

GISELE RODRIGUES MOREIRA

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA POR ANTIXENOSE DE
Lycopersicon pennellii (LA 716) E *L. hirsutum* f. *typicum*
(LA 1777) A *Tuta absoluta***

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
2006

GISELE RODRIGUES MOREIRA

**HERANÇA DA RESISTÊNCIA POR ANTIXENOSE DE
Lycopersicon pennellii (LA 716) E *L. hirsutum* f. *typicum*
(LA 1777) A *Tuta absoluta***

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: 16 de fevereiro de 2006

Prof. Marcelo Coutinho Picanço
(Conselheiro)

Prof. Pedro Crescêncio Souza Carneiro
(Conselheiro)

Prof. Tocio Sedyama

Dr^a Cleide Maria Ferreira Pinto

Prof. Derly José Henriques da Silva
(Orientador)

Dedico

A Deus

À minha mãe (*in memoriam*)

Ao meu pai

**“Quanto mais acredito na ciência, mais
acredito em Deus. O universo é
inexplicável sem Deus”.**

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

A Deus, meu maior amigo e confidente. Obrigada por tudo, especialmente pelo conforto, ajuda e luz durante o percurso deste e de tantos outros caminhos.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de realização do curso e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão do apoio financeiro.

Aos professores do programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento, em especial Derly José Henriques da Silva pela orientação e paciência, e Pedro Crescêncio de Souza Carneiro e Marcelo Coutinho Picanço pelo aconselhamento.

À pesquisadora Cleide Maria Ferreira Pinto (carinhosamente chamada de “mami”) por ter participado da banca de defesa de tese, mas também pela especial amizade, carinho, atenção, confiança, etc, etc e etc! E ainda pelo valioso incentivo profissional.

Ao professor Tocio Sedyama por ter participado da banca de defesa de tese.

Às secretárias do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento, “Ritinha” e Conceição.

Aos estagiários que me ajudaram durante parte da condução dos experimentos, Bernardo I, Julian, Luciana, Walderi, Bernardo II e Alexandre,

e aos fiéis escudeiros que participaram de todo o experimento, trabalhando muuuuuuuuuuuuuito, Aline, Natália e Gustavo. Em especial agradeço à Aline e Natália pela paciência nos meus momentos estresses e, acima de tudo dedicação, por nunca terem se mostrado o “sexo frágil”. Agradeço também à Aline pela amizade e companheirismo durante os três anos de convívio em república.

Aos funcionários da Horta de Pesquisa da UFV, indispensáveis à condução dos experimentos, em especial ao Zé Maria pelo empenho nos trabalhos.

Ao Laércio pela ajuda na criação dos insetos da praga.

À Fernandinha (Taruíra) pela amizade e boa convivência em república, apesar do pouco tempo.

Ao Christtianno pela amizade, carinho, e por ser esse cozinheiro de mão cheia, proporcionando a nós almoços de domingo maravilhosos e muito divertidos.

Aos “eternamente vizinhos” Leandro, Rafael, Igor, Bruno e Páblisson pela amizade.

À minha amiga Virgínia, companheirona de república, de farras, e de momentos tumultuados, com a qual aprendi muito e descobri o quanto ainda posso aprender sobre o significado da palavra “amizade”.

À minha amiga Adriana Cheavegatti pelo carinho, apoio e incentivo mesmo à distância.

À Márcia Cândido, Stella e Ivaneide pela amizade.

Aos companheiros do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento, Leonarda, Leandro, Tatiana, Giselda, Isane, Márcia e Fábio pela amizade.

Aos companheiros do NEO (Núcleo de Estudos em Olericultura).

Ao Fabiano que vivenciou comigo maior parte das alegrias e tristezas da minha vida acadêmica desde a graduação.

Ao meu pai (minha vida!) pelo apoio, incentivo na conquista desse título e, especialmente pelo orgulho que demonstra ter por mim em todos os

momentos e com todas as pessoas (me deixando às vezes até sem graça), o que me incentiva a batalhar sempre mais.

À Zezé, esposa do meu pai, pela paciência, preocupação e por ter sido a pessoa escolhida por Deus para me dar esses irmãos que tanto amo, Livia e Daniel.

Ao meu irmão mais velho, Ricardo, a quem amo.

À minha avó (Dona Lili), pessoa que amo muuuuuuito, e que sempre torceu por mim. Até quando pôde, ainda cuidou da “netinha querida”, e agora, infelizmente doente, ainda espera que eu volte pra perto dela...

À minha “ex” companheira de república em Alegre (ES), Rosinha, pelo carinho e amizade, mesmo à distância, e a todas as outras “ex” colegas de república em Alegre e Viçosa, quando não pela amizade, mas pelo aprendizado que adquiri em todos os momentos.

Aos professores do curso de Agronomia da Universidade Federal do Espírito Santo, em especial Augusto César Soares Leite e Afrânio Ferreira da Silva por terem sido o ponto de partida do meu direcionamento para a genética e melhoramento, e Rosembergue Bragança, pelo apoio no início dessa caminhada na pós-graduação.

Ao Alan, que demonstrou segurança e estabilidade emocional nos momentos difíceis e decisivos, especialmente após a defesa de tese. Agradeço por ser esse companheiro maravilhoso que me respeita, me incentiva, me ajuda e, acima de tudo, me aceita como sou. Pelo carinho, atenção, compreensão, dedicação, e, mais do que nunca, pela paciência em “me esperar”. Ainda agradeço por todo o amor dedicado a mim e que a cada dia se preocupa em me fazer sentir.

A todas as pessoas que fizeram parte da minha vida e que não citei o nome, mas contribuíram para a minha formação profissional, intelectual, e porque não emocional, durante o período que cursei o doutorado.

BIOGRAFIA

Gisele Rodrigues Moreira, filha de Edenir Rodrigues Moreira (*in memoriam*) e Nilo Campos Moreira, nasceu em Colatina, no Estado do Espírito Santo em 11 de janeiro de 1977.

Em março de 1995, iniciou o curso de Agronomia na Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) em Alegre, concluindo-o em janeiro de 2000.

De março de 2000 a março de 2002, fez o programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, em nível de mestrado, na área de melhoramento vegetal, na Universidade Federal de Viçosa (UFV).

Em março de 2002, iniciou o doutorado em Genética e Melhoramento na UFV, submetendo-se à defesa de tese em fevereiro de 2006.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO.....	ix
ABSTRACT.....	xi
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2. 1. O gênero <i>Lycopersicon</i>	5
2. 2. Melhoramento de plantas visando resistência às pragas.....	7
2. 3. Resistência de plantas de tomate à traça-do-tomateiro.....	10
2. 4. Análise genética das variâncias e médias das gerações.....	17
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	22
3. 1. Obtenção das populações segregantes.....	22
3. 2. Obtenção da população mista da traça-do-tomateiro.....	23
3. 3. Delineamento experimental e infestação das plantas.....	24
3. 4. Análises genético-estatísticas.....	27
3. 4. 1. Estudo genético das variâncias das gerações.....	27
3. 4. 2. Estudo genético das médias das gerações.....	28
3. 4. 3. Estudo da relação entre caracteres.....	32
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	33
4. 1. Herança da resistência por antixenose de <i>L. pennellii</i> (LA 716) a <i>Tuta absoluta</i> em cruzamento com <i>L. esculentum</i> cv.	

Santa Clara.....	34
4. 1. 1. Estudo genético das variâncias das gerações.....	34
4. 1. 2. Estudo genético das médias das gerações.....	40
4. 1. 3. Estudo da relação entre caracteres.....	52
4. 2. Herança da resistência por antixenose de <i>L. hirsutum</i> f. <i>typicum</i> (LA 1777) a <i>Tuta absoluta</i> em cruzamento com <i>L. esculentum</i> cv. IPA-5.....	54
4. 2. 1. Estudo genético das variâncias das gerações.....	54
4. 2. 2. Estudo genético das médias das gerações.....	59
4. 2. 3. Estudo da relação entre caracteres.....	69
5. CONCLUSÕES.....	71
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	73

RESUMO

MOREIRA, Gisele Rodrigues, D. S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2006. **Herança da resistência por antixenose de *Lycopersicon pennellii* (LA 716) e *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777) a *Tuta absoluta*.** Orientador: Derly José Henriques da Silva. Conselheiros: Marcelo Coutinho Picanço e Pedro Crescêncio Souza Carneiro.

Com o objetivo de estudar a herança de caracteres de resistência do tipo antixenose à traça-do-tomateiro, foram avaliadas populações F₂ e de retrocruzamento, bem como gerações parentais, em cruzamentos interespecíficos envolvendo *L. esculentum* cv. Santa Clara x *L. pennellii* (LA 716) e *L. esculentum* cv. IPA-5 x *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777). Os caracteres avaliados foram número de ovos/folha, número de minas pequenas, número de minas grandes e número total de minas. Na infestação foi utilizada subcoleção da traça-do-tomateiro, obtida a partir da mistura das populações provenientes de Uberlândia (MG) e Santa Teresa (ES). O estudo de herança foi realizado por meio das análises das variâncias e das médias (modelo completo e aditivo-dominante). Foram estimadas as correlações de Pearson entre os caracteres de resistência. A menor preferência por oviposição e alimentação caracteriza resistência do tipo antixenose em LA 716 e LA 1777. Tanto o modelo completo quanto o aditivo-dominante são apropriados ao estudo dos dados do número de minas pequenas e número total de minas no cruzamento 'Santa Clara' x LA 716, e do número de minas grandes no

cruzamento 'IPA-5' x LA 1777. Há dominância parcial para maior número de ovos/folha, e maiores números de minas pequenas, grandes e totais no cruzamento envolvendo 'Santa Clara' x LA 716. Há dominância parcial para menor número de ovos/folha e maior número de minas grandes, e sobredominância no sentido de maior número de minas pequenas e totais no cruzamento envolvendo 'IPA-5' e LA 1777. O efeito aditivo é importante na determinação dos caracteres de resistência, em populações oriundas do cruzamento 'Santa Clara' x LA 716. Os efeitos de dominância e devido às interações epistáticas são importantes na determinação dos caracteres de resistência em populações oriundas do cruzamento 'IPA'-5 x LA 1777. A seleção para menor número de ovos/folha em plantas é importante como critério de seleção de plantas para resistência à traça-do-tomateiro em populações derivadas dos cruzamentos 'Santa Clara' x LA 716 e 'IPA-5' x LA 1777. O número total de minas, como caráter de resistência à traça-do-tomateiro é importante em programas de melhoramento que visam variedade resistente a partir de cruzamentos envolvendo 'Santa Clara' x LA 716.

ABSTRACT

MOREIRA, Gisele Rodrigues, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February 2006. **Inheritance of antixenosis resistance of *Lycopersicon pennellii* (LA 716) and *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777) to *Tuta absoluta*.** Adviser: Derly José Henriques da Silva. Committee members: Marcelo Coutinho Picanço and Pedro Crescêncio Souza Carneiro.

