50 | 11192,70  | 83,53               | 0,012                 |

Tabela 7. Estimativas dos parâmetros genéticos de severidade de requeima, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Parâmetros                                       | ESTIMATIVA |
|--|------------|
| Variância fenotípica                             | 12275,22   |
| Variância de ambiente                            | 5541,34    |
| Variância genotípica                             | 6733,88    |
| Variância aditiva                                | 1112,29    |
| Variância dos desvios de dominância              | 5621,59    |
| Herdabilidade ampla (%)                          | 54,86      |
| Herdabilidade restrita (%)                       | 9,06       |
| Heterose   | 49,21      |
| Grau médio de dominância (baseado em variâncias) | 3,18       |
| Grau médio de dominância (baseado em médias)     | 0,41       |
| Valor mínimo no genitor suscetível               | 193        |
| Valor mínimo no genitor resistente               | 15         |
| Valor máximo na F2                               | 550        |
| Valor mínimo na F2                               | 45         |
| Número de genes                                  | 28,66      |

A estimativa da variância aditiva (1112,29) foi de menor valor que a variância devido aos desvios de dominância (5621,59), representando cerca de 16,5% da variância genotípica (Tabela 7). A ocorrência de dominância no controle da característica estudada pode ser visualizada no gráfico de distribuição de freqüências, em classes, da população F2 em relação à

característica avaliada, AACPD (Figura 4), onde ocorrem dois picos na curva que deveria ser uma distribuição normal típica unimodal, caso não ocorresse presença de desvios de dominância.

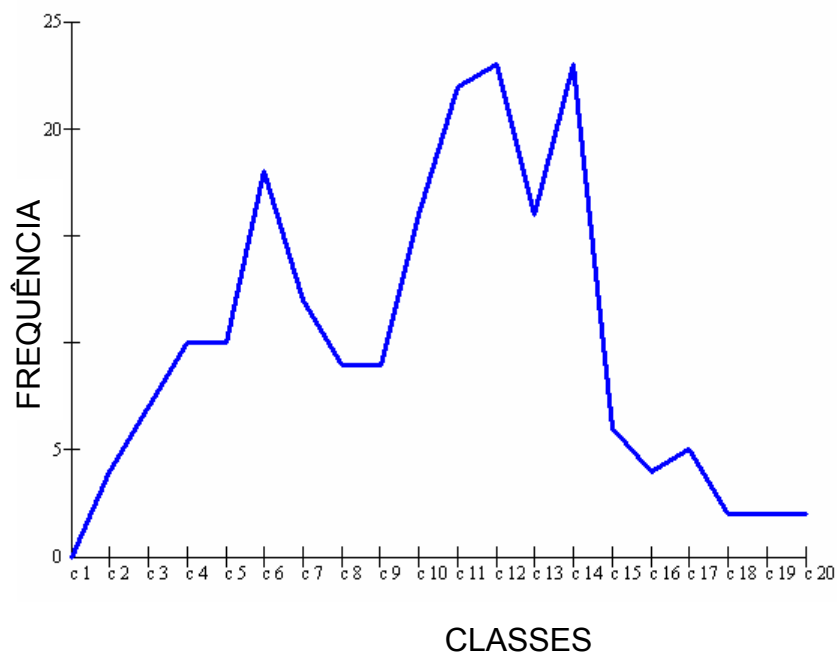


Figura 4. Distribuição da frequência de AACPD em indivíduos da população F2 a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e BGH6902 dividida em 20 classes equidistantes no intervalo de 45 a 550.

As estimativas de herdabilidade permitiram concluir que 54,86% da variação total na população F2 é atribuída a causas genéticas e que 9,06% é atribuída a causas genéticas de natureza aditiva (Tabela 7). Em caracteres quantitativos é normal a ocorrência de herdabilidades baixas, o que é decorrente da grande interferência do efeito ambiental na expressão da característica estudada (RAMALHO et al., 2000).

A heterose manifestada ocorreu no sentido da suscetibilidade, sendo que os híbridos F1 apresentaram valores de AACPD intermediário entre o genitor suscetível e o genitor resistente, porém com valores mais próximos do genitor suscetível (Tabela 7).

O grau médio de dominância, estimado com base em variâncias, foi de 3,18, indicando ação gênica de sobredominância, porém, quando estimado com base em médias, foi de 0,4, indicando que a ação gênica é de dominância parcial (Tabela 7). Também houve discordância relativa à análise de médias e a análise de variâncias com relação ao efeito gênico predominante. Na análise de médias o efeito gênico devido a dominância foi pouco importante (Tabelas 2 e 5), enquanto na análise de variâncias, a variância devido aos desvios de dominância foi mais importante que a variância aditiva (Tabela 7). Esta contradição das análises sugere a ocorrência de desvios de dominância em direções diferentes. O sinal positivo indica que a dominância ocorre em direção à manifestação fenotípica de maior grandeza, ou seja, a suscetibilidade. Segundo RAMALHO et al. (1993) e CRUZ et al. (2004), os valores estimados pelas variâncias, uma estatística de segunda ordem, devem ser preferidos, devido às médias, algumas vezes, não representarem realmente o que está acontecendo, pois desvios positivos e negativos podem estar se anulando.

Em tomateiro, a herança da resistência a outros patógenos, como *Ralstonia solanacearum*, que causa murcha bacteriana, e *Colletrotichum coccodes*, que causa antracnose, também são de natureza quantitativa com dominância parcial dos alelos que condicionam para maior AACPD (STOMMEL e HAYNES, 1998; NETO et al., 2002)

Houve ampla distância entre os genitores com relação à severidade de requeima: o valor mínimo de AACPD foi de 193, para o genitor suscetível 'Santa Clara', e o valor mínimo para o genitor resistente BGH6902 foi de 15. Na geração F2 houve ampla variação, porém o menor valor (45) não foi inferior ao menor valor de BGH6902, mas o maior valor (550) superou o maior valor de 'Santa Clara' (Tabela 7).

Um número elevado de genes, estimado em 28, estão controlando a resistência quando avaliada a AACPD (Tabela 7), comprovando que a resistência a *P. infestans* em tomateiro é de herança poligênica, confirmando resultados de pesquisas prévias (GALLEGLY e MARVEL, 1955; MOREAU et al., 1998). Segundo RAMALHO (2000), a grande maioria dos genes envolvidos no controle de caracteres quantitativos não pode ter seus efeitos isolados e possuem efeito acentuado do ambiente.

A distribuição contínua, da resistência à suscetibilidade, dos valores de AACPD nas gerações segregantes derivadas do cruzamento *L. esculentum* x *L. hirsutum* permitem concluir que a resistência a *P. infestans* é controlada de forma poligênica e a análise de variâncias e parâmetros genéticos sugerem que esta resistência é quantitativamente herdada.

A predição do ganho será informação muito importante no melhoramento, pois o objetivo final é a obtenção de uma população geneticamente melhorada. Para avaliação de severidade de doença, a seleção deverá ser negativa, ou seja, quanto menor a nota para doença, maior o grau de resistência do indivíduo. Portanto, a seleção negativa visa diminuir o caráter severidade de doença nas próximas gerações.

Selecionando-se 25% dos indivíduos da população F2, para os menores valores de severidade de requeima, notou-se que deverá haver pequeno ganho após um ciclo de seleção. Na população F2, que tem média de valores de AACPD de 273,6, ao se selecionar os 50 melhores indivíduos quanto a resistência, cuja a média é 125,56, deverá ocorrer uma redução de 13,41, que equivale a 4,9% de doença. Com isso a média para AACPD predita após um ciclo de seleção é 260,19.

De acordo com os resultados obtidos, para obtenção de genótipos interessantes quanto à resistência a *P. infestans* em tomateiro, métodos de melhoramento que permitam a transferência de blocos gênicos devem ser utilizados, uma vez que esta característica é controlada quantitativamente. Poderão ser encontradas novas combinações genotípicas mais favoráveis na condução do programa, por meio do método SSD (Single Seed Descent), que consiste no avanço de gerações até um nível satisfatório de homozigose, tomando uma única semente de cada indivíduo de uma geração para estabelecer a geração subsequente, e por meio do método de Seleção Recorrente, onde se aumenta gradativamente a frequência de alelos desejáveis para características quantitativas, por meio de repetidos ciclos de seleção, sem reduzir a variabilidade genética da população (BORÉM e MIRANDA, 2005).

## 4.2. Estudo da herança de características de fruto

### 4.2.1. Análise de médias

Para todas as características, os genitores foram contrastantes, apresentando médias divergentes (Tabela 8). Dados médios da população F1 ficaram entre aqueles dos dois genitores para todas as características, assim como a média de F2. Médias da população RC2, para todas as características, tendem a ser bem próximas àquelas do genitor BGH6902, porém as médias da população RC1 não chegam a ser equivalentes àquelas do genitor Santa Clara.

Tabela 8. Médias para peso médio de frutos (PF), comprimento médio de fruto (CF), largura média de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Geração | Nº de Plantas | PF    | CF    | LF    |
|---------|---------------|-------|-------|-------|
| P1      | 19            | 98,86 | 50,11 | 54,46 |
| P2      | 20            | 2,03  | 14,31 | 15,98 |
| F1      | 29            | 7,13  | 22,27 | 23,13 |
| F2      | 201           | 4,92  | 18,77 | 20,52 |
| RC1     | 108           | 16,29 | 29,53 | 29,87 |
| RC2     | 134           | 3,10  | 16,56 | 17,98 |

A análise de médias para as características PF (Tabela 9) e CF (Tabela 10) evidenciou a significância, pelo teste t, de todos os efeitos genéticos do modelo completo. Já para a característica LF, o efeito da média e o efeito gênico aditivo foram significativos pelo teste t, e o efeito gênico

devido à dominância não foi significativo. Nota-se ainda que houve significância de todos os efeitos epistáticos para LF (Tabela 11).

Tabela 9. Estimativas de efeitos genéticos para peso de frutos (PF) no modelo completo, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Parâmetro | PF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 31,32  | 3,32      | 17,19**  |
| a         | 48,41  | 0,29      | 89,05**  |
| d         | -81,44 | 26,62     | -15,78** |
| aa        | 19,12  | 3,02      | 11,00**  |
| ad        | -70,45 | 3,53      | -37,48** |
| dd        | 57,24  | 11,69     | 16,74**  |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Tabela 10. Estimativas de efeitos genéticos para comprimento de fruto (CF) no modelo completo, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Parâmetro | CF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 19,12  | 2,07      | 13,30**  |
| a         | 21,90  | 0,07      | 82,60**  |
| d         | -4,56  | 13,51     | -1,24**  |
| aa        | 17,09  | 2,00      | 12,09**  |
| ad        | -17,85 | 1,23      | -16,10** |
| dd        | 7,71   | 5,73      | 3,22**   |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Tabela 11. Estimativas de efeitos genéticos para largura de fruto (LF) no modelo completo, avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| Parâmetro | LF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 21,62  | 2,66      | 13,24**  |
| a         | 19,24  | 0,03      | 102,79** |
| d         | -5,88  | 17,21     | -1,42    |
| aa        | 13,61  | 2,63      | 8,39**   |
| ad        | -14,69 | 1,39      | -12,47** |
| dd        | 7,39   | 7,07      | 2,78**   |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

A decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros permitiu concluir que, para todas as características, o efeito genético de maior importância sobre a variabilidade disponível dos caracteres foi o efeito gênico aditivo (Tabela 12). O efeito gênico devido à dominância, em todos os casos, foi de pequena importância. Tal fato evidencia que há possibilidade de obtenção de linhagens homozigóticas, com características de fruto interessantes para o mercado, a partir de seleção nas populações derivadas de F2 e que os ganhos, a partir daí, serão satisfatórios, uma vez que o componente de natureza aditiva é um dos mais importantes.

Tabela 12. Decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados para peso de frutos (PF), comprimento de fruto (CF), largura de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| F.V.           | PF       |                    | CF     |                    | LF       |                    |
|----------------|----------|--------------------|--------|--------------------|----------|--------------------|
|                | SQ       | R <sup>2</sup> (%) | SQ     | R <sup>2</sup> (%) | SQ       | R <sup>2</sup> (%) |
| m/a,d,aa,ad,dd | 295,54   | 2,875              | 176,90 | 0,38               | 175,45   | 1,60               |
| a/m,d,aa,ad,dd | 7929,24  | 77,13              | 822,25 | 91,99              | 10566,76 | 96,25              |
| d/m,a,aa,ad,dd | 249,12   | 2,42               | 1,5388 | 0,02               | 2,01     | 0,02               |
| aa/m,a,d,ad,dd | 120,93   | 1,18               | 146,21 | 1,97               | 70,44    | 0,64               |
| ad/m,a,d,aa,dd | 1404,60  | 13,66              | 259,14 | 3,49               | 155,50   | 1,42               |
| dd/m,a,d,aa,ad | 280,21   | 2,72               | 10,38  | 0,14               | 7,73     | 0,07               |
| Total          | 10279,66 |                    | 416,44 |                    | 10977,90 |                    |

Apesar do uso do modelo completo para descrever as médias das gerações ser de grande importância para o conhecimento mais abrangente das causas e magnitudes dos componentes genéticos que controlam o caráter, foi estudado também o modelo reduzido aditivo-dominante. Assim, os efeitos de média, aditividade e dominância foram significativos para as características PF (Tabela 13), CF (Tabela 14) e LF (Tabela 15). Verifica-se que o modelo aditivo-dominante possibilita a obtenção de médias preditas que se correlacionam com as médias observadas em magnitudes de 0,91, 0,88 e 0,96 o que equivale a uma determinação de 84%, 77% e 91% para PF, CF e LF, respectivamente (Tabela 16). Os efeitos genéticos mais importantes na determinação dos caracteres são os efeitos da média e aditivo, e o efeito gênico devido a dominância é de menor importância, porém significativo no controle gênico das características estudadas (Tabela 17).

Tabela 13. Estimativas dos efeitos genéticos para peso de frutos (PF), no modelo aditivo-dominante (m, a, d), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| Parâmetro | PF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 22,25  | 0,11      | 68,20**  |
| a         | 20,19  | 0,10      | 62,94**  |
| d         | -20,18 | 0,19      | -46,32** |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Tabela 14. Estimativas dos efeitos genéticos para comprimento de fruto (CF), no modelo aditivo-dominante (m, a, d), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| Parâmetro | CF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 32,79  | 0,06      | 138,63** |
| a         | 18,92  | 0,05      | 83,75**  |
| d         | -16,34 | 0,19      | -37,33** |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Tabela 15. Estimativas dos efeitos genéticos para largura de fruto (LF), no modelo aditivo-dominante (m, a, d), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| Parâmetro | LF     |           |          |
|-----------|--------|-----------|----------|
|           | média  | variância | teste t  |
| m         | 34,03  | 0,03      | 193,56** |
| a         | 18,47  | 0,03      | 106,80** |
| d         | -15,58 | 0,14      | -42,11** |

\*\* significativo ao nível de 1% de probabilidade

Tabela 16. Médias observadas e esperadas para cada uma das gerações no modelo completo (m, a, d, aa, ad, dd) para peso de frutos (PF), comprimento de fruto (CF), largura de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Geração | PF                                |                | CF                                |                | LF                                |                |
|---------|-----------------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|-----------------------------------|----------------|
|         | média observada                   | média esperada | média observada                   | média esperada | média observada                   | média esperada |
| P1      | 98,86                             | 42,44          | 23,76                             | 19,69          | 54,46                             | 52,50          |
| P2      | 2,04                              | 2,06           | 13,66                             | 12,25          | 15,98                             | 15,57          |
| F1      | 7,13                              | 2,07           | 19,58                             | 17,69          | 23,13                             | 18,45          |
| F2      | 4,92                              | 12,16          | 15,67                             | 16,83          | 20,52                             | 26,24          |
| RC1     | 16,29                             | 22,26          | 18,56                             | 18,69          | 29,87                             | 35,48          |
| RC2     | 3,10                              | 2,06           | 14,96                             | 14,97          | 17,98                             | 17,01          |
|         | r = 0,91<br>R <sup>2</sup> = 0,84 |                | r = 0,88<br>R <sup>2</sup> = 0,77 |                | r = 0,96<br>R <sup>2</sup> = 0,91 |                |

Tabela 17. Decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados para peso de frutos (PF), comprimento de fruto (CF), largura de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| F.V.           | PF       |                    | CF       |                    | LF       |                    |
|----------------|----------|--------------------|----------|--------------------|----------|--------------------|
|                | SQ       | R <sup>2</sup> (%) | SQ       | R <sup>2</sup> (%) | SQ       | R <sup>2</sup> (%) |
| m/a,d,aa,ad,dd | 4651,20  | 43,23              | 19217,19 | 69,56              | 37465,12 | 73,98              |
| a/m,d,aa,ad,dd | 3962,04  | 36,82              | 7014,77  | 25,39              | 11406,19 | 22,52              |
| d/m,a,aa,ad,dd | 2145,64  | 19,94              | 1394,13  | 5,05               | 1773,52  | 3,50               |
| Total          | 10758,89 |                    | 27626,09 |                    | 50644,84 |                    |

Pode-se concluir que o uso do modelo genético aditivo-dominante é satisfatório para explicar o comportamento da média das gerações e que a variabilidade aditiva presente em F2 é relativamente superior à atribuída aos desvios de dominância. No entanto, deve-se atentar para a seleção de genótipos interessantes quanto às características estudadas, pois para PF,

CF e LF, a tendência das médias da população segregante F2 foi para menores valores, ou seja, mais próximos do genitor silvestre.