Aiming to study inheritance of resistance characters to *Tuta absoluta* populations F₂ and backcrosses and parental generations were evaluated on crossings involving *L. esculentum* cv. Santa Clara x *L. pennellii* (LA 716) and *L. esculentum* cv. IPA-5 x *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777). The characters number of eggs/leaf, number of small mines, number of big mines and total mines number were evaluated. Sub-collection of the tomato leaf miner that was obtained through the mixture of populations from the Uberlândia (MG) and Santa Teresa (ES) was used in the infestation. The study of inheritance of resistance characters was accomplished by means of variances and averages analysis (complete and additive-dominant model). Correlations of Pearson among characters were evaluated. LA 716 and LA 1777 show antixenosis to tomato leaf miner. Complete and additive-dominant models prove to be appropriate for the analysis of the results of number of small mines and total mines number in 'Santa Clara' x LA 716, and of the number of big mines in 'IPA-5' x LA 1777. There is partial dominance for higher number of eggs/leaf, number of small mines, number of big mines and total mines

number in crossing involving 'Santa Clara' x LA 716. There is partial dominance for smaller number of eggs/leaf and for higher number of big mines and overdominance for higher number of small mines and total mines number in crossing involving 'IPA-5' and LA 1777. The additive effect is important in the determination of resistance characters on populations from the crossing 'Santa Clara' x LA 716. Dominance and epistatic effects are important in the determination of resistance characters in populations from the crossing 'IPA-5' x LA 1777. The selection for smaller number of eggs/leaf on plants is important as technique of selection for resistance to tomato leaf miner in populations that are derived of crossings 'Santa Clara' x LA 716 and 'IPA-5' x LA 1777. The total mines number as resistance character to tomato leaf miner is important in breeding programs that aim resistant variety on crossings involving 'Santa Clara' x LA 716.

1. INTRODUÇÃO

O tomateiro destaca-se como uma das hortaliças mais cultivadas mundialmente, superada apenas pela batata. Segundo dados do AGRIANUAL (2006) os maiores produtores mundiais são China, EUA e Turquia, com produção de 30.142.040, 12.766.000 e 8.000.000 toneladas, respectivamente. O Brasil ocupa a nona posição, correspondendo a cerca de 3% da produção mundial. A área cultivada com tomate no Brasil é de 57.640 hectares, sendo o maior produtor da América Latina, com 3.419.664 toneladas. As maiores produções estão nos estados de Goiás, São Paulo e Minas Gerais, com 772.600, 690.290 e 642.248 toneladas, respectivamente. O Brasil destaca-se em termos de produtividade, com cerca de 59 toneladas por hectare, em comparação ao rendimento médio dos oito primeiros países produtores, de aproximadamente 27 toneladas por hectare.

Maior parte das produções brasileira e chinesa é destinada ao consumo “in natura” (62 e 95%, respectivamente) em sanduíches, saladas, etc, enquanto apenas 21% da produção americana é destinada a este fim, sendo o restante processado pelas indústrias de alimento (Fontes & Silva, 2002) para produção de ketchup, suco, pasta, purê e molho.

O plantio de tomate no Brasil pode ser realizado durante o ano todo, sendo as menores produtividades e os maiores preços obtidos nos períodos mais quentes do ano. Estas variações são devidas, basicamente, à ocorrência

de doenças e insetos-praga que causam grandes perdas e oneram os custos de produção (Kurozawa & Pavan, 1997; Picanço *et al.*, 2004).

No contexto das pragas, a traça-do-tomateiro, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) tem sido de grande importância em praticamente toda região onde se cultiva o tomate. Os danos são caracterizados por galerias produzidas pelas lagartas nas gemas, nos brotos terminais, nas flores, na inserção dos ramos e frutos e, principalmente, nas folhas. Os sintomas são quedas de botões florais, flores e frutos atacados, maturação precoce e deterioração dos frutos, chegando a perdas de até 100% na produção (Souza & Reis, 2000).

A traça-do-tomateiro é considerada praga-chave do tomateiro não somente pela intensidade que ocorre e pelos prejuízos causados, mas também pela dificuldade de controle. O principal método de controle é a aplicação de inseticidas, entretanto, com o uso freqüente tem-se constatado o surgimento de populações da praga resistentes aos produtos utilizados (Siqueira *et al.*, 2000 a; b, 2001), redução da população de inimigos naturais (Melo & Campos, 2000) e contaminação do meio ambiente (Moreira & Oliveira, 1997).

De modo a minimizar os problemas advindos do controle químico e manter as populações da praga abaixo do nível de dano econômico, tem-se utilizado o Manejo Integrado de pragas (MIP), com destaque para o método de Resistência de Plantas. O desenvolvimento de variedades resistentes não provoca danos ao meio ambiente, não implica em ônus adicional ao agricultor e é de fácil utilização, em razão de não interferir nas demais práticas culturais e de normalmente ser compatível com outros métodos de controle (Lara, 1991).

Vários programas de melhoramento vêm sendo desenvolvidos com o objetivo de obter variedade de tomateiro resistente à traça-do-tomateiro. Tal resistência tem sido constatada basicamente em espécies silvestres, sendo necessária, portanto, a transferência desta para o tomateiro cultivado.

Dentre as espécies silvestres pertencentes ao gênero *Lycopersicon*, têm se

destacado como fontes de resistência às pragas *L. hirsutum* f. *glabratum* (PI 134417) (Heinz & Zalom, 1995; Moreira *et al.*, 1996; Maluf *et al.*, 1997; Gonçalves *et al.*, 1998; Gray *et al.*, 1999; Leite *et al.*, 1999; Aragão *et al.*, 2002), *L. hirsutum* f. *hirsutum* (PI 127826) (Freitas *et al.*, 1998; Toscano & Boiça Jr., 1999; Maluf *et al.*, 2001; Freitas *et al.*, 2002; Azevedo *et al.*, 2003), *L. hirsutum* f. *typicum* (PI 126445, LA 1777 e LA 2329) (Eigenbrode *et al.*, 1994, 1996; Ecole *et al.*, 1999; Ecole *et al.*, 2000) e *L. pennellii* (LA 716) (Hawthorn *et al.*, 1992; Liedl *et al.*, 1995; Heinz & Zalom, 1995; Hartmann & St Clair, 1998; Resende *et al.*, 2002, Pereira, 2005; Resende *et al.*, 2006), cujos mecanismos de resistência envolvidos são basicamente a antibiose e a antixenose, os quais promovem, respectivamente, efeitos negativos na biologia e comportamento do inseto.

Apesar da detecção de importantes fontes de resistência às pragas, especialmente à traça-do-tomateiro (Freitas *et al.*, 1998; Gray *et al.*, 1999; Leite *et al.*, 1999; Toscano & Boiça Jr., 1999; Ecole *et al.*, 1999; Freitas *et al.*, 2002), os programas de melhoramento que visam incorporar tal resistência no tomateiro cultivado têm obtido sucesso limitado. À medida que se selecionam plantas com melhores características agrônômicas tem-se verificado perda gradual do nível de resistência. Tal fato pode ser atribuído a fatores como necessidade de maior entendimento da genética da resistência, interações entre as causas da resistência e dificuldade na transferência das características de resistência das espécies silvestres para a cultivada (Farrar & Kennedy, 1991).

A dificuldade na transferência das características de resistência à traça-do-tomateiro das espécies silvestres para o tomateiro cultivado pode ser reduzida a partir da identificação de genitores e de combinações híbridas promissoras em programas de melhoramento que visam aumentar a resistência a esta praga. Neste âmbito, Suinaga *et al.* (2004) identificou os acessos LA 716 de *L. pennellii* e LA 1777 de *L. hirsutum* f. *typicum* como importantes genitores a serem utilizados em programas de melhoramento que visam incorporar resistência a *T. absoluta* no tomateiro cultivado. Estes autores também identificaram as combinações 'Santa Clara' x LA 716 e 'IPA-

5' x LA 1777 com alto potencial de gerar híbridos superiores.

A resistência do acesso LA 716 de *L. pennellii* às pragas tem sido atribuída à presença de tricomas glandulares tipo IV e fitoquímicos viscosos, denominados acilaçúcares, secretados por eles, os quais conferem efeito deterrente na oviposição e alimentação dos insetos (Berlinger *et al.*, 1997). Até o momento, os estudos realizados não demonstram consenso sobre o tipo de herança dos tricomas glandulares tipo IV e teor de acilaçúcares, se monogênica ou poligênica (Lemke & Mutscheler, 1984; Mutscheler *et al.*, 1996; Resende *et al.*, 2002), havendo necessidade de mais estudos envolvendo estes caracteres, bem como estudos sobre outros caracteres relacionados com a resistência deste acesso à traça-do-tomateiro, de modo a facilitar a introgressão dessa característica no tomateiro cultivado.

A resistência do acesso LA 1777 de *L. hirsutum* f. *typicum* às pragas tem sido atribuída à presença de sesquiterpenos nos exudatos foliares (Eigenbrode *et al.*, 1993; Ecole *et al.*, 1999; 2000). De acordo com Ecole *et al.* (2000) os mecanismos de antibiose e antixenose estão envolvidos nesta resistência.

Freitas *et al* (2002), avaliando populações oriundas do cruzamento de *L. esculentum* `TOM-556` x PI 127826, constataram que a herança do teor do sesquiterpeno-zingibereno é monogênica com dominância parcial no sentido de menor teor e ausência de efeitos epistáticos. Estudos envolvendo LA1777 sobre o tipo de sesquiterpeno e sobre outros caracteres de resistência, bem como controle genético dos mesmos, ainda são incipientes.

Assim, neste trabalho objetivou-se ampliar os estudos da herança de caracteres de resistência do tipo antixenose à traça-do-tomateiro, em cruzamentos interespecíficos envolvendo *L. esculentum* cv. Santa Clara x *L. pennellii* (LA 716) e *L. esculentum* cv. IPA 5 x *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777).

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. O gênero *Lycopersicon*

O tomateiro é pertencente à família Solanaceae, sendo originário dos Andes, da região entre o norte do Chile até o sul do Equador (Minami & Haag, 1989).

São reconhecidas taxonomicamente nove espécies, as quais são agrupadas em dois complexos de acordo com a possibilidade de cruzar com a espécie cultivada *L. esculentum*. As espécies que cruzam facilmente com *L. esculentum* pertencem ao complexo *esculentum* e as espécies que cruzam com maior grau de dificuldade pertencem ao complexo *peruvianum*. O complexo *esculentum* abrange sete espécies: *L. esculentum* Mill.; *L. cheesmani* Riley; *L. pimpinelifolium* (Jusl.) Miller; *L. chmielewskii* Rick, Kes., Forb. e Holle; *L. parviflorum* Rick, Kes., Forb. e Holle; *L. hirsutum* Humb. e Bonpl., e *L. pennellii* (Corr.) D'Arcy. Dentro desse grupo, *L. esculentum* e *L. pimpinelifolium* cruzam-se com muita facilidade, independente da espécie utilizada como genitor feminino. Entretanto, incompatibilidade unilateral poderá ser observada nos cruzamentos em que *L. hirsutum*, *L. pennellii*, *L. parviflorum* e *L. chmielewskii* são utilizadas como genitores femininos e *L. esculentum* como genitor masculino (Taylor, 1986).

Lycopersicon chilense Dun e *L. peruvianum* (L) Miller pertencem ao complexo *peruvianum*, ocorrendo dificuldades nos cruzamentos dessas duas

espécies com as demais espécies do gênero *Lycopersicon*. Nos cruzamentos de *L. esculentum* com *L. chilense* ou *L. peruvianum*, quando *L. esculentum* é utilizada como genitor feminino, ocorre abortamento de embrião, o que pode ser superado por meio de técnicas de cultura de embrião. Entretanto, quando *L. esculentum* é utilizada como genitor masculino, em ambos os cruzamentos, observa-se a ocorrência de incompatibilidade unilateral (Giordano & Silva, 1999).