Vale salientar que quando se utiliza a média para inferir sobre os tipos de ação gênica, o que se obtém é uma soma algébrica de cada um dos locos individualmente, e pode ocorrer que genes dominantes estejam presentes, porém atuando em sentidos opostos em vários locos, o que pode conduzir a um efeito final pequeno ou nulo, e dar, indiretamente, uma idéia errônea do que realmente ocorre (MATHER e JINKS, 1984).

Segundo SILVEIRA e MALUF (2002), os genes que controlam características morfológicas do fruto do tomate se mostram predominantemente com efeito aditivo, mas pode haver também o controle pela dominância parcial.

#### **4.2.2. Análise de variâncias**

Quanto à variância, o genitor 'Santa Clara' apresentou grande variação dos genótipos para a característica PF. Para essa mesma característica, a população F2 teve menor variância do que a população genitora 'Santa Clara'. A população RC1 possui elevados valores de variância para todas as características estudadas, enquanto a população RC2 possui baixas variâncias (Tabela 18). Altas variâncias para certas características possivelmente tiveram como causa as variações de ambiente que podem ter ocorrido ao longo do experimento.

Tabela 18. Variâncias para peso médio de frutos (PF), comprimento médio de fruto (CF), largura média de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC<sub>2</sub> a partir do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| Geração | Nº de Plantas | PF    | CF    | LF    |
|---------|---------------|-------|-------|-------|
| P1      | 19            | 22,23 | 3,59  | 1,37  |
| P2      | 20            | 0,24  | 1,84  | 1,35  |
| F1      | 29            | 3,15  | 4,37  | 4,08  |
| F2      | 201           | 8,46  | 13,17 | 17,34 |
| RC1     | 108           | 62,22 | 21,30 | 28,70 |
| RC2     | 134           | 1,56  | 5,34  | 6,19  |

Espera-se que genitores cultivados apresentem menores variâncias do que genitores não cultivados, por se tratarem de linhas homozigotas adaptadas. Não é esperado também que a população RC1 possa ter valores de variância muito maiores do que a população F2. Porém, neste estudo ocorreram valores de variância difíceis de explicar geneticamente, levando a concluir que pode ter havido uma forte influência do ambiente sobre os dados analisados (Tabela 18), determinada fundamentalmente pela baixa adaptação do genitor silvestre.

Neste caso, optou-se por realizar análise das variâncias utilizando-se apenas as populações P1, P2, F1 e F2, devido à alta variação da população RC1 e de um dos genitores, a cultivar 'Santa Clara', que não é comum dentro do modelo estudado, podendo gerar erros na estimativa dos componentes da variância genética (Tabela 18). Assim, não foram obtidos valores de parâmetros importantes, como variância aditiva e devido à dominância e herdabilidade no sentido restrito, no entanto, a herdabilidade no sentido amplo pôde ser estimada utilizando-se as quatro populações.

Apesar dos genitores e a população F1 serem genotipicamente diferentes, estes se apresentam uniformes, podendo-se estimar a variância ambiental pela média destas gerações, pois a variabilidade detectada nestas é inteiramente atribuída ao meio (CRUZ, 2005). No entanto, para estimação da variância ambiental, neste estudo, considerou-se somente a variação ocorrida entre os indivíduos F1, devido à alta variação ocorrida dentro da população genitora 'Santa Clara' para a característica PF.

Foi possível verificar que a herdabilidade no sentido amplo atingiu valores de 62,74%, 66,85% e 76,46%, para PF, CF e LF, respectivamente. De posse destes valores, observa-se que será possível obter ganhos com a seleção a partir de populações segregantes, porém, vale salientar que a herdabilidade no sentido amplo envolve toda a variância genética em sua estimação e não apenas a parte mais importante para o melhoramento, que é a porção aditiva da variância (Tabela 19), portanto, considera-se que o ganho predito está superestimado.

As características PF, CF e LF possuem heterose negativa. Os valores médios dos híbridos para estas características estudadas tenderam para os valores do genitor silvestre, ou seja, baixos valores de peso e tamanho de fruto, em relação ao genitor cultivado. Logo, pode-se concluir também que não houve heterobeltiose para nenhuma das características, e também não houve presença de segregantes transgressivos na F2 em relação ao melhor genitor, 'Santa Clara' (Tabela 19).

As características PF, CF e LF possuem dominância parcial negativas em direção ao genitor BGH6902 (Tabela 19). Este resultado corrobora

aqueles encontrados pela análise de médias, onde os efeitos de dominância foram significativos.

Quanto ao número de genes, pode-se concluir que a herança das características estudadas é quantitativa (Tabela 19).

Tabela 19. Estimativas dos parâmetros genéticos das características peso de frutos (PF), comprimento de fruto (CF), largura de fruto (LF), avaliados em plantas das gerações P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2 a partir do cruzamento ‘Santa Clara’ x BGH6902

| <b>Parâmetros</b>                            | <b>PF</b> | <b>CF</b> | <b>LF</b> |
|--|-----------|-----------|-----------|
| Variância fenotípica                         | 8,46      | 13,17     | 17,34     |
| Variância de ambiente                        | 3,15      | 4,37      | 4,08      |
| Variância genotípica                         | 5,31      | 8,81      | 13,26     |
| Herdabilidade ampla                          | 62,74     | 66,85     | 76,46     |
| Heterose                                     | -43,32    | -13,94    | -12,09    |
| Heterobeliose (‘Santa Clara’)                | -91,73    | -35,84    | -31,33    |
| Grau médio de dominância (baseado em médias) | -0,89     | -0,64     | -0,63     |
| Valor máximo na F2                           | 16,35     | 27,5      | 32,5      |
| Valor mínimo na F2                           | 1,1       | 12,0      | 8,0       |
| Número de genes                              | 5,48      | 3,41      | 5,66      |

#### **4.2.3. Características qualitativas**

Quanto à característica pilosidade de fruto, todos os frutos da variedade ‘Santa Clara’ não apresentaram pilosidade, enquanto todos aqueles de BGH6902 apresentaram esta característica (Tabela 20). A geração F1 consistiu de frutos com pilosidade e a geração F2 apresentou 156 e 45 frutos com e sem pilosidade, respectivamente. A hipótese de

segregação 3:1 para a geração F2 possibilitou resultado de qui-quadrado de 0,73 com a probabilidade de 39,24%.

Para a geração RC1 foi testada a hipótese 1:1, que gerou resultado significativo para valor de qui-quadrado, não sendo aceita, portanto, a hipótese (Tabela 20). Neste caso, a hipótese aceita foi 1:3, com resultado de qui-quadrado de 2,42 e probabilidade de 11,98%. Este resultado provavelmente pode ter ocorrido devido a erro de avaliação nesta geração, uma vez que o esperado para a geração RC1, com base nos demais resultados, era a ocorrência de duas classes fenotípicas, em iguais proporções. Na geração RC2 classificaram-se todos os frutos como pilosos.

Com base nos resultados, exceto a possível ocorrência de erro na geração RC1, pode-se concluir que a característica pilosidade de fruto é de herança monogênica e segue o padrão de segregação 3:1 (com pilosidade/sem pilosidade), com dominância completa do alelo que condiciona a presença de pilosidade nos frutos.

Tabela 20. Freqüências observadas para presença de pilosidade nas gerações parentais e segregantes

|               | Plantas com<br>frutos pilosos | Plantas sem<br>frutos pilosos | Proporção<br>esperada | $\chi^2$ | Probabi-<br>lidade (%) |
|---------------|-------------------------------|-------------------------------|-----------------------|----------|------------------------|
| 'Santa Clara' | 0                             | 19                            | 0:1                   |          |                        |
| BGH6902       | 20                            | 0                             | 1:0                   |          |                        |
| F1            | 29                            | 0                             | 1:0                   |          |                        |
| F2            | 156                           | 45                            | 3:1                   | 0,73     | 39,24 <sup>ns</sup>    |
| RC1           | 34                            | 74                            | 1:1                   | 14,81    | 0,01**                 |
|               |                               |                               | 1:3                   | 2,42     | 11,98 <sup>ns</sup>    |
| RC2           | 134                           | 0                             | 1:0                   |          |                        |

### **4.3. Correlação e diversidade quanto à resistência a *Phytophthora infestans* e características de fruto**

Ao observarem-se as estimativas dos coeficientes de correlação de Pearson entre os indivíduos da geração F2 (Tabela 21) verifica-se que não existe correlação significativa entre AACPD e nenhuma das demais características.

Verificou-se que o sentido da correlação entre AACPD e PF, e AACPD e LF é negativa, indicando que o acréscimo de uma característica leva à diminuição da outra. Porém, seria ideal encontrar correlação negativa e significativa entre severidade da doença e características de interesse do fruto, para facilitar o processo de melhoramento para introdução de genes de interesse em variedades cultivadas, ou seja, quanto menor a severidade, maior o peso e o tamanho do fruto. No entanto, sabe-se que no cruzamento entre espécie cultivada e espécie silvestre de tomateiro, além da resistência, características indesejáveis de frutos, presentes nas espécies silvestres, são fortemente herdadas pelas gerações segregantes.

STOMMEL (2001), estudando gerações F2 derivadas de três diferentes cruzamentos interespecíficos em tomateiro, constatou que a correlação entre características de fruto e o diâmetro de lesão de antracnose é pequena e não-significativa. O autor relata que há ligação gênica entre características indesejáveis do fruto e resistência a doenças.

Características relacionadas ao fruto, PF, CF e LF, foram altamente correlacionadas entre si, positivamente e significativamente, indicando que a seleção de uma das características pode gerar progressos em qualquer uma das outras duas (Tabela 21).

Tabela 21. Variâncias, covariâncias e correlações de Pearson entre as características: AACPD; peso médio de fruto (PM); comprimento de fruto (CF) e largura de fruto (LF), seguido de teste de significância t, obtidas em frutos da geração F2 originária do cruzamento entre 'Santa Clara' x BGH6902

| Variáveis  | Variância<br>(X) | Variância<br>(Y) | Cov (X,Y) | Correlação | Probabi-<br>lidade (%) |
|------------|------------------|------------------|-----------|------------|------------------------|
| AACPD x PF | 12275,22         | 8,46             | -7,64     | -0,02      | 73,76                  |
| AACPD x CF | 12275,22         | 13,17            | 18,76     | 0,05       | 51,82                  |
| AACPD x LF | 12275,22         | 17,34            | -31,05    | -0,07      | 65,53                  |
| PF x CF    | 8,46             | 13,17            | 9,72      | 0,92**     | 0,0                    |
| PF x LF    | 8,46             | 17,34            | 11,47     | 0,95**     | 0,0                    |
| CF x LF    | 13,17            | 17,34            | 13,76     | 0,91**     | 0,0                    |

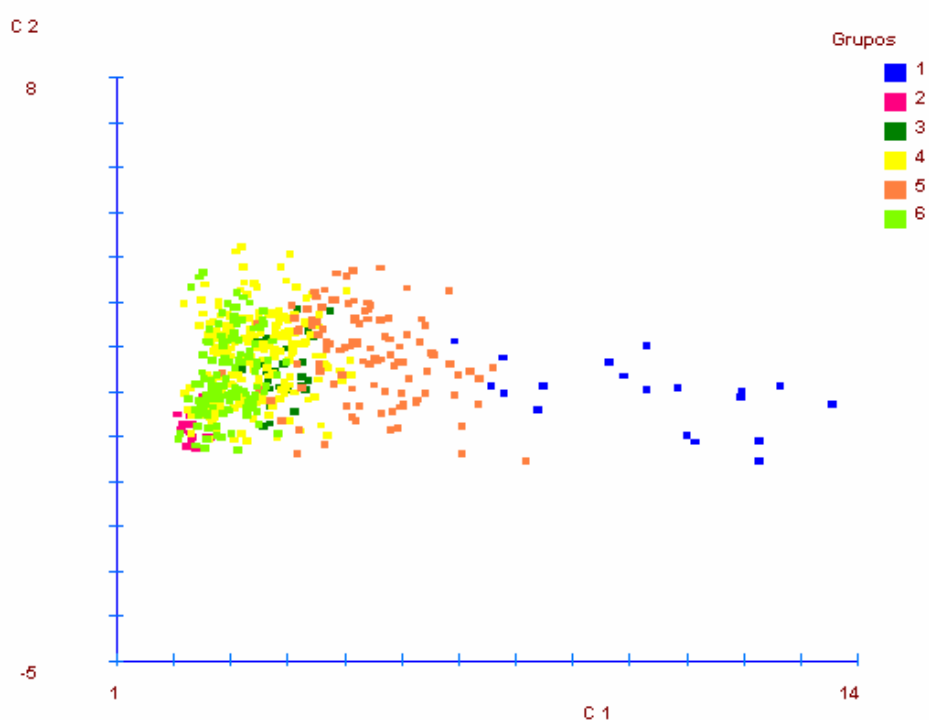
\*\* : Significativo a 1% de probabilidade, pelo teste t.

Para estudo das características de fruto e AACPD, conjuntamente, utilizou-se análise multivariada, onde, por meio da técnica de componentes principais, foi possível identificar as variáveis menos importantes para a dispersão dos genótipos (Tabela 22), além de gerar gráfico com fácil visualização do comportamento dos genótipos pertencentes às seis populações estudadas (Figura 5).

Baseado no princípio de que a importância relativa dos componentes principais decresce do primeiro para o último, tem-se que os últimos componentes são responsáveis pela explicação de uma fração mínima da variância total disponível. Assim a variável que apresenta maior coeficiente de ponderação (elemento do autovetor) no componente de menor autovalor é considerada de menor importância para explicar a variabilidade genética do material estudado (CRUZ et al., 2004).

Tabela 22. Estimativas dos autovalores (raiz), variação acumulada (%) e importância relativa dos caracteres nos componentes principais, obtidos com base nos genótipos de cada uma das seis populações (P1, P2, F1, F2, RC1 e RC2) estudadas e quatro características (AACPD, PF = peso de frutos, CF = comprimento de frutos e LF = largura de frutos), a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' x BGH6902.

| CP  | Raiz   | Raiz (%) | % Acumulada | Importância relativa dos caracteres |        |        |        |
|-----|--------|----------|-------------|-------------------------------------|--------|--------|--------|
|     |        |          |             | AACPD                               | PF     | CF     | LF     |
| CP1 | 2,9193 | 72,9831  | 72,9831     | 0,176                               | 0,557  | 0,577  | 0,571  |
| CP2 | 0,9422 | 23,5547  | 96,5378     | 0,982                               | -0,143 | -0,058 | -0,105 |
| CP3 | 0,1129 | 2,8234   | 99,3612     | 0,047                               | 0,810  | -0,304 | -0,499 |
| CP4 | 0,0255 | 0,6387   | 100,0       | 0,040                               | 0,111  | -0,756 | 0,644  |



Grupos: 1 = P1 (Santa Clara), 2 = P2 (BGH6902), 3 = F1, 4 = F2, 5 = RC1, 6 = RC2

Figura 5. Dispersão gráfica dos escores em relação aos eixos representativos dos componentes principais (CP1 e CP2) relativos às quatro características estudadas.

As características CF e PF são as de menor importância, por apresentarem, respectivamente, os maiores coeficientes de ponderação no último e penúltimo componente principal, ou seja, os autovetores associados a essas características explicam muito para componentes de pouca importância (Tabela 22). Entretanto, apesar da característica CF possuir o maior coeficiente de ponderação associado ao último componente principal, esta também é a mais importante no primeiro componente, que explica a maior fração da variabilidade disponível, não sendo recomendada, assim, seu descarte neste estudo de dispersão. Logo, pode-se concluir que apenas a característica PF não foi importante para a explicação da variabilidade genética estudada.

CRUZ (1990) afirmou que a pequena importância de uma característica está vinculada a invariância (característica com variação pouco significativa nas avaliações efetuadas) ou à redundância, isto é, à elevada correlação com outra característica, fato este que pôde ser comprovado pela análise de correlação de Pearson entre as características avaliadas (Tabela 21).

Nota-se que o segundo componente principal foi capaz de acumular cerca de 96% da variabilidade total disponível (Tabela 22), sendo possível, dessa forma, a transposição dos acessos de um espaço tetradimensional para bidimensional com reduzida distorção provocada pelas distâncias entre os genótipos (Figura 5).

Pode-se perceber a grande vantagem da técnica de componentes principais: por encerrar um processo gráfico, permite fácil identificação das populações de genótipos estudadas com características semelhantes

(Figura 5). Por este procedimento, pode-se, claramente, ter melhor noção da variabilidade genética presente nas populações.

Os genitores são realmente contrastantes em relação às características estudadas, pois se localizaram em diferentes extremos no gráfico de dispersão de componentes principais (Figura 5). No entanto, a população do genitor 'Santa Clara' se comportou de maneira dispersa enquanto a população do genitor BGH6902 foi mais homogênea. Todas as populações descendentes se localizaram entre as populações genitoras. Quanto à dispersão, pode-se perceber que a população RC1 tem grande variabilidade em relação às outras populações segregantes, com relação às características avaliadas. As populações segregantes tenderam a aproximação ao genitor BGH6902, sendo a geração RC1 a mais próxima ao genitor 'Santa Clara'. Este fato é bastante interessante ao se tratar da característica resistência a *P. infestans*, porém, para as características de fruto, como peso e tamanho, estes resultados indicam tendência das gerações segregantes a apresentarem características indesejáveis, similares ao genitor silvestre.