Lycopersicon esculentum, *L. cheesmani* e *L. parviflorum* são tipicamente autógamas, enquanto *L. chmielewskii* é tipicamente alógama. *L. penellii*, *L. hirsutum* e *L. peruvianum* também são consideradas alógamas por apresentarem mecanismos de auto-incompatibilidade que favorecem a polinização cruzada. Determinadas populações de *L. pimpinellifolium* podem apresentar plantas com caracteres de autogamia ou de alogamia (Taylor, 1986).

O gênero *Lycopersicon* possui $n = 12$ cromossomos e, citologicamente, há pouca diferença entre os cromossomos das espécies (Taylor, 1986).

Embora seja espécie perene, o tomateiro é cultivado como anual. A planta é herbácea, de caule flexível e incapaz de suportar o peso dos frutos e manter a posição vertical. Possui dois tipos de hábito de crescimento, o indeterminado e o determinado, que condicionam o tipo de cultura. No primeiro, ocorre dominância da gema apical sobre as gemas laterais, resultando em menor desenvolvimento destas e, conseqüentemente, o porte da planta é alto e contínuo, podendo ultrapassar 2,5m de altura (maioria das cultivares para a produção de frutos para mesa). No hábito de crescimento determinado as hastes crescem mais uniformes e a planta possui o hábito de moita. Caracteriza as cultivares destinadas à produção de matéria-prima para a agroindústria, conduzidas em cultura rasteira (Filgueira, 2003).

2. 2. Melhoramento de plantas visando resistência às pragas

Segundo Painter (1951) a resistência de plantas é a soma relativa das qualidades hereditárias apresentadas pela planta as quais influenciam a intensidade do dano provocado. Na prática agrícola representa a capacidade de certas variedades apresentarem maior quantidade de produtos de boa qualidade que as demais, num mesmo nível de população do inseto. Assim, pode-se considerar que uma planta ou variedade é resistente quando, devido a sua constituição genotípica, ela é menos danificada que outras em condições de igualdade para o ataque da praga.

Com base nesses conceitos, algumas considerações são necessárias: a resistência é relativa, não existindo uma escala objetiva para medi-la, o que torna necessário para sua caracterização a comparação do genótipo avaliado com outros genótipos; é hereditária; é específica, visto que uma variedade resistente pode ser resistente à determinada espécie e suscetível a outras; é manifestada na espécie menos danificada e não, necessariamente, na menos atacada; e ocorre em determinadas condições ambientais, podendo ou não ser mantida quando as mesmas forem alteradas (Vendramim & Nishikawa, 2001).

Segundo Lara (1991), diferentes níveis de resistência podem ser observados: imunidade (a planta não sofre nenhum dano, sob quaisquer condições); alta resistência (a planta, em determinadas condições, sofre pouco dano em relação ao dano médio sofrido pelas variedades em geral); resistência moderada (a planta sofre um dano pouco menor que o dano médio sofrido pelas variedades em geral); suscetibilidade (a planta sofre dano semelhante ao dano médio sofrido pelas variedades em geral); e alta suscetibilidade (a planta sofre dano bem maior que o dano médio sofrido pelas variedades com as quais foi comparada).

Diversos caracteres podem discriminar os genótipos mais resistentes, e podem se referir tanto ao inseto quanto à planta. Os caracteres relativos ao inseto são: diferenças na população (avaliação do número de indivíduos no estágio imaturo e/ou fase adulta), na oviposição, na alimentação, no peso e

tamanho, na duração do ciclo biológico, na mortalidade e na fecundidade e/ou fertilidade (número de ovos por fêmea e número de ovos viáveis por fêmea, respectivamente). Os caracteres relativos à planta são: diferenças na produção, na qualidade do produto, na destruição dos órgãos vegetais e na mortalidade (Vendramim & Nishikawa, 2001).

Observando o modo pelo quais as plantas podem resistir ao ataque dos insetos, Painter (1968) propôs três mecanismos de resistência: não-preferência (antixenose, segundo Kogan & Ortman, 1978), antibiose e tolerância. A não-preferência ou antixenose ocorre quando a planta ou variedade é menos utilizada pelo inseto para alimentação, oviposição ou abrigo que outras plantas em igualdade de condições. A antibiose ocorre quando o inseto se alimenta normalmente da planta ou variedade, mas esta exerce efeito adverso sobre a sua biologia (prolongamento do período de desenvolvimento, redução do tamanho e peso, mortalidade da fase imatura, redução da fecundidade, fertilidade e período de oviposição, etc.).

A tolerância é definida como o tipo de resistência em que a planta ou variedade é menos danificada que as demais, sob mesmo nível de infestação do inseto, sem que haja efeito no comportamento ou biologia deste. Ou seja, uma planta ou variedade tolerante apresenta capacidade de suportar o ataque da praga, seja através da regeneração dos tecidos destruídos, emissão de novos ramos ou perfilhos, ou outro mecanismo qualquer, de modo que o ataque da praga não chega a provocar queda significativa na qualidade e quantidade de sua produção.

As causas da resistência às pragas podem ser de três tipos: físicas (cores do substrato vegetal), químicas (substâncias denominadas aleloquímicos do tipo alomônios) e morfológicas [fatores estruturais (dimensão e disposição das estruturas vegetais) e da epiderme (espessura, dureza, textura, cerosidade e pilosidade)] (Gallo *et al.*, 2002).

Os aleloquímicos são substâncias químicas naturais presentes, principalmente, em plantas superiores que atuam como fatores nutricionais, antinutricionais, fitoterápicos, medicinais e de resistência a pragas e doenças.

As substâncias químicas responsáveis pela resistência das plantas às pragas (alomônios), podem ser classificadas em três categorias: a primeira consiste em substâncias que atuam no comportamento do inseto (glicosídeos, alcalóides, terpenos, fenóis e óleos essenciais). Os metabólitos secundários, alguns alcalóides, quinonas, etc; são constituintes da segunda categoria e atuam no metabolismo da praga. A terceira categoria é formada pelos antimetabólitos, que possuem a característica de tornarem indisponíveis às pragas os nutrientes essenciais, causando desequilíbrio nutricional (Gallo *et al.*, 2002).

A resistência de plantas às pragas pode ser considerada tanto um caráter qualitativo, quando controlada por um ou poucos genes (denominada de resistência vertical ou específica), quanto quantitativo, quando é causada pela expressão de genes de resistência em vários locos, cada qual contribuindo com pequeno efeito aditivo (resistência horizontal ou não específica). A grande vantagem da resistência horizontal consiste na sua habilidade em controlar um amplo espectro de biótipos do inseto, porém, ao contrário da resistência vertical, apresenta dificuldade de transferência de um genótipo para outro (Vendramim & Nishikawa, 2001).

Segundo Lara (1991) um programa de melhoramento visando resistência a insetos envolve cinco etapas: 1) trabalhar com cultura de interesse econômico; 2) trabalhar com praga-chave; 3) selecionar fontes de resistência, procurando avaliar maior número possível de genótipos; 4) determinar os tipos de resistência envolvidos e, 5) estruturar o programa de melhoramento. Nesta última etapa, praticamente todos os métodos de melhoramento podem ser utilizados, cuja escolha varia quanto ao modo de reprodução das plantas e tipo de ação gênica que condiciona o caráter resistência. Outros aspectos importantes também devem ser considerados como a necessidade de grande número de insetos para a infestação/avaliação das plantas em experimentos com repetição, a necessidade de condições representativas de ocorrência da praga, pessoal

treinado para realizar as avaliações e viabilidade do método em função, especialmente, da causa da resistência.

A seleção assistida por marcadores e o uso da engenharia genética também podem ser utilizados (McNally & Mutschler, 1997; Vendramim & Nishikawa, 2001). No entanto, é importante a união de pesquisadores para melhor aproveitamento das vantagens que todos os métodos possuem.

2. 3. Resistência de plantas de tomate à traça-do-tomateiro

Dentre as pragas que atacam o tomateiro destaca-se a traça-do-tomateiro, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Segundo Vargas (1970) a primeira constatação dos danos causados pela praga foi no Peru, em 1917. A partir da década de sessenta, esta praga passou a ser limitante para o cultivo do tomateiro no Peru, Chile, Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia, Colômbia e Venezuela.

No Brasil, a primeira constatação de danos causados por *T. absoluta* ocorreu em Morretes, litoral do Paraná, entre setembro de 1979 e fevereiro de 1980 (Muszinski *et al.*, 1982). Em poucos anos, a praga dispersou-se para as principais áreas produtoras de tomate no país (Moreira *et al.*, 1981; Scardini *et al.*, 1983) e hoje é considerada uma das principais pragas da tomaticultura nacional (Guedes *et al.*, 1995; Picanço *et al.*, 1997; Labory *et al.*, 1999).

De acordo com Souza & Reis (2000) a traça-do-tomateiro passa por quatro fases distintas durante o ciclo vital: ovo, lagarta, crisálida e adulto. Os ovos são elípticos, brilhantes, muito pequenos (em torno de 0,38mm de comprimento e 0,22mm de largura). Inicialmente apresentam coloração amarelo-palha e, próximo da eclosão da lagarta, apresentam coloração avermelhada (Coelho & França, 1987).

As lagartas passam por quatro estádios larvais, sendo que no último possuem coloração verde-clara com tonalidade rosada na região dorsal e comprimento de cerca de 7,7 mm (Giustolin *et al.*, 2002). Apresentam, como característica, uma placa quitinosa marrom no dorso do primeiro segmento torácico e pernas locomotoras, que lhe possibilitam se locomover na parte

aérea da planta de tomateiro. Em nível de campo, as lagartas podem migrar de um folíolo para outro, por meio de fios de seda, secretados através da cavidade oral.

É na fase de lagarta que são visualizados os sintomas de ataque da traça-do-tomateiro, quais sejam, perfuração do broto terminal do caule (na zona meristemática ou de crescimento), com interrupção do crescimento dos tomateiros em altura, resultando em superbrotamento das plantas e porte reduzido; broqueamento do caule na axila das folhas e logo abaixo do broto terminal; frutos perfurados, principalmente na região de inserção do cálice, os quais ficam depreciados comercialmente; cachos só com o engaço, resultado do ataque de lagartas aos botões florais, flores e frutos novos, que caem como conseqüência. Entretanto, são nas folhas os principais sintomas, caracterizados pelas galerias produzidas pelas lagartas ao se alimentarem do tecido do mesófilo foliar. Elevadas populações reduzem a área foliar e, conseqüentemente a taxa fotossintética da planta.

Após o completo desenvolvimento, as lagartas passam para a fase de crisálida, instalando-se no caule e folhas do tomateiro, por meio da confecção de um pequeno casulo, ou ainda, dentro da própria mina ou no solo, como crisálida ou pupa nua (Imenes *et al*, 1990). As pupas são inicialmente verde, tornando-se castanhas a marrom escura quando próximas da emergência dos adultos. O dimorfismo sexual é visualizado nas pupas, com diferenças nos segmentos torácicos e forma dos orifícios genitais (Coelho & França, 1987). Além disso, as pupas macho são, em geral, menores que as fêmea (Imenes *et al.*, 1990).