Este tipo de estudo pode ser útil na indicação de populações a serem trabalhadas no programa de melhoramento, a depender do objetivo considerado. Caso o melhorista queira trabalhar com resistência e características de frutos, conjuntamente, desde o início do programa, pode-se utilizar a população RC1 para avançar gerações, uma vez que esta possui genótipos com características de fruto mais próximos ao genitor 'Santa Clara', que era um fato esperado, e níveis de resistência maiores que o genitor suscetível. No entanto, caso seja de interesse do melhorista se

concentrar apenas na resistência, sugere-se avançar populações com maiores níveis desta, como F2 ou RC2, e, então, após a seleção em gerações avançadas, se concentrar em melhorar as características relacionadas a fruto.

#### **4.4. Seleção de genótipos resistentes a *Phytophthora infestans* em famílias F5**

Durante todo o período de avaliação da severidade de requeima nas plantas das famílias estudadas, a temperatura variou de 17,4°C a 20,6°C, com média de 20,6°C e a umidade relativa de 56% a 100%, com média de 84%. Estes valores de temperatura e umidade podem ser considerados adequados para o desenvolvimento de requeima (MIZUBUTI, 2001).

##### **4.4.1. Parâmetros populacionais**

###### **4.4.1.1. Análise de variância**

Os resultados da análise de variância para a característica AACPD, avaliada em nível de plantas individuais, são apresentados na Tabela 23. As somas de quadrados foram obtidas a partir das médias, porém já foram multiplicadas pela média harmônica do número de plantas ( $n=4,58$ ), já que o experimento foi desbalanceado, pela perda de algumas plantas ao longo das avaliações.

Houve diferença significativa entre famílias, pelo teste F, em nível de 1% de probabilidade (Tabela 23). Assim, pode-se inferir que existe variabilidade genética entre famílias e que há possibilidade de obtenção de ganhos genéticos pela aplicação de seleção nesta população.

Tabela 23. Resultados da análise de variância para AACPD em famílias F5 de tomateiro derivado do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902

| FV              | GL     | SQ         | QM       | F      |
|-----------------|--------|------------|----------|--------|
| Blocos          | 1      | 65340,87   | 65340,87 |        |
| Famílias        | 54     | 3055953,75 | 56591,73 | 5,58** |
| Entre Parcelas  | 54     | 547936,94  | 10146,98 |        |
| Dentro Parcelas | 407    | 1729337,38 | 4248,99  |        |
| Média           | 213,22 |            |          |        |

\*\* Significativo ao nível de 1% de probabilidade pelo teste F

A média de AACPD no experimento (213,22) ficou entre as médias dos genitores suscetível (545,6) e resistente (150,3) (Figura 6), aproximando-se mais do genitor resistente, indicando que nas famílias F5 podem ser encontrados níveis de resistência satisfatórios à *P. infestans*. Este fato foi ratificado pela seleção, em que foram identificadas 12 famílias com médias de AACPD inferiores ao genitor resistente. Fica evidenciada, então, a possibilidade de se conseguir alterar a média da população, para menor severidade da doença, mediante a utilização de técnicas seletivas apropriadas.

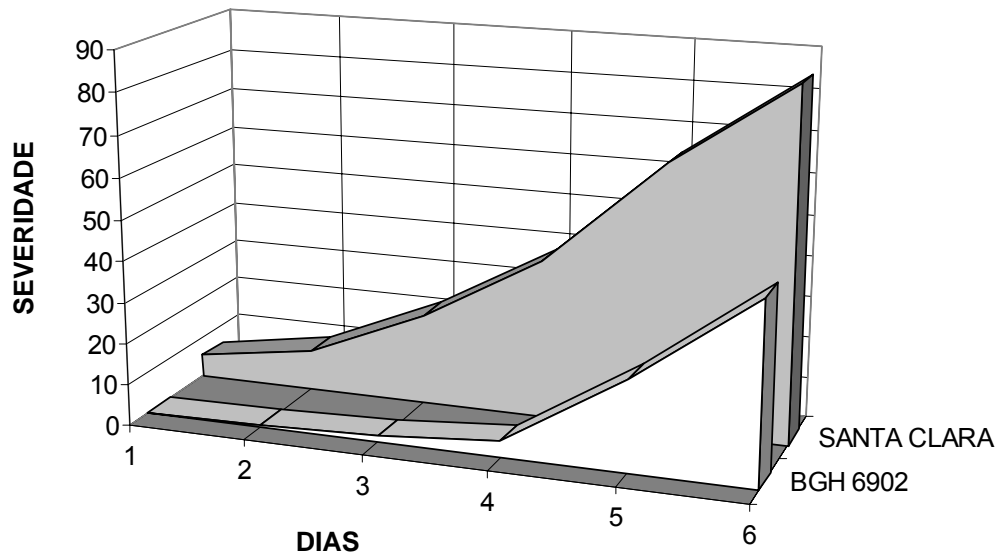


Figura 6. Valores médios de AACPD, ao longo dos dias de avaliação, para a cultivar ‘Santa Clara’, suscetível a *P. infestans*, e o acesso BGH6902, resistente.

#### 4.4.1.2. Estimativas das variâncias fenotípica, genéticas e ambientais

As estimativas de variâncias fenotípicas, tanto em nível de blocos ( $\hat{\sigma}_{Fb}^2$ ) como de experimento ( $\hat{\sigma}_{Fe}^2$ ), foram muito próximas, evidenciando baixa magnitude para o efeito de blocos e boa eficiência em termos de precisão experimental (Tabela 24). As estimativas de variância ambiental, tanto entre famílias ( $\hat{\sigma}_e^2$ ) como dentro delas ( $\hat{\sigma}_{ad}^2$ ), foram de igual magnitude, pois esta foi uma pressuposição estatística (Tabela 24).

A estimativa de variância genotípica entre famílias ( $\hat{\sigma}_g^2$ ) foi quase duas vezes maior do que a estimativa de variância genotípica dentro de famílias ( $\hat{\sigma}_{gd}^2$ ), e a estimativa de variância aditiva entre famílias também foi

superior à estimativa de variância aditiva dentro de famílias (Tabela 24). Este resultado era esperado, pois quanto mais se avança em um programa de melhoramento em nível de autofecundação, maior será a variabilidade entre famílias, em relação à variabilidade dentro de famílias. Com o aumento da endogamia verifica-se também que a variância genética aditiva entre famílias aumenta gradativamente enquanto a variância aditiva dentro de famílias é dissipada (RAMALHO et al., 2001)

Tabela 24. Estimativas das variâncias para AACPD avaliada em famílias F5 derivadas de cruzamento entre 'Santa Clara' x BGH6902

| Variâncias   | AACPD    |
|--|----------|
| Variância do efeito de bloco $\hat{\sigma}_b^2$                            | 219,25   |
| Variância genética entre famílias $\hat{\sigma}_g^2$                       | 5073,74  |
| Variância ambiental entre famílias $\hat{\sigma}_e^2$                      | 1288,62  |
| Variância fenotípica entre plantas dentro de famílias $\hat{\sigma}_d^2$   | 4248,99  |
| Variância genética entre plantas dentro de famílias $\hat{\sigma}_{gd}^2$  | 2960,36  |
| Variância ambiental entre plantas dentro de famílias $\hat{\sigma}_{ed}^2$ | 1288,62  |
| Variância fenotípica média $\hat{\sigma}_{Fm}^2$                           | 6182,22  |
| Variância fenotípica em nível de bloco $\hat{\sigma}_{Fb}^2$               | 10611,35 |
| Variância fenotípica em nível de experimento $\hat{\sigma}_{Fe}^2$         | 10830,60 |
| Variância genética aditiva entre famílias $\hat{\sigma}_{Ae}^2$            | 2648,98  |
| Variância genética aditiva dentro de famílias $\hat{\sigma}_{Ad}^2$        | 189,21   |
| Variância genética aditiva $\hat{\sigma}_A^2$                              | 1513,70  |
| Variância genética devido a dominância $\hat{\sigma}_D^2$                  | 22169,20 |

Observou-se que a estimativa de variância devido aos desvios de dominância ( $\hat{\sigma}_D^2$ ) é de maior magnitude que a estimativa de variância aditiva ( $\hat{\sigma}_A^2$ ), sendo a razão entre as duas de 14,65 (Tabela 24). Este fato pode ser prejudicial ao avanço do programa de melhoramento, pois a presença de

dominância, que é um fator perturbador, pode trazer problemas à seleção, uma vez que fenótipos superiores podem ser atribuídos a grupos com grande número de indivíduos geneticamente distintos, proporcionando progênes diferenciadas em razão de seus valores aditivos (CRUZ, 2005). No entanto, somente com o avanço de gerações isso poderá ser esclarecido.

#### 4.4.1.3. Estimativas dos coeficientes de variação e de herdabilidade

As estimativas dos coeficientes de variação experimental foram 22,08 para o experimento como um todo e 16,84 considerando-se a variância ambiental entre famílias (Tabela 25), podendo-se admitir a existência de boa precisão na obtenção e análise dos dados, permitindo, portanto, confiabilidade nos dados obtidos.

Tabela 25. Estimativas dos coeficientes de variação experimental, com relação a AACPD avaliada em famílias F5 derivadas de cruzamento entre 'Santa Clara' x BGH6902

| Coeficientes de variação  | AACPD |
|---|-------|
| Coeficiente de variação experimental do experimento $CV_{e1}$                                     | 22,08 |
| Coeficiente de variação experimental, considerando a variância ambiental entre famílias $CV_{e2}$ | 16,84 |
| Coeficiente de variação genética entre famílias $CV_{ge}$   | 33,41 |
| Coeficiente de variação genética dentro de famílias $CV_{gd}$                                     | 25,52 |
| Relação $CV_{ge}/CV_e$  | 1,98  |
| Relação $CV_{gd}/CV_e$  | 1,51  |

Nota-se que a estimativa do coeficiente de variação genética entre famílias é maior que a estimativa do coeficiente de variação genética dentro de famílias (Tabela 25), corroborando os resultados de variância anteriormente descritos, mostrando maior estimativa de variância entre famílias do que dentro de famílias (Tabela 24).

De acordo com VENCOVSKY (1987), resultados acima da unidade para relação coeficiente de variância genética entre famílias e o coeficiente de variação ambiental entre famílias (Tabela 25) indicam boas chances de ganhos com a aplicação de seleção entre famílias, sugerindo que esta característica é possível de ser trabalhada no melhoramento de tomate para resistência a *P. infestans*.

Admitindo a proporcionalidade dos efeitos ambientais entre e dentro de parcelas, tomou-se a relação entre coeficiente de variação genotípica dentro de famílias e o coeficiente de variação ambiental entre famílias, partindo-se da hipótese que valores iguais a 1 para esta relação indicam que a variância genética dentro de famílias é nula; logo, quanto maior for o valor, maior será a variância genética dentro e, conseqüentemente, maior será a eficiência da seleção dentro. Com base nesta relação, pode-se inferir que a seleção dentro de famílias F5 avaliadas para resistência a *P. infestans* provavelmente será baixa, devido à proximidade do valor de tal relação à unidade (Tabela 25), indicando baixa variação genética dentro das famílias.

A estimativa do coeficiente de herdabilidade entre médias de famílias foi superior àquela do coeficiente de herdabilidade dentro de famílias (Tabela 26). Este resultado também era esperado, devido à variância aditiva dentro de famílias ser bastante inferior àquela entre famílias. Segundo RAMALHO

et al. (2001) a seleção dentro de famílias só é justificada até a geração F5, a partir daí a variância aditiva dentro da planta é tão pequena que não compensa a seleção dentro. Sendo assim, podem-se selecionar plantas dentro de famílias desse experimento, que irão formar famílias nas próximas gerações e então, a partir daí, serão selecionadas como famílias.

As estimativas para as herdabilidades, em nível de blocos e de experimento, foram semelhantes, evidenciando a baixa contribuição do efeito de blocos para a variância fenotípica (Tabela 26). Este fato indica que não deve haver diferença para a seleção considerando a unidade de seleção, como sendo bloco ou experimento. No entanto, os valores de herdabilidade em nível de bloco e de experimento foram superiores àqueles considerando-se indivíduos dentro de famílias.

Tabela 26. Estimativas dos coeficientes de herdabilidade estimados para AACPD, avaliada em famílias F5 derivadas de cruzamento entre ‘Santa Clara’ x BGH6902

| Coeficientes de herdabilidade                                   | AACPD (%) |
|---|-----------|
| Herdabilidade em nível de médias de famílias $h_m^2$            | 42,85     |
| Herdabilidade em nível de indivíduos dentro de famílias $h_d^2$ | 4,45      |
| Herdabilidade em nível de indivíduos no bloco $h_b^2$           | 14,26     |
| Herdabilidade no experimento $h_e^2$                            | 13,98     |

#### 4.4.2. Seleção entre e dentro de famílias

Os ganhos por seleção foram obtidos para seleção entre médias de famílias, dentro de famílias e entre e dentro de famílias simultaneamente, pelo processo convencional. As intensidades de seleção foram de 20% entre famílias e 50% dentro de famílias. Foram selecionadas, no total, 44 plantas, resultando numa intensidade de seleção global de 8%.

A resposta à seleção entre famílias foi superior àquela esperada dentro de famílias (Tabela 27). No entanto os ganhos de seleção entre e dentro de famílias, no total, foram bem expressivos, alcançando o valor de -38,64 para severidade de doença medida na forma de AACPD, indicando boas perspectivas de sucesso na seleção de genótipos com resistência *P. infestans*.

Tabela 27. Respostas para AACPD esperadas a seleção convencional entre e dentro ( $RS_{ED}$ ) de famílias F5 de tomateiro, derivadas de cruzamento entre 'Santa Clara' x BGH6902, em intensidade de seleção de 20 e 50%, respectivamente

| Parâmetros                             | AACPD  |
|--|--------|
| ENTRE FAMILIAS                         |        |
| Média das famílias selecionadas        | 126,94 |
| Diferencial de seleção                 | -86,27 |
| Resposta à seleção                     | -36,97 |
| Resposta à seleção (%)                 | -17,34 |
| DENTRO DE FAMILIAS                     |        |
| Diferencial de seleção                 | -37,61 |
| Resposta à seleção                     | -1,67  |
| Resposta à seleção (%)                 | -0,78  |
| TOTAL (Entre + Dentro) = ( $RS_{ED}$ ) | -38,64 |
| %                                      | -18,12 |

Observa-se que através do método de seleção entre e dentro foram indicadas as famílias com as menores médias para AACPD, podendo ser consideradas transgressivas em relação ao genitor resistente BGH6902, cuja média foi 150,3 para a característica estudada (Tabela 30). Os genótipos escolhidos dentro das famílias foram os menos suscetíveis dentro da família em que se encontram, porém, comparando-se o valor individual das plantas selecionadas e o valor médio das famílias, verificou-se que três genótipos (Planta 2 do Bloco II da Família 9; Planta 3 do Bloco II da Família 29 e Planta 2 do Bloco I da Família 38) superaram, em AACPD, a média da própria família. A priori, dessas três, a última não deveria ser indicada para seleção, pois seu valor de AACPD supera o valor médio do genitor resistente BGH6902.

Tabela 30. Valores de AACPD das famílias e plantas selecionadas, nas melhores famílias F5, derivada do cruzamento 'Santa Clara' x BGH6902, adotando-se como critério a seleção entre e dentro

| Família<br>( $\bar{X}$ )       | Bloco I    |            |          |            |           | Bloco II       |            |            |            |            |
|--------------------------------|------------|------------|----------|------------|-----------|----------------|------------|------------|------------|------------|
|                                | Planta 1   | Planta 2   | Planta 3 | Planta 4   | Planta 5  | Planta 1       | Planta 2   | Planta 3   | Planta 4   | Planta 5   |
| <b>8 (128,44)</b> <sup>1</sup> | <b>75</b>  | <b>93</b>  | 148      | 135        | 111       | - <sup>2</sup> | 162        | <b>113</b> | <b>100</b> | 219        |
| <b>9 (102,30)</b>              | 78         | <b>35</b>  | 58       | 106        | <b>55</b> | <b>95</b>      | <b>116</b> | 146        | 147        | 187        |
| <b>11 (125,4)</b>              | 154        | <b>30</b>  | 209      | <b>140</b> | 159       | 133            | 136        | 102        | <b>87</b>  | <b>104</b> |
| <b>12 (143,0)</b>              | 221        | <b>111</b> | 172      | 193        | <b>85</b> | <b>73</b>      | <b>103</b> | 146        | 147        | 179        |
| <b>29 (120,67)</b>             | <b>102</b> | 111        | 119      | <b>73</b>  | 124       | <b>110</b>     | -          | <b>130</b> | 183        | 134        |
| <b>31 (107,9)</b>              | <b>44</b>  | <b>97</b>  | 171      | 164        | 156       | 159            | <b>74</b>  | 75         | <b>64</b>  | 75         |
| <b>32 (142,33)</b>             | <b>116</b> | <b>130</b> | 247      | 155        | -         | 148            | 108        | <b>70</b>  | <b>91</b>  | 216        |
| <b>35 (104,0)</b>              | 134        | 96         | 119      | <b>80</b>  | <b>78</b> | <b>61</b>      | 143        | 211        | <b>54</b>  | 64         |
| <b>36 (130,3)</b>              | <b>96</b>  | <b>85</b>  | 136      | 160        | 192       | 171            | <b>95</b>  | 141        | 162        | <b>65</b>  |
| <b>38 (147,56)</b>             | 222        | <b>220</b> | 221      | <b>60</b>  | -         | 208            | 91         | 201        | <b>74</b>  | <b>85</b>  |
| <b>42 (144,5)</b>              | <b>55</b>  | <b>136</b> | 206      | 153        | 150       | 160            | 184        | <b>125</b> | 143        | <b>133</b> |

<sup>1</sup>Valores em negrito identificam as plantas selecionadas pela seleção entre e dentro.