Os adultos, que geralmente emergem do pupário à noite (Nakano & Paulo, 1983), são pequenas mariposas de cor cinza-prateada, com numerosos pontos escuros na parte dorsal das asas anteriores, e cerca de 3mm de comprimento e 11mm de envergadura. Apresentam hábitos crepusculares noturnos-aurorais (Nakano & Paulo, 1983; Coelho & França, 1987; Souza & Reis, 2000), sendo que durante o dia ocultam-se na face inferior das folhas dos tomateiros e ao entardecer saem para iniciar suas atividades. As fêmeas

copuladas depositam, isoladamente, os seus ovos, principalmente nas folhas, ao longo das nervuras. Imenes *et al.* (1990) não observaram distinção de preferência para a oviposição nas partes superior ou inferior da folha. Vargas (1970) e Queiroz (1976), porém, observaram maior porcentagem de ovos depositados na superfície superior, enquanto Sanches & Bravo Viana (1969) constataram maior postura na face inferior das folhas.

O ciclo completo da traça-do-tomateiro é influenciado pelas condições climáticas. Segundo Razuri & Vargas (1975), se a temperatura estiver entre 15 e 21°C o ciclo do inseto pode ser completado em 35,5 dias, enquanto que, em torno de 24°C entre 23,7 e 26,1 dias.

O método de controle da traça mais utilizado é o controle químico, entretanto, como a praga pode ocorrer em qualquer fase de desenvolvimento da cultura, o uso indiscriminado de inseticidas tem acarretado na presença de resíduos tóxicos nos alimentos (Guedes *et al.*, 1994), eliminação das populações de inimigos naturais (Melo & Campos, 2000) e o aparecimento de linhagens de insetos resistentes aos produtos utilizados (Siqueira *et al.*, 2000 a; b, 2001).

O Manejo Integrado de Pragas vem sendo utilizado como alternativa para reduzir o número de aplicações de inseticidas e manter as populações da traça ao nível tolerável. Dentre os métodos utilizados destaca-se o de Resistência de Plantas, que visa à obtenção de variedade resistente.

Programas de melhoramento estão em desenvolvimento visando à obtenção de cultivar resistente à traça-do-tomateiro a partir de germoplasma silvestre que apresenta resistência. Muitas dessas espécies apresentam a resistência às pragas relacionada à presença de estruturas morfológicas denominadas tricomas foliares e a substâncias químicas, exsudadas pelos tricomas, que constituem os aleloquímicos, que variam em função dos acessos de *Lycopersicon*. Dentre estes se destacam o LA 716 de *L. pennellii* (Resende *et al.*, 2002) e o LA 1777 de *L. hirsutum* f. *typicum* (Ecole *et al.*, 1999).

A resistência de *L. pennellii* (LA 716) a *T. absoluta* (França *et al.*, 1989; Resende *et al.*, 2002, 2006), *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae),

Spodoptera exigua (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Hemiptera: Aphididae) (Hartmann & St Clair, 1998), *Bemisia argentifolii* (Bellows e Perring) (Homoptera: Aleyrodidae) e *B. tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) (Heinz & Zalom, 1995, Liedl *et al.*, 1995) é devida à presença de tricomas glandulares tipo IV, que ocupam toda a superfície da planta, e fitoquímicos viscosos secretados por eles, denominados acilaçúcares, os quais conferem ação deterrente na oviposição e alimentação dos insetos (Rodríguez *et al.*, 1993; Juvik *et al.*, 1994; Berlinger *et al.*, 1997), ou ainda, a substância pode acumular-se no labium do inseto, impedindo a sucção da seiva.

Os acilaçúcares são complexos formados, principalmente, de 2, 3, 4-tri-O-éster de glicose, possuindo ácidos graxos com 4 a 12 átomos de carbono (Burke *et al.*, 1987), o que se constitui em aproximadamente 90% do exsudado do tricoma tipo IV (Fobes *et al.*, 1985)

Há considerável variação entre os acessos de *L. pennellii*, quanto aos níveis de acilaçúcares produzidos, quanto ao tipo de açúcares (glicose e sacarose) e, quanto aos ácidos graxos incorporados aos acilaçúcares (Shapiro *et al.*, 1994). A diversidade de estruturas de acilaçúcares implica numa diversidade correspondente de rotas biossintéticas (Walters & Steffens, 1990). A catalogação da diversidade química presente dentro e entre acessos pode proporcionar discernimento sobre a distribuição e evolução de *L. pennellii* e pode ter importância relevante para a transferência de alelos de resistência a outras espécies.

Os tomateiros cultivados não acumulam níveis detectáveis de acilaçúcares, mas, plantas F₁ do cruzamento de *L. esculentum* x *L. pennellii* 'LA-716' acumularam níveis moderados de 3',3, 4-tri-O-acilsacarose, 3',3, 4, 6-tetra-O-acilsacarose e 2,3,4 tri-O-acilglicose a uma razão aproximada de 60:40 de acilsacarose para acilglicoses, respectivamente (Resende *et al.*, 2002).

De acordo com Pamplona (2001) clones selecionados para alto teor de acilaçúcares, obtidos do cruzamento interespecífico de *L. esculentum* 'TOM-584' x *L. pennellii* LA-716, apresentaram quantidades de tricomas glandulares

tipo IV ligeiramente inferiores a LA-716 e substancialmente superiores à linhagem TOM-584, portadora de um pequeno número de tricomas glandulares tipo IV. No entanto, clones deste mesmo cruzamento selecionados para baixos teores de acilacúcares apresentaram quantidades de tricomas ligeiramente superiores ao TOM-584 e substancialmente inferiores à LA716.

Lemke & Mutschler (1984), avaliando a herança dos tricomas glandulares tipo IV em cruzamentos de *L. esculentum* com *L. pennellii*, observaram que a presença ou ausência desses tricomas possui herança simples, sendo controlada, por no máximo, dois genes não ligados com epistasia dominante dupla. Estes autores verificaram também que ambos os tricomas tipo IV e tipo VI estão presentes em *L. pennellii* e *L. esculentum* apresenta apenas tricomas tipo VI em suas folhas. O híbrido F₁ apresenta os dois tipos de tricomas, mas em baixa quantidade. A herdabilidade no sentido amplo estimada para os tricomas glandulares tipo IV variou de 0,36 a 0,91; enquanto que para os tricomas tipo VI variou de 0,15 a 0,50.

Em relação à herança da concentração de acilacúcares nos tricomas glandulares, esta vem sendo estudada com base tanto em estimativas de médias e/ou variâncias quanto técnicas moleculares. Resende *et al.* (2002) avaliando as gerações P₁, P₂, F₁ e F₂ do cruzamento entre *L. esculentum* 'TOM-584' x *L. pennellii* LA 716, estimaram o valor de 1,36 relativos ao número de genes que controlam o caráter produção de acilacúcares, ou seja, um único loco parece estar associado ao controle genético do teor de acilacúcares, embora não tenha sido excluída a possibilidade de genes modificadores. Esses autores também determinaram o valor de grau médio de dominância (GMD) de -0,74, indicando dominância parcial do alelo de 'TOM-584' que condiciona baixos teores e a estimativa de herdabilidade no sentido amplo de 0,476.

Mutschler *et al.* (1996), avaliando população F₂ derivada do cruzamento entre *L. esculentum* (New Yorker) e *L. pennellii* (LA 716) para identificar marcadores RFLPs ("Restriction fragment length polymorphism")

associados com a produção de acilaçúcares (acilglicose, acilsacarose e acilaçúcares totais), identificaram cinco regiões genômicas, duas no cromossomo 2 e uma nos cromossomos 3, 4 e 11, associadas com um ou mais aspectos da produção dos acilaçúcares. Estes autores observaram também que, nas regiões dos cromossomos 2 e 11, o alelo em *L. esculentum* foi parcialmente dominante ao alelo em *L. pennellii*, mas recessivo a este na região do cromossomo 3. As análises das gerações parentais, F₁ e F₂ indicaram a possibilidade de um gene de efeito maior com recessividade para altos teores de acilglicose.

Lowson *et al.* (1997) utilizaram os resultados obtidos por Mutschler *et al.* (1996) em um programa de melhoramento assistido por marcadores visando incorporar o caráter produção de acilaçúcares no tomateiro cultivado. A partir do cruzamento entre *L. esculentum* e *L. pennellii* LA 716 foram obtidas a geração F₁ e três gerações sucessivas de retrocruzamento com *L. esculentum*. As cinco regiões genômicas encontradas por Mutschler *et al.* (1996) foram detectadas em plantas selecionadas RC₁, cuja concentração de acilaçúcares foi similar às plantas da geração F₁ (concentração intermediária entre os genitores). Todavia, plantas RC₃ contendo três a cinco das regiões genômicas, apresentaram menores concentrações de acilaçúcares que as plantas da geração F₁, indicando que outra região, não identificada, é necessária para acúmulo de altos teores de acilaçúcares.

Blauth *et al.* (1998), avaliando as gerações F₁, F₂ e de retrocruzamentos, a partir de *L. pennellii* LA 716 x *L. pennellii* LA 1912 (níveis de acilaçúcares que variam de indetectável à aproximadamente 15% da concentração de *L. pennellii* LA 716), identificaram 3 locos associados às maiores densidade de tricomas tipo IV e concentração de acilaçúcar. Todavia, um loco associado ao aumento da concentração de acilaçúcar esteve associado à diminuição da densidade de tricoma tipo IV e 3 locos estiveram associados ao aumento da concentração de acilaçúcar, porém sem nenhum efeito sobre a densidade de tricomas.

As controvérsias nos estudos realizados sobre o controle genético dos

caracteres de resistência de LA716 às pragas até o momento demonstram que são necessários mais trabalhos que ratifiquem o tipo de herança envolvido, de modo a facilitar a introgressão dessa característica em *L. esculentum*.

Os sesquiterpenos têm sido citados na literatura como importante fator de resistência às pragas em acessos de *L. hirsutum* f. *hirsutum* e *L. hirsutum* f. *typicum* (Eingenbrode *et al.*, 1994; Freitas *et al.*, 1998; Maluf *et al.*, 2001; Freitas *et al.*, 2002; Azevedo *et al.*, 2003). O zingibereno, sesquiterpeno exsudado por tricomas glandulares tipo VI presentes nos folíolos de *L. hirsutum* var. *hirsutum*, é responsável pela resistência desta espécie à *T. absoluta* (Azevedo *et al.*, 2003), *Tetranychus evansi* (Baker & Pritchard) (Acari: Tetranychidae) (Maluf *et al.*, 2001) e *B. argentifolii* (Freitas *et al.*, 2002).

De acordo com Maluf *et al.* (2001) plantas selecionadas para altos teores de zingibereno, provenientes de populações segregantes obtidas do cruzamento interespecífico de *L. esculentum* 'TOM-556' e *L. hirsutum* var. *hirsutum* PI 127826, mostraram-se resistentes ao ácaro *Tetranychus evansi*. Clones obtidos de plantas selecionadas dessa mesma população, em trabalho realizado por Azevedo *et al.* (1999), mostraram-se altamente resistentes à traça-do-tomateiro e também foram testados por Freitas *et al.* (2002), os quais constataram a efetividade do zingibereno no controle da mosca branca. O teor de zingibereno possui herança monogênica com dominância parcial no sentido de menor teor e ausência de efeitos epistáticos (Freitas *et al.*, 2002).

O acesso LA 1777 de *L. hirsutum* f. *typicum* é fonte de resistência à diversas pragas (Eingenbrode *et al.*, 1994; 1996; Ecole *et al.*, 1999, 2000). Segundo Eingenbrode & Trumble (1993) LA 1777 possui resistência do tipo antixenose à *S. exigua*, a qual é atribuída a três tipos de sesquiterpenos: zingibereno, δ -elemeno e γ -elemeno, produzidos nos tricomas glandulares tipo VI das folhas. No entanto, componentes lamelares também podem estar associados com a resistência deste acesso à *S. exigua* (Eingenbrode *et al.*, 1996).

Ecole *et al.* (2000) demonstraram que as prováveis substâncias envolvidas na resistência de LA 1777 à *T. absoluta* são os sesquiterpenos 2,5,5-

trimetil-1,3,6-heptatrieno, (+) canfeno, farneseno ou santatol, α -bergamoteno, β -sinesal e farnesol. De acordo com Ecole *et al.* (1999) os mecanismos dessa resistência são a antixenose e antibiose, por prover prolongamento da fase larval, maior mortalidade larval e pupal, e diminuição do número de minas grandes.

2. 4. Análise genética das variâncias e médias das gerações

Os caracteres são atributos utilizados para determinar e identificar, ou seja, definir uma população qualquer ou simplesmente um indivíduo (Cruz, 2005). Se o caráter possui herança monogênica, isto é, controlado por poucos genes e pouco influenciado pelo ambiente, sua manipulação num programa de melhoramento por hibridação é mais fácil, já que o cruzamento realizado é, normalmente, do genótipo portador do alelo de interesse com outro que apresenta caracteres agronômicos desejáveis. Entretanto, se o caráter é poligênico, ou seja, controlado por muitos genes e muito influenciado pelo ambiente, os cruzamentos devem ser realizados de tal maneira que seja possível a obtenção de populações segregantes com média alta, associada a suficiente variabilidade genética para o caráter sob seleção.

Nos estudos genéticos de caracteres quantitativos adota-se o modelo básico $F = G + M$, em que F é o valor fenotípico, medido nos indivíduos como resultado da ação do genótipo ou valor genotípico (G), sob a influência do ambiente (A). Como consequência, a variância genotípica e a variância atribuída aos desvios proporcionados pelo ambiente são as partes componentes da variância fenotípica (Ramalho *et al.*, 1993).

O valor genotípico, para um loco, pode ser desdobrado numa fração herdável, o valor genético aditivo ou efeito aditivo, dado pelo desvio da média da progênie de um indivíduo qualquer cruzado com uma amostra de indivíduos da população a qual pertence, em relação à média desta população, e outra não herdável por processos sexuais, o valor atribuído aos desvios de dominância. Para mais de um loco tem-se ainda o valor atribuído às interações interalélicas ou epistáticas de natureza aditiva x

aditiva, aditiva x dominante ou dominante x dominante. Tem-se então, que a variância genotípica pode ser desdobrada em variância aditiva (ou dos efeitos aditivos), variância dos valores atribuídos aos desvios de dominância, e variâncias epistáticas (Cruz, 2005).

De acordo com Cruz & Regazzi (1997) uma das maneiras de avaliar a magnitude e natureza dos efeitos gênicos que controlam determinado caráter quantitativo é por meio das análises das variâncias e das médias de gerações, geralmente utilizando-se a geração parental (P_1 e P_2), as gerações F_1 e F_2 e as gerações de retrocruzamentos ($RC_{11} = P_1 \times F_1$ e $RC_{12} = P_2 \times F_1$), as quais fornecem complementaridade das informações e promovem conhecimento mais profundo do fenômeno estudado.

Tanto nas variâncias quanto nas médias é importante identificar que proporção da estimativa obtida tem causa genética e que proporção tem causa não genética. Para o melhorista, esse conhecimento lhe possibilitará prever o resultado da seleção e, também, escolher com maior segurança o método de melhoramento mais adequado a ser utilizado (Ramalho *et al.*, 1993).

O estudo genético das variâncias baseia-se na estimação de parâmetros genéticos como herdabilidade, variâncias fenotípica, genotípica e ambiental, entre outros, visando quantificar a magnitude e a natureza da variabilidade genética disponível na população segregante (Cruz & Regazzi, 1997).

Nos estudos genéticos das médias avalia-se a importância relativa dos efeitos gênicos que constituem as médias das populações. Neste caso, as análises são, geralmente, com base no modelo completo em que são estimados parâmetros genéticos como média de todos os possíveis homozigotos, efeito aditivo e desvio de dominância e interações epistáticas do tipo aditivo x aditivo, aditivo x dominante e dominante x dominante (m , a , d , aa , ad , dd) (Cruz & Regazzi, 1997).

Embora o modelo completo seja de grande importância para descrever as médias das gerações e prover conhecimento mais abrangente das causas e magnitudes dos componentes genéticos que controlam o caráter, o modelo

reduzido aditivo-dominante (m, a, d), também deve ser utilizado, pois além de ser mais simples, é importante por prover informações indispensáveis na avaliação da eficiência dos métodos empregados e êxito dos mesmos (Cruz & Regazzi, 1997).

A análise genética das variâncias e médias de gerações tem sido aplicada em estudos de herança de caracteres em várias culturas. Pegoraro *et al.* (2002), avaliando as gerações P₁, P₂, F₁ e F₂ de cruzamentos envolvendo duas linhagens resistentes e uma suscetível, utilizaram a análise de médias para estudar o controle genético da resistência do milho (*Zea mays*) à mancha foliar de feosféria (*Fhaeosphaeria maydi*). Estes autores constataram que o caráter é controlado por, no máximo, dois genes, sendo os efeitos aditivos os mais importantes para sua determinação. Shuelter *et al.* (2003), por sua vez, utilizando tanto as análises de variâncias quanto as de médias e avaliando os modelos completo e aditivo-dominante, constataram a adequação do modelo aditivo-dominante para a análise dos resultados. Constataram também que o caráter é oligogênico, sendo os efeitos aditivos os mais importantes para sua determinação, em relação aos de dominância e epistáticos.

Cabral *et al.* (2002), visando estudar a herança do peso de grãos primários e secundários em aveia (*Avena sativa* L.), avaliaram as variâncias e médias das gerações P₁, P₂, F₁, F₂ e F₃ a partir de diferentes cruzamentos, e constataram que os efeitos aditivos e de dominância são importantes na determinação dos caracteres.

Cabral *et al.* (2000) estudaram a herança dos caracteres grão sem casca aderida à cariopse e espiguetas multifloras em aveia por meio da análise das gerações F₂ e F₃ de diferentes cruzamentos entre fontes de germoplasma nuda e genótipos com grão com casca, e identificaram um gene com dominância e expressividade incompletas em todas as populações para todos os caracteres.

Bai *et al.* (2000) avaliaram as gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ de cruzamentos envolvendo seis cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) resistentes à *Fusarium graminearum* e dois suscetíveis, e constataram que o

modelo aditivo-dominante é importante no estudo do caráter resistência à *Fusarium*, e que os efeitos de dominância e epistáticos são importantes na determinação do mesmo em alguns dos cruzamentos realizados.

Na cultura do tomate, as análises de gerações têm sido utilizadas para estudar o controle genético de diversos caracteres (Zdravkovic *et al.*, 2000; Schuelter *et al.*, 2001; Hanson *et al.*, 2002; Zdravkovic *et al.*, 2003).

Zdravkovic *et al.* (2000) avaliaram seis gerações parentais, F₁, F₂ e de retrocruzamentos, em relação à cinco híbridos F₁ de tomate (Danubius, Luna, Lido, Balkan e MI-10) para estudar o controle genético da produção e alguns de seus componentes (peso médio de frutos, peso médio de frutos no primeiro cacho, comprimento e largura do fruto, e número de lóculos). As análises das gerações evidenciaram a importância dos efeitos aditivos e devido à dominância no controle do caráter produção e seus componentes para todos os híbridos, exceto o `Balkan`, cuja análise evidenciou a importância dos efeitos epistáticos do tipo aditivo x aditivo e dominante x dominante na manifestação dos caracteres.

Schuelter *et al.* (2001) constataram que, por meio da análise das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂ obtidas a partir de intercruzamentos envolvendo a cultivar Santa Clara de *L. esculentum*, `Santa Clara` contendo a mutação mutante `firme` (envolvida na expressão do caráter vida de prateleira) e os acessos BGH-6913, BGH-6914 e BGH-6915 de tomateiro, a mutação identificada na `Santa Clara` promove o aumento da vida de prateleira, sendo a média e os efeitos gênicos aditivos são os principais responsáveis pela expressão do caráter.

No que se refere aos caracteres de resistência à traça-do-tomateiro, Pereira *et al.* (2000), avaliando as gerações P₁, P₂, F₁ e F₂ do cruzamento entre *L. esculentum* cv. IPA-6 e *L. hirsutum* f. *glabratum* (PI 134418), constataram dominância parcial para os menores teores de trideca-2-ona (2-TD) e undeca-2-ona (2-UD), aleloquímicos associados com a resistência deste acesso às pragas, cujas herdabilidades foram 0,75 e 0,78, respectivamente. A análise de média de gerações evidenciou a não adequação dos dados de concentração

de 2-TD e 2-UD ao modelo aditivo-dominante, devido, possivelmente, a fatores como incongruidade ou presença de efeitos epistáticos.

Freitas *et al* (2002), avaliando as gerações P₁, P₂, F₁ e F₂ do cruzamento entre 'TOM-556' e PI 127826, demonstraram que o caráter teor de zingibereno é controlado por um gene, sendo o alelo recessivo com dominância parcial (GMD = -0,74), presente em PI 127826, o responsável pelo alto teor. Estes autores constataram também que um alelo recessivo com dominância parcial em um gene de efeito maior pode estar envolvido no controle da densidade de tricomas tipos IV, VI e VII, podendo, porém, ocorrer efeitos epistáticos no controle genético da densidade de tricomas tipos IV e VI.

Resende *et al* (2002) analisaram as gerações P₁, P₂, F₁ e F₂ do cruzamento entre 'TOM-584' e LA 716 e constataram que o teor de acilçúcares é controlado por um gene com dominância parcial (GMD = -0,74) para baixos teores presente em LA 716.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3. 1. Obtenção das populações segregantes

Foram analisados dois cruzamentos com alto potencial de gerar híbridos superiores para resistência à traça-do-tomateiro (Suinaga *et al.*, 2004), sendo eles:

1 - *Lycopersicon esculentum* cv. Santa Clara x *L. pennellii* (LA 716)

2 - *Lycopersicon esculentum* cv. IPA-5 x *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777)

As cultivares Santa Clara e IPA-5 são padrões de suscetibilidade à traça-do-tomateiro e, respectivamente, tomate para mesa e para indústria.

Como as gerações P₁ ('Santa Clara' ou 'IPA-5'), P₂ (LA 716 ou LA 1777) e F₁ (primeira geração híbrida) já estavam disponíveis, foi necessária a obtenção das gerações F₂ e dos retrocruzamentos. Esta etapa foi realizada em condições de casa-de-vegetação na Horta de Pesquisa da Universidade Federal de Viçosa (UFV), durante o ano agrícola de 2003.