<sup>2</sup>o traço (-) indicam planta perdida no experimento

As plantas mais promissoras em relação à resistência a *P. infestans* poderão compor nova etapa do programa de melhoramento, onde, avançando-se mais duas ou três gerações será possível realizar uma nova avaliação da severidade de requeima e selecionar-se as melhores linhagens para iniciar a tentativa de incorporação da resistência em variedades cultivadas de tomateiro.

## 5. CONCLUSÕES

- a) A herança da resistência a *Phytophthora infestans*, derivada do cruzamento entre 'Santa Clara' e BGH6902, é quantitativa;
- b) Existe dominância no controle gênico da resistência a *Phytophthora infestans*;
- c) A herdabilidade da resistência a *Phytophthora infestans* no sentido restrito foi baixa, no entanto, houve possibilidade de selecionar indivíduos resistentes em gerações segregantes e obter ganhos genéticos satisfatórios;
- d) Pela análise de médias das características relativas a frutos, conclui-se que o uso do modelo genético aditivo-dominante é satisfatório para explicar o comportamento da média das gerações e a variabilidade aditiva é relativamente superior à atribuída aos desvios de dominância;

- e) A herdabilidade das características relativas a frutos no sentido amplo atingiu valores de 62,74%, 66,85% e 76,46%, para peso de frutos, comprimento de frutos e largura de frutos, respectivamente;
- f) As características peso de frutos, comprimento de frutos e largura de frutos apresentaram dominância parcial em direção ao genitor BGH6902;
- g) Quanto ao número de genes das características relativas a frutos, pode-se concluir que a herança é quantitativa;
- h) A característica pilosidade de fruto é de herança monogênica e segue o padrão de segregação 3:1, com dominância completa do alelo que condiciona a presença de pilosidade nos frutos;
- i) Não foram verificadas características relativas ao fruto que estão correlacionadas com a resistência a *Phytophthora infestans* neste estudo;
- j) Através da dispersão dos genótipos em gráfico bidimensional foi possível visualizar o comportamento das seis populações estudadas com relação à variabilidade quanto às características avaliadas.
- k) Foi encontrada resistência a *Phytophthora infestans* em indivíduos de famílias F5 em níveis superiores à média do genitor resistente BGH6902;

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLARD, R.W. **Princípios de melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971. 381p.
- ALVARENGA, M.A.R. Cultivares. In: ALVARENGA, M.A.R. (Ed.) **Tomate: produção em campo, em casa-de-vegetação e em hidroponia**. Lavras: Ed. UFLA, p.37-60. 2004.
- ARAGÃO, F.A.S. **Introgessão da resistência à septoriose (*Septoria lycopersici* Speg.) em tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.) por meio de cruzamentos com *L. peruvianum* L.** Viçosa, MG: UFV, 1999. 83p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- BORÉM, A.; MIRANDA, G.V. **Melhoramento de Plantas**. 4.ed. Viçosa: UFV, 2005. 525p.
- BROMMONSCHENKEL, S.H. **Patogenicidade, compatibilidade, citogenética e padrões isoenzimáticos de isolados de *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary do Brasil**. Viçosa: UFV, 1988. 82p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia).

- 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.
- CARVALHO, L.P. **Divergência genética e análise dialélica em *Gossypium hirsutum* L. var. *latifolium* Hutch.** Viçosa, MG: UFV, 1993. 203p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- CHUNWONGSE, J.; CHUNWONGSE, C.; BLACK, L. HANSON, P. Mapping of the *Ph-3* gene for late blight from *L. pimpinellifolium* L3708. **Report of Tomato Genetics Cooperative**, v.48, p.963-971.1998.
- CONOVER, R.A.; WALTER, J.M. The occurrence of a virulent race of *Phytophthora infestans* on late blight resistant tomato stocks. **Phytopathology**, v.43, p.344-345. 1953.
- COSTA, C.P. **Melhoramento de Hortaliças.** Universidade de São Paulo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Piracicaba. (Apostila), 1977.
- CRUZ, C.D. **Princípios de genética quantitativa.** Viçosa: UFV, 2005. 394p.
- CRUZ, C.D. **Aplicação de algumas técnicas multivariadas no melhoramento de plantas.** Piracicaba: ESALQ, 1990. 188p. Tese (Doutorado em Agronomia).
- CRUZ, C.D. **Programa Genes: versão Windows; aplicativo computacional em genética e estatística.** Viçosa: UFV, 2001. 648p.
- CRUZ, C.D.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético vol.2.** Viçosa: UFV, 2003. 585p.

- CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3.ed. Viçosa: Ed. UFV, 2004, 480p.
- DEAN, C.A.; COTTERILL, P.P.; CAMERON, J.N. Genetic parameters and gains expected from multiple trait selection of radiate pine in Eastern Victoria. Melbourne: **Australian Forest Research**, v.13, p.217-278, 1983.
- ELDRIDGE, K.; DAVIDSON, J.; HARDWOOD, C. **Eucalypt domestication and breeding**. Oxford: Claderon Press, 1993. 288p.
- FALCONER, D.S. E MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. London: Longman, 1996. 464p.
- FERRÃO, R.G. **Biometria aplicada ao melhoramento genético do café conilon**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 256p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento).
- FNP. **Agriannual** 2005. São Paulo: Editora Argos Comunicação. 2005.
- FONTES, P.C.R. **Olericultura: teoria e prática**. Viçosa, MG. 2005. 486p.
- FONTES, P.C.R.; SILVA, D.J.H. **Produção de tomate de mesa**. Viçosa, MG: Aprenda Fácil, 2002. 196p.
- FRARY, A.; GRAHAM, E.; JACOBS, J.; CHETALAT, R.T.; TANKSLEY, S.D. Identification of QTL for late blight resistance from *L. pimpinellifolium* L3708. **Report Tomato Genetics Cooperative**, v.48, p.19-21. 1998.
- GALLEGLY, M.E. Physiologic races of the tomato late blight fungus. **Phytopathology**, v.42, p.461-462. 1952.
- GALLEGLY, M.E.; MARVEL, M.E. Inheritance of resistance to tomato race 0 of *Phytophthora infestans*. **Phytopathology**, v.45, p.103-109. 1955.

- GIORDANO, L.B.; ARAGÃO, F.A.S.; BOITEUX, L.S. Melhoramento genético do tomateiro In: **Informe Agropecuário: Tomate para Mesa**. v.24, n.219. p.43-57. 2003.
- GONÇALVES-VIDIGAL, M.C; POLETINE, J.P. Resistência às doenças. In: DESTRO, D.; MONTALVÁN, R. (Eds.) **Melhoramento genético de plantas**. Londrina: Ed. UEL, p.425-466. 1999.
- GOODWIN, S.B.; SPIELMAN, L.J.; MATUSZAK, J.M.; BERGERON, S.N.; FRY, W.E. Clonal diversity and genetic differentiation of *Phytophthora infestans* populations in Northern and Central Mexico. **Phytopathology**, v.82, p.955-961. 1992.
- GUIMARÃES, L.M.S. **Introgessão de resistência a tospovírus no tomateiro cultivado por meio de cruzamentos interespecíficos**. Viçosa: UFV. 2002. 62p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- HALLAUER, A.R.; MIRANDA FILHO, J.B. **Quantitative genetics in maize breeding**. Ames: Iowa State University Press, 1981. 468p.
- JONES, J.B.; JONES, J.P.; STALL, R.E.; ZITTER, T.A. **Compendium of Tomato Disease**. APS Press. 1991. 73p.
- JONES, D.A.; BALINT-KURTI, P.J; DICKINSON, M.J.; DIXON, M.S.; JONES, J.D.G. Locations of genes for resistance to *Cladosporium fulvum* on the classical and RFLP maps of tomato. **Report of Tomato Genetic Cooperative**, v.42, p.19-22. 1992.