As sementes de P₁, P₂ e F₁ foram depositadas em bandejas de isopor de 128 células, contendo substrato comercial, com uma semente por célula. As mudas foram transplantadas com 4 a 5 folhas definitivas (cerca de 10 cm de altura), para covas com dimensão de 0,3 x 0,3 x 0,3 m, contendo a mistura 2 terra: 1 areia: 1 esterco bovino + adubo mineral, no espaçamento de 1,25 m entre linhas e 0,6 m entre covas. As plantas foram conduzidas com duas hastes e tutoradas verticalmente com fitilho.

Foi utilizado o sistema de irrigação por gotejamento e, semanalmente, foram realizadas fertirrigações, intercalando-se a cada semana sulfato de amônia + cloreto de potássio e nitrocálcio + cloreto de potássio.

As populações F_2 ($F_1 \times F_1$) foram obtidas durante os meses de abril a julho. As inflorescências, com as flores ainda fechadas, foram acondicionadas em sacos de papel de pipoca e, durante uma semana, todos os dias, os sacos eram balançados para forçar a liberação e disseminação de pólen no interior dos mesmos. Após a verificação do pegamento do fruto, os sacos eram retirados e o cacho era marcado com um fio de barbante. Flores que por ventura surgiram no cacho foram retiradas para evitar a mistura de frutos obtidos por autofecundação daqueles obtidos por fecundação cruzada.

As hibridações artificiais para a obtenção das populações de retrocruzamento foram realizadas no período da manhã (de 6 às 8h), durante os meses de julho a novembro. O híbrido F_1 foi utilizado como genitor masculino no cruzamento com o genitor cultivado P_1 para obtenção da população de retrocruzamento RC_{11} , e como genitor feminino no cruzamento com o genitor silvestre P_2 para obtenção da população de retrocruzamento RC_{12} .

3. 2. Obtenção da população mista da traça-do-tomateiro

Foi utilizada subcoleção da traça-do-tomateiro, obtida a partir da mistura das populações provenientes de Uberlândia (MG) e Santa Teresa (ES) (Moreira *et al.*, 2004).

Durante o período de 29 de outubro de 2003 a 21 de março de 2004, 24 machos e 29 fêmeas da população de Santa Teresa e 17 machos e 43 fêmeas da população de Uberlândia (total de 41 machos e 72 fêmeas) foram colocados juntos em gaiolas de madeira (0,2 x 0,2 x 0,2 m), envolvidas por organza, e criados no Laboratório de Manejo Integrado de Pragas do Departamento de Biologia Animal da UFV. Essas gaiolas eram providas de aberturas por onde eram introduzidas folhas de tomateiro ('Santa Clara') cujos pecíolos permaneciam imersos em frascos contendo água.

Para verificar a eficiência na multiplicação do número de insetos das populações da traça-do-tomateiro e evitar a perda de alelos por oscilação genética e/ou seleção natural, estimou-se o tamanho efetivo populacional (N_e), considerando expressão utilizada para multiplicação de sementes de plantas dióicas com controle de gameta feminino e masculino:

$$N_e = \frac{8.N_m.N_f}{N_m + N_f}$$

Onde,

N_m = número de machos ; N_f = número de fêmeas

A partir do N_e estimou-se o coeficiente de endogamia, dado pela expressão:

$$F = \frac{1}{2} N_e$$

No dia 23 de março de 2004 a população mista da traça-do-tomateiro foi transferida para casa-de-vegetação do Depto. de Biologia Animal na UFV para obtenção do número de insetos suficiente para a infestação. Estes insetos foram criados em plantas da cultivar Santa Clara, plantadas em vasos de 3 L de capacidade, que foram dispostos sobre duas bancadas de madeira localizadas no interior da casa-de-vegetação.

3. 3. Delineamento experimental e infestação das plantas

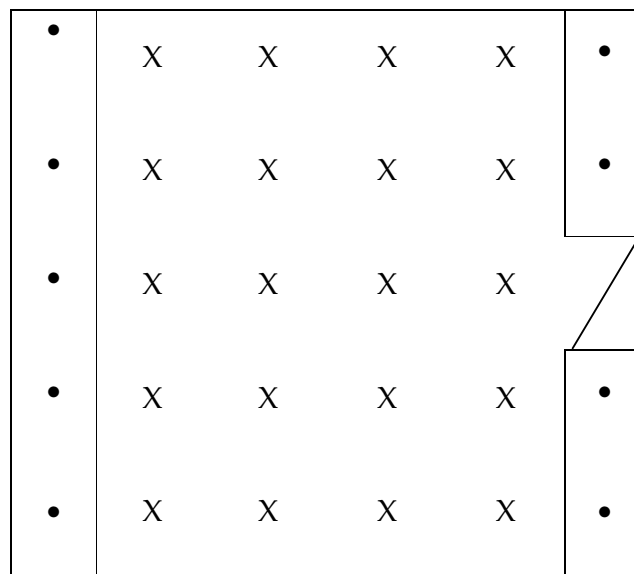
No período de março a junho de 2004 foram obtidas simultaneamente as plantas das gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_{11} e RC_{12} de cada cruzamento, na Horta de Pesquisa UFV. As sementes foram depositadas em bandejas de isopor de 128 células, contendo substrato comercial, com uma semente por célula. Quando as mudas estavam com 4 a 5 folhas definitivas foram transplantadas para vasos de 3 L de capacidade contendo a mistura 2 terra: 1 esterco bovino + adubo mineral e fumigada com brometo de metila.

As plantas foram tutoradas em estacas de bambu de, aproximadamente 1 m de comprimento, fixadas no solo verticalmente, junto a cada planta. Foi

mantida uma haste por planta, sendo retiradas quatro vezes por semana as brotações excedentes.

Quando as plantas continham de seis a oito folhas definitivas foram levadas, na caçamba de uma carreta, à casa-de-vegetação do Depto. de Biologia Animal da UFV para a infestação.

Os vasos contendo as plantas de tomate foram colocados no chão na parte central da casa-de-vegetação, utilizando-se o delineamento inteiramente casualizado (Figura 1). Uma vez que não houve a possibilidade de infestar todas as plantas do experimento de uma única vez devido ao grande número de plantas, a infestação foi feita em cinco etapas de acordo com a Tabela 1. A diferença entre uma infestação e outra foi de dois dias, sendo a primeira infestação realizada no dia 10/06/2004 e a última no dia 18/06/2004. Nesta etapa foi avaliado o número de ovos depositados pelas fêmeas da traça-do-tomateiro por folha de cada planta.



• = vasos contendo plantas de `Santa Clara`, fontes de infestação da praga, sobre as bancadas; X = vasos contendo as plantas do experimento dispostas no chão.

Figura 1. Croqui simbólico da disposição das plantas na casa-de-vegetação.

Tabela 1. Número de plantas infestadas na casa-de-vegetação do Depto. de Biologia Animal da UFV, por data de infestação, de cada geração em cada cruzamento interespecífico de tomateiro.

'Santa Clara' x LA 716							'IPA-5' x LA 1777					
Data	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁₁	RC ₁₂	P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁₁	RC ₁₂
10/06	3	2	3	43	11	11	3	3	2	45	11	9
12/06	3	2	3	37	11	10	3	3	5	40	11	13
14/06	3	2	2	35	14	14	3	3	2	38	14	14
16/06	3	2	3	57	11	15	3	3	7	40	13	14
18/06	8	8	10	67	-	-	8	6	5	53	-	-
Total	20	16	21	239	47	50	20	18	21	216	49	50

As plantas foram avaliadas na parte da manhã do segundo dia após terem sido levadas para a casa-de-vegetação. Na parte da tarde, após terem sido avaliadas quanto à oviposição, os vasos contendo as plantas infestadas foram levados na caçamba de uma carreta para estufa na Horta de Pesquisa da UFV e, após uma semana iniciaram as avaliações do número de minas pequenas (comprimento < 0,5 cm), número de minas grandes (comprimento \geq 0,5 cm) (Picanço *et al.* 1995) e número de minas totais (somatório do número de minhas pequenas e grandes) as quais foram realizadas em cada planta duas vezes por semana durante três semanas.

Os dados de número de ovos por folha, número de minas pequenas por planta, número de minas grandes por planta e número de minas totais por planta foram, inicialmente, corrigidos para o efeito relativo aos diferentes dias de infestação/avaliação.

A correção dos dados das gerações não-segregantes P₁, P₂ e F₁ foi realizada obtendo-se o efeito do dia por geração por meio da média do dia subtraída da média geral em cada geração considerada, e o valor corrigido foi obtido a partir da subtração do valor original do caráter pelo efeito do dia. A correção das gerações segregantes RC₁₁, RC₁₂ e F₂ foi realizada obtendo-se

a média do dia com base na média das gerações P₁, P₂ e F₁ e subtraída da média dessas gerações em todos os dias, obtendo-se o efeito de dia e o valor corrigido para cada planta das gerações segregantes foi obtido a partir da subtração do valor original de caráter pelo efeito de cada dia em que foi avaliada.

3. 4. Análises genético-estatísticas

Todas as análises foram realizadas com o auxílio do aplicativo computacional em genética e estatística, GENES, versão Windows (Cruz, 2001), atualização 2005.

3. 4. 1. Estudo genético das variâncias das gerações

A partir da análise das variâncias das gerações, foram obtidas as seguintes estimativas:

a) Variância fenotípica na geração F₂ do cruzamento i (i = 1 e 2)

$$\hat{\sigma}_{F_i}^2 = \hat{\sigma}_{F2_i}^2$$

b) Variância atribuída ao meio na geração F₂ do cruzamento i

$\hat{\sigma}_{E_i}^2 = \hat{\sigma}_{P1_i}^2$ ou $\hat{\sigma}_{P2_i}^2$, dependendo do caráter e do cruzamento considerado, quando se procedeu a análise dos dados corrigidos e, $\hat{\sigma}_{E_i}^2 = 1/4 (\hat{\sigma}_{P1_i}^2 + 2\hat{\sigma}_{F1_i}^2 + \hat{\sigma}_{P2_i}^2)$ quando se procedeu a análise dos dados não corrigidos.

c) Variância genotípica no cruzamento i

$$\hat{\sigma}_{G_i}^2 = \hat{\sigma}_{F_i}^2 - \hat{\sigma}_{E_i}^2$$

d) Variância aditiva

$$\hat{\sigma}_{A_i}^2 = 2\hat{\sigma}_{F_i}^2 - (\hat{\sigma}_{RC11_i}^2 + \hat{\sigma}_{RC12_i}^2)$$

e) Variância devida aos desvios de dominância

$$\hat{\sigma}_{D_i}^2 = \hat{\sigma}_{G_i}^2 - \hat{\sigma}_{A_i}^2$$

f) Herdabilidade no sentido amplo

$$h_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_{G_i}^2}{\hat{\sigma}_{F_i}^2}, \quad h_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_{G_i}^2}{\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{E_i}^2}$$

g) Herdabilidade no sentido restrito

$$h_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_i}^2}{\hat{\sigma}_{F_i}^2}, \quad h_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{E_i}^2}$$

h) Grau médio de dominância (GMD)

$$\text{GMD} = k = \sqrt{\frac{2\hat{\sigma}_{D_i}^2}{\hat{\sigma}_{A_i}^2}}$$

i) Número mínimo de genes envolvido na determinação do caráter (η)

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

Em que,

$\hat{\sigma}_{P_1}^2$, $\hat{\sigma}_{P_2}^2$, $\hat{\sigma}_{F_1}^2$, $\hat{\sigma}_{RC_1}^2$ e $\hat{\sigma}_{RC_2}^2$ = variância fenotípica nas gerações P₁, P₂, F₁,

RC₁₁ e RC₁₂, respectivamente, do cruzamento i

R = amplitude total na geração F₂ do cruzamento i

3. 4. 2. Estudo genético das médias das gerações

A análise das médias das gerações foi avaliada levando-se em conta tanto o modelo completo (m, a, d, aa, ad, dd) quando o modelo aditivo-dominante (m, a, d), nos dois cruzamentos analisados.