- KIM, M.J.; MUTSCHLER, M. Differential response of resistant lines derived from the *L. pimpinellifolium* accession L3708 and *L. hirsutum* accession LA 1033 against different isolates of *Phytophthora infestans* in detached leaf lab assays. **Report of Tomato Genetic Cooperative**, v.50, p.23-25. 2000.
- LATERROT, H. Disease resistance in tomato: practical situation. **Acta Physiologiae Plantarum**, v.22, n.3, p.328-331. 2000.
- LATERROT, H. Disease resistance in tomato: present situation and hopes. In: **World Conference on Horticultural Research**, 17-20 june, 1998, Rome, Italy. Disponível em: <<http://www.agrsci.unibo.it/wchr/wc2/laterrot.html>> Acesso em: 02 jun. 2005.
- LATERROT, H.; MORETTI, A. *Pseudomonas tomato* resistance in *Lycopersicon hirsutum* without Fenthion necrosis. **Report Tomato Genetics Cooperative**, v.42, p.26.1992.
- LEGARD, D.E.; LEE, T.Y.; FRY, W.E. Pathogenic specialization in *Phytophthora infestans*: aggressiveness on tomato. **Phytopathology**, v.85, p.1356-1361. 1998.
- LOPES, C.A.; REIS, A.; ÁVILA, A.C. Principais doenças do tomate para mesa causadas por fungos, bactérias e vírus. In: **Informe Agropecuário: Tomate para Mesa**. v.24, n.219. p.66-78. 2003.
- MATHER, F.R.S.; JINKS, J.L. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242p.

- MELO, P.C.T.; VILELA, N.J. Desafios e perspectivas para a cadeia brasileira do tomate para processamento industrial. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v.23, n.1, p.154-157. 2005.
- MIZUBUTI, E.S.G. Requeima ou mela da batata e do tomate. In: LUZ, E.D.M.N.; SANTOS, A.F.; MATSUOKA, K.; BEZERRA, J.L. **Doenças causadas por Phytophthora no Brasil**. Ed. Rural. Campinas, SP. p.100-174. 2001.
- MIZUBUTI, E.S.G. Custo da requeima. **Cultivar – Hortaliças e Frutas** Jun/Jul2005, n.32 p.23-26. 2005.
- MOREAU, P.; THOQUET P.; OLIVIER, J.; LATERROT, H.; GRIMSLEY, N. Genetic mapping of *Ph-2*, a single locus controlling partial resistance to *Phytophthora infestans*. **Molecular Plant Microbe Interactions**, v.11, p.259-269. 1998.
- NAPOLEÃO, B.A. Tomate para mesa requer qualidade. In: **Informe Agropecuário: Tomate para Mesa**. v.24, n.219. p.5. 2003.
- NASH, A.F.; GARDNER, R.G. Heritability of tomato early blight resistance derived from *Lycopersicon hirsutum* P.I.126445. **Journal of American Society of Horticultural Science**, v.113, n.3, p.264-268. 1988.
- NETO, A.F.L.; SILVEIRA, M.A.; SOUZA, R.M.; NOGUEIRA, S.R.; ANDRÉ, C.M.G. Inheritance of bacterial wilt resistance in tomato plants cropped in naturally infested soils of the state of Tocantins. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.2, n.1, p.25-32. 2002.
- NUTTER, JR.F.W. Disease severity assessment training. In: FRANCL, L.J.; NEHER, D.A. (Eds.) **Exercises in plant disease epidemiology**. St. Paul, The American Phytopathological Society Press, 1997. p.1-7.

- OLIVEIRA, E.J. **Análise multivariada no estudo da divergência genética entre cultivares de feijão** (*Phaseolus vulgaris* L.). Viçosa: UFV. 1989. 91p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- OYARZUN, P.J.; POZO, A.; ORDÓÑEZ, M.E.; DOUCETT, K.; FORBES, G.A. Host specificity of *Phytophthora infestans* on tomato and potato in Ecuador. **Phytopathology**, v.88, p.265-271. 1998.
- PEREIRA, A.S.; FORTES, J.F. Germoplasma de tomate com resistência horizontal à requeima. **Horticultura Brasileira**, v.2, n.2, p.37-38. 1984.
- PICÓ, B.; HERRAIZ, J.; RUIZ, J.J.; NUEZ, F. Widening the genetic basis of virus resistance in tomato. **Scientia Horticulturae**, n.94, p.73-89. 2002
- RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia: UFG. 1993. 271p.
- RAMALHO, M.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P. **Genética na agropecuária**. 2.ed. Lavras: ed. UFLA, 2000. 472p.
- RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; SANTOS, J.B. Melhoramento de espécies autógamas. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. (Eds.) **Recursos Genéticos e Melhoramento – Plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, 2001. p.201-230.

- REIS, A.; SUASSUNA, N. D.; ALFENAS, A. C.; MIZUBUTI, E. S. G. Monitoramento da população de *Phytophthora infestans* da Zona da Mata de Minas Gerais, de 1998 a 2000. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília-DF, v. 27, n. 06, p. 614-620, 2002.
- REIS, A.; SMART, C.D.; FRY, W. E.; MAFFIA, L.A.; MIZUBUTI, E.S.G. Characterization of *Phytophthora infestans* isolates from Southern and Southeast Brazil from 1998 to 2000. **Plant Disease**, St. Paul, v. 87, n. 8, p. 896-900, 2003.
- RESENDE, M.D.V. de **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília, DF: EMBRAPA Informação Tecnológica, 2002. 975p.
- RICHARDS, M.D.; BARRAT, R.W. A partial survey of the genus *Lycopersicon* for resistance to *Phytophthora infestans*. **Plant Disease Report**, v.30, p.16-20. 1946.
- SAVAGE, E.J.; CLAYTON, C.W.; HUNTER, J.H.; BRENNEMAN, J.A.; LAVOLA, C.; GALLEGLY, M.E. Homothallism, heterothalism and interespecific hybridization in the genus *Phytophthora*. **Phytopathology**, v.58, p.1004-1021. 1968.
- SCHUELTER, A.R. **Análise isozimática, dialélica e diversidade genética em pimenta silvestre (*Capsicum flexuosum* Sendt.)**. Viçosa, MG: UFV, 1996. 80p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- SCHUSTER, I.; CRUZ, C.D. **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**. Viçosa, MG: UFV, 2004. 568p.

- SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R.C.; REIS, M.S. Melhoramento da soja. In: BOREM, A. (Ed.) **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV. p.488-533. 1999.
- SHARNER, G.; FINNEY, R.E. The effect of nitrogen fertilization on the expression of slow-mildewing resistance in Knox wheat. **Phytopathology** v.67, p.1051-1056. 1977.
- SILVA, D.J.H. **Hibridação de *Lycopersicon esculentum* com *L. hirsutum* e *L. peruvianum*, por meio de técnicas *in vitro* e em casa de vegetação**. Viçosa, MG: UFV, 1992. 80p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento).
- SILVA, D.J.H.; MOURA, M.C.C.L.; CASALI, V.W.D. Recursos genéticos do banco de germoplasma de hortaliças da UFV: histórico e expedições de coleta. **Horticultura Brasileira**, v.19, n.2, p.108-114. 2001.
- SILVA, M. de A. **Melhoramento animal** (métodos de seleção). Viçosa, MG: UFV, Imprensa Universitária, 1982. 51p.
- SILVEIRA, M.A.; MALUF, W.R. Genetic control of morphological traits in tomato fruits. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.2, n.1, p.17-24. 2002.
- STEEL, R.G.D.; TORRIE, J.H.; DICKEY, D.A. **Principles and procedures of statistics: a biometrical approach**. 3a.Ed. New York: McGraw-Hill, 1997. 666p.
- STOMMEL, J.R. Selection influences heritability estimates and variance components for anthracnose resistance in populations derived from an intraspecific cross of tomato. **Journal of American Society Horticultural Science**. v.126, n.4, p.468-473. 2001.

- STOMMEL, J.R.; HAYNES, K.G. Inheritance of resistance to anthracnose caused by *Colletotrichum coccodes* in tomato. **Journal of American Society Horticultural Science**. v.123, n.5, p.832-836. 1998.
- 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, 2004.
- TAVARES, C.A.M. Ataque dos vírus. **Cultivar – Hortaliças e Frutas**. Dez2002/Jan 2003, p. 26-29, 2003.
- TOOLEY, P.W.; SWEIGARD, J.A.; FRY, W.E. Fitness and virulence of *Phytophthora infestans* isolates from sexual and asexual populations. **Phytopathology**, v.76 p.1209-1212. 1986.
- VAN DER BEEK, J.G.; PET, G.; LINDHOUT, P. Resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*) in *Lycopersicon hirsutum* is controlled by an incompletely-dominant gene *OI-1* on chromosome 6. **Theoretical Applied Genetics**, v.89, p.467-473. 1994.
- VENCOVSKY, R. Herança quantitativa. In: PATERNIANI, E.; VIEGAS, G.P. (Eds.). **Melhoramento e produção do milho**. 2.ed. Campinas: Fundação Cargill, v.1, cap.5, p.137-214. 1987.
- VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto: Revista Brasileira de Genética. 1992. 462p.

YORINORI, J.T.; KIIHL, R.A.S. Melhoramento de plantas visando resistência a doenças. In: NASS, L.L.; VALOIS, A.C.C.; MELO, I.S.; VALADARES-INGLIS, M.C. (Eds.) **Recursos Genéticos e Melhoramento – Plantas**. Rondonópolis: Fundação MT, p.715-736. 2001.