Os efeitos do modelo completo foram estimados a partir do método dos mínimos quadrados ordinários, como descrito por Cruz & Regazzi (1997).

Admitindo-se que o valor médio associado a cada geração é:

$$P_1 = m + a + aa$$

$$P_2 = m - a + aa$$

$$F_1 = m + d + dd$$

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

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

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

Em que,

m = média dos homozigotos

a = efeito aditivo

d = efeito de dominância

aa = interação epistática aditiva x aditiva

ad = interação epistática aditiva x dominante

dd = interação epistática dominante x dominante

O sistema de equações estabelecido pelas médias de cada geração é representado na forma matricial $Y = X\beta + \varepsilon$, sendo:

$$Y = \begin{bmatrix} \overline{P_1} \\ \overline{P_2} \\ \overline{F_1} \\ \overline{F_2} \\ \overline{RC_1} \\ \overline{RC_2} \end{bmatrix} X = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1/2 & 1/2 & 0 & 0 & 1/4 \\ 1 & -1/2 & 1/2 & 1/4 & 1/4 & 1/4 \\ 1 & -1/2 & 1/2 & 1/4 & -1/4 & 1/4 \end{bmatrix} \beta = \begin{bmatrix} m \\ a \\ d \\ aa \\ ad \\ dd \end{bmatrix} \varepsilon = \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \\ e_3 \\ e_4 \\ e_5 \\ e_6 \end{bmatrix}$$

Em que,

Y = vetor de médias de gerações

X = matriz de coeficientes

β = vetor de parâmetros genéticos a serem estimados

ε = vetor de erro associado a cada média

Deste modo foram estimados os parâmetros:

$$\hat{m} = 1/2 \overline{P_1} + 1/2 \overline{P_2} + 4 \overline{F_2} - 2 \overline{RC_1} - 2 \overline{RC_2}$$

$$\hat{a} = 1/2 \overline{P_1} - 1/2 \overline{P_2}$$

$$\hat{d} = -3/2 \overline{P_1} - 3/2 \overline{P_2} - \overline{F_1} - 8 \overline{F_2} + 6 \overline{RC_1} + 6 \overline{RC_2}$$

$$\hat{aa} = -4 \overline{F_2} + 2 \overline{RC_1} + 2 \overline{RC_2}$$

$$\hat{ad} = -\overline{P_1} + \overline{P_2} + 2 \overline{RC_1} - 2 \overline{RC_2}$$

$$\hat{dd} = \overline{P_1} + \overline{P_2} + 2 \overline{F_1} + 4 \overline{F_2} - 4 \overline{RC_1} - 4 \overline{RC_2}$$

Para testar a significância das hipóteses de que cada parâmetro é nulo ($H_0: \beta_i = 0$), utilizou-se a estatística t.

$$t_{calc} = \frac{\hat{\beta}_i - \beta_i}{\sqrt{\hat{V}(\hat{\beta}_i)}}$$

Em que o número de graus de liberdade associado é correspondente à soma dos graus de liberdade de cada geração envolvida na estimação do parâmetro.

A variância atribuída a 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.

A variância de cada efeito foi obtida aplicando-se as propriedades de variância em cada expressão do estimador do respectivo parâmetro genético, logo:

$$\hat{V}(\hat{m}) = 1/4\hat{V}(\overline{P_1}) + 1/4\hat{V}(\overline{P_2}) + 16\hat{V}(\overline{F_2}) + 4\hat{V}(\overline{RC_1}) + 4\hat{V}(\overline{RC_2})$$

$$\hat{V}(\hat{a}) = 1/4\hat{V}(\overline{P_1}) + 1/4\hat{V}(\overline{P_2})$$

$$\hat{V}(\hat{d}) = 9/4\hat{V}(\overline{P_1}) + 9/4\hat{V}(\overline{P_2}) + \hat{V}(\overline{F_1}) + 64\hat{V}(\overline{F_2}) + 36\hat{V}(\overline{RC_1}) + 36\hat{V}(\overline{RC_2})$$

$$\hat{V}(\hat{aa}) = 16\hat{V}(\overline{F_2}) + 4\hat{V}(\overline{RC_1}) + 4\hat{V}(\overline{RC_2})$$

$$\hat{V}(\hat{ad}) = \hat{V}(\overline{P_1}) + \hat{V}(\overline{P_2}) + 4\hat{V}(\overline{RC_1}) + 4\hat{V}(\overline{RC_2})$$

$$\hat{V}(\hat{dd}) = \hat{V}(\overline{P_1}) + \hat{V}(\overline{P_2}) + 4\hat{V}(\overline{F_1}) + 16\hat{V}(\overline{F_2}) + 16\hat{V}(\overline{RC_1}) + 16\hat{V}(\overline{RC_2})$$

Em que,

$$\hat{V}(\overline{P_1}) = \hat{\sigma}_{P_1}^2 / \text{número de indivíduos da geração } P_1$$

$$\hat{V}(\overline{P_2}) = \hat{\sigma}_{P_2}^2 / \text{número de indivíduos da geração } P_2$$

$$\hat{V}(\overline{F_1}) = \hat{\sigma}_{F_1}^2 / \text{número de indivíduos da geração } F_1$$

$$\hat{V}(\overline{F_2}) = \hat{\sigma}_{F_2}^2 / \text{número de indivíduos da geração } F_2$$

$$\hat{V}(\overline{RC_1}) = \hat{\sigma}_{RC_1}^2 / \text{número de indivíduos da geração } RC_1$$

$$\hat{V}(\overline{RC_2}) = \hat{\sigma}_{RC_2}^2 / \text{número de indivíduos da geração } RC_2$$

Os graus de liberdade associados à estatística t foram dados pela soma dos graus de liberdade associados à variância de cada geração que constitui a expressão do estimador.

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

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

Em que,

D = matriz diagonal, cujos elementos não-nulos são as variâncias das médias de cada geração

Obteve-se então a soma de quadrados ajustada dos efeitos gênicos:

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

Em que,

T_{nm} = elemento de ordem n x n na matriz T

W_n = elemento de ordem n do vetor W

Os efeitos do modelo aditivo-dominante foram estimados por meio do método dos mínimos quadrados ponderados, admitindo-se que o vetor de erros associado às médias têm média nula e matriz de variâncias e covariâncias D, sendo D uma matriz diagonal. Deste modo, o vetor dos efeitos genéticos foi estimado por:

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

Em que,

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

A soma de quadrados dos parâmetros também foi decomposta em somas de quadrados atribuídas a cada efeito individual, ajustadas para os demais efeitos, pelo método de Eliminação de Gauss.

Por fim, a partir das médias de cada geração avaliada, foi estimado o

grau médio de dominância (GMD):

$$\text{GMD} = \frac{2\overline{F_1} - (\overline{P_1} + \overline{P_2})}{\overline{P_1} - \overline{P_2}}$$

Em que,

$\overline{P_1}$, $\overline{P_2}$ e $\overline{F_1}$ = médias das gerações F_1 , P_1 e P_2 , respectivamente.

3. 4. 3. Estudo da relação entre caracteres de resistência

Foram obtidos os coeficientes de correlação de Pearson (r), a partir da seguinte expressão:

$$r = \frac{\sum_{j=1}^n (X_j - \overline{X})(Y_j - \overline{Y})}{\sqrt{\sum_{j=1}^n (X_j - \overline{X})^2 \cdot \sum_{j=1}^n (Y_j - \overline{Y})^2}}$$

Para testar a significância da hipótese de que o coeficiente de correlação populacional ρ é nulo ($H_0: \rho = 0$), aplicou-se o teste t $\left(t_{calc} = r \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}} \right)$, ao nível α de significância de 5%, com $n - 2$ graus de liberdade. Em que, n é o número de pares de observações das variáveis X e Y .

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

O tamanho efetivo populacional (N_e) foi estimado em 300, e o coeficiente de endogamia (F) em 0,00239 ou 0,239%.

O conceito de tamanho efetivo populacional está relacionado à adequada representatividade genética, de modo a evitar problemas com deriva genética e seleção natural, causadores de perda de alelos-raros não adaptativos; enquanto a endogamia refere-se ao aumento da homozigose ou perda da heterozigose.

Segundo Valois *et al.* (2001) um tamanho efetivo mínimo de 50 ou mais é suficiente para que os inconvenientes citados sejam evitados, isto em processos de regeneração ou preservação de germoplasma vegetal “*ex situ*”. Em relação à insetos, não há na literatura referencial para que se possa afirmar o tamanho efetivo populacional ideal. Entretanto, como o valor do N_e estimado foi maior que 50, e o F foi baixo, pode-se inferir que a população mista da traça-do-tomateiro formada, a partir do número de insetos fêmeas e machos da população foi suficiente em manter bem próximos a variância da frequência gênica e a taxa de endogamia da população original.

4. 1. Herança da resistência por antixenose de *L. pennellii* (LA 716) à *Tuta absoluta* em cruzamento com *L. esculentum* cv. Santa Clara

4. 1. 1. Análises das variâncias das gerações

Em relação ao número de ovos/folha constatou-se que a variância do P₁ (0,78) foi menor do que a variância do P₂ (1,05) e, a maior variância foi na geração F₂ (2,81) (Tabela 2), como esperado por ser esta a população com maior parte dos locos segregantes. A relação de menor variância em P₁ que P₂ também era esperada, uma vez que a cultivar Santa Clara é tipicamente autógama, portanto homocigota e homogênea, e a espécie silvestre *L. pennellii* (LA 716) possui reprodução sexuada por fecundação cruzada (alógama) (Taylor, 1986), portanto apresentando grande parte dos locos gênicos com genótipos em heterocigose, em elevada heterogeneidade.

Em relação aos demais caracteres, os resultados das variâncias não foram coerentes. A variância em P₁ foi superior à encontrada em P₂ para número de minas pequenas, grandes e totais (316,24 e 55,47, 218,01 e 22,17, 798,26 e 133,37, respectivamente). Para número de minas pequenas, a variância em F₂ (415,17) foi inferior à variância em F₁ (432,63), sendo a maior variância constatada na geração RC₁ (763,50). Para número de minas grandes e totais, a maior variância foi observada na geração F₁ (418,61 e 1001,08, respectivamente), e a variância de F₂ foi inferior à encontrada em P₁ (162,69 e 218,01 e 697,12 e 798,26, respectivamente) (Tabela 2).

Uma justificativa para os resultados obtidos para as variâncias é a própria natureza das variáveis, quantitativas e influenciadas pelo ambiente. Além disso, o cruzamento realizado entre progenitores contrastantes, pressuposição para a eficiência do método (Cruz & Regazzi, 1997; Cruz, 2005), envolveu a espécie silvestre *L. pennellii* (LA 716), tipicamente alógama, que pode ter apresentado variabilidade genotípica entre plantas para os caracteres avaliados e, em consequência, contribuindo para as estimativas viesadas de variância.

Outra justificativa é, possivelmente, devida aos métodos utilizados na infestação e/ou transporte das plantas da casa-de-vegetação da UFV para a Horta de Pesquisa. O procedimento de infestar as plantas dispondo-as no centro da casa-de-vegetação pode não ter proporcionado condições homogêneas de infestação nas mesmas, resultando em distorções das estimativas das variâncias. A disposição das plantas na casa-de-vegetação pode ter favorecido as plantas das gerações P₁, P₂ e F₁, no que se refere às condições ambientais mais homogêneas, resultando em estimativa da variância ambiental para o número de ovos/folha mais acurada.

As mensurações das minas, por sua vez, foram obtidas após o transporte das plantas até a Horta de Pesquisa da UFV, que ocorreu em cima da caçamba de um caminhão que em contato, especialmente com o vento, pode ter provocado distorções na variável número de minas, em função de que ovos podem ter sido perdidos. Ou ainda, uma vez que a resistência e LA 716 às pragas é conferida pela presença de acilaçúcares exudatos pelos tricomas glandulares do tipo IV, contida em toda a superfície aérea da planta (Goffreda *et al.*, 1999), segundo Shapiro *et al.* (1994), embora os acilaçúcares sejam compostos relativamente estáveis, a ação intempérica do vento e do sol e a abrasão por partículas de poeira, ou até mesmo por folhas, reduzem drasticamente seu acúmulo nas plantas. Estes fatores podem ter contribuído com o aumento do viés nas estimativas das variâncias ambientais.

Embora viesadas, as estimativas de variância produziram estimativas de parâmetros genéticos que indicaram para número de ovos/folha e número de minas grandes que as variâncias genotípicas na população F₂ foram atribuídas a efeitos aditivos, em razão das estimativas das variâncias negativas da variância devida à dominância ($\hat{\sigma}_D^2 = -1,55$ e $-69,24$, respectivamente), que foram consideradas nulas para fins de cálculos. Já a variância genotípica na população F₂ para número de minas pequenas foi toda atribuída aos desvios de dominância, devido à estimativa negativa da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2 = -344,39$) (Tabela 3).

As estimativas negativas de desvios de dominância ou aditividade podem ser atribuídas à baixa acurácia das estimativas da variância ambiental (valores superestimados). Segundo Carvalho *et al.* (2001), em estudos de análises de gerações por meio de variâncias são, geralmente, utilizados P_1 , P_2 e F_1 , em diferentes expressões, para estimar a variância ambiental, devido à variação entre plantas nestas gerações ser toda devida ao ambiente. Todavia, estas gerações apresentam, de maneira geral, variância entre plantas maior que nas gerações segregantes, resultando em estimativas viesadas dos parâmetros genéticos.

Apenas para número total de minas foi possível obter estimativas positivas para todos os parâmetros baseados nas variâncias. Obteve-se $\hat{\sigma}_A^2 = 92,26$ e $\hat{\sigma}_D^2 = 471,49$, indicando que maior parte da variância genotípica total foi atribuída à variância de dominância. Como consequência, a herdabilidade no sentido restrito estimada foi baixa (13,33), indicando dificuldade na seleção de plantas resistentes e baixa resposta à seleção em populações segregantes. O GMD foi de 3,20, indicando sobredominância para elevados números de minas totais e, pelo menos 53 genes controlam o caráter (Tabela 3). Cruz & Regazzi (1997) sugerem cautela em interpretar o número de genes que controlam o caráter em estudo com base no estimador utilizado devido às pressuposições em que se baseia, porém estes mesmos autores citam a importância das estimativas dos números de genes como indicativas da natureza poligênica ou monogênica do caráter em estudo. No caso, houve indicativo de herança poligênica no controle do número total de minas.

As herdabilidades no sentido amplo estimadas para número de ovos por folha, número de minas pequenas, número de minas grandes e número total de minas estimadas foram 72,24%, 86,64%, 86,38% e 80,87% (Tabela 3), respectivamente, indicando que maior parte da variação fenotípica é atribuída a causas genéticas.

Os valores estimados de herdabilidade no sentido restrito, para número de ovos/folha e número de minas grandes foram, respectivamente, 82,11 e 90,44%, indicando grande participação da variância aditiva na variação

fenotípica. Para número de minas pequenas a herdabilidade no sentido restrito foi igual a zero, devido a estimativa negativa do componente aditivo. O número de ovos/folha e o número de minas grandes são controlados por, no mínimo, 20 e 10, respectivamente, indicando herança poligênica e maior influência ambiental (Tabela 3).

Os resultados das análises dos dados não corrigidos (valores entre parênteses, Tabela 2) evidenciaram maiores distorções das estimativas das variâncias. Para todos os caracteres constatou-se superioridade da variância de P_1 em relação à variância de P_2 (0,54 e 0,45, 408,43 e 255,64, 309,16 e 9,59, 1070,65 e 57,24, respectivamente). Para número de ovos/folha e número de minas pequenas a maior variância foi na geração F_2 e RC_{11} (2,04 e 658,15, respectivamente), como constatado também para os dados corrigidos. Para número de minas grandes e totais, a maior variância foi observada na geração P_1 (309,16 e 1070,65, respectivamente) e, exceto para o número de ovos/folha, a variância de F_2 foi sempre inferior à encontrada em P_1 (Tabela 2).

Quanto às estimativas dos componentes de variância, a análise dos dados não corrigidos (valores entre parênteses, Tabela 3) resultou em maior número de estimativas negativas que a análise dos dados corrigidos, especialmente o componente genotípico. Assim, a correção dos dados para o efeito relativo aos diferentes dias de infestação/avaliação mostrou-se eficiente em minimizar a influência do ambiente sobre as plantas, embora em ambos os casos as estimativas obtidas sejam viesadas em razão das limitações do método de infestação utilizado e da heterogeneidade genotípica do genitor silvestre, utilizado no cruzamento parental.

Tabela 2 - Estimativas das variâncias para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Geração	Nº de plantas	NOF	NMP	NMG	NTM
P ₁	20	0,78 (0,54)	316,24 (408,43)	218,01 (309,16)	798,26 (1070,65)
P ₂	16	1,05 (0,45)	55,47 (255,64)	22,17 (9,59)	133,37 (57,24)
F ₁	21	1,23 (0,99)	432,63 (388,06)	418,61 (230,01)	1001,08 (803,88)
F ₂	239	2,81 (2,04)	415,17 (326,60)	162,69 (122,09)	697,12 (513,86)
RC ₁₁	47	1,39 (1,23)	763,50 (658,15)	79,57 (90,10)	861,33 (770,49)
RC ₁₂	50	0,65 (0,57)	411,23 (316,84)	36,04 (10,61)	440,64 (341,13)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 3 - Estimativas dos parâmetros genéticos obtidos das variâncias para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre ‘Santa Clara’ e LA 716. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF	NMP	NMG	NTM
Variância fenotípica ($\hat{\sigma}_p^2$)	2,81 (2,04)	415,17 (326,60)	162,70 (122,09)	697,12 (513,86)
Variância ambiental ($\hat{\sigma}_e^2$)	0,78 (0,74)	55,47 (302,08)	22,17 (194,69)	133,37 (683,92)
Variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$)	2,03 (1,30)	359,70 (24,52)	140,53 (-72,60)	563,75 (-170,05)
Variância aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$)	3,58 (2,28)	-344,39 (-321,79)	209,77 (143,48)	92,26 (-83,90)
Variância de dominância ($\hat{\sigma}_d^2$)	-1,55 (-0,98)	704,09 (346,31)	-69,24 (-216,08)	471,49 (-86,15)
Herdabilidade no sentido amplo (h_a^2 %)	72,24 (43,05)	86,64 (3,78)	86,38(0)	80,87 (0)
Herdabilidade no sentido restrito (h_r^2 %)	82,11 (75,50)	0 (0)	90,44 (42,43)	13,33 (0)
Grau médio de dominância (GMD)	0 (0)	- (-)	0 (0)	3,20 (-)
Nº de genes que controlam o caráter (η)	20 (24)	- (-)	10 (-)	53 (-)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

4. 1. 2. Análises das médias das gerações

Constatou-se maior número de ovos/folha depositados pelas fêmeas, bem como maior preferência das lagartas por alimentação (maiores números de minas pequenas, grandes e totais) nas folhas da cultivar Santa Clara que LA 716 (Tabela 4).

O número de ovos/folha indica preferência das fêmeas da traça-do-tomateiro em ovipositar nas folhas das plantas. Segundo Picanço *et al.* (1995) o resultado dessa oviposição irá se refletir no número de minas pequenas, ou seja, quanto menor a taxa de oviposição, menor será o número de minas pequenas confeccionadas pela lagarta, o que evidência a resistência.

No entanto, o número de minas pequenas, por si só, não reflete necessariamente o grau de resistência dos genótipos à traça-do-tomateiro. Elevado número de minas pequenas pode ser indicativo de não adequação do inseto à planta hospedeira, uma vez que as lagartas quando não encontram fonte alimentar adequada, elas se movimentam na superfície foliar em busca de alimento, confeccionando assim elevado número de minas de tamanho reduzido (Leite *et al.* 1995).

Suinaga *et al.* (2003) sugeriu que o número de minas pequenas seja avaliado em conjunto com o número de minas grandes, que se elevado indica adequação do substrato para a alimentação das lagartas. O número de minas grandes indica, portanto, o grau de resistência ou suscetibilidade à traça-do-tomateiro. A resistência pode se refletir em maior mortalidade de pupas e adultos, redução do peso das pupas e fecundidade das fêmeas, e prolongamento das fases larval e pupal (Giustolin & Vendramim, 1996; Leite *et al.*, 1999; Gonçalves-Gervásio *et al.*, 1999; Ecole *et al.*, 1999; Leite *et al.*, 2001).

Suinaga *et al.* (2003) observou elevado número de minas pequenas e baixo número de minas grandes em acessos de *L. penellii* e *L. hirsutum*, importantes fontes de resistência à *T. absoluta*, em comparação com cultivares de *L. esculentum*. Resultado similar foi obtido por Ecole *et al.* (1999), em que o acesso LA 1777 de *L. hirsutum* f. *typicum* apresentou elevado número de minas pequenas e menor número de minas grandes em comparação com

'Santa Clara' e 'IPA-5'. A não-preferência por oviposição e alimentação da traça-do-tomateiro pelas folhas da espécie silvestre *L. penellii* (LA 716), em comparação com 'Santa Clara', evidenciou resistência do tipo antixenose. Possivelmente, devido à presença dos acilaçúcares produzidos nos tricomas glandulares tipo IV dessa espécie, que conferem resistência à *H. zea*, *S. exigua*, *M. euphorbiae* (Hartmann & St Clair, 1998), raças A e B de *B. tabaci* (Heinz & Zalom, 1995, Liedl *et al.*, 1995) e *T. absoluta* (França *et al.*, 1989; Resende *et al.*, 2002, 2006).

Gilardón *et al.* (2001), entretanto, mostraram que a composição química dos exudatos dos tricomas glandulares pode exercer papel secundário na preferência das fêmeas adultas de *T. absoluta* por oviposição. Segundo estes autores, os fatores de resistência podem estar associados à toxicidade de compostos localizados no mesófilo foliar que atuaria no momento em que a lagarta atravessa a epiderme das folhas para se alimentar. Farrar Jr. & Kennedy (1991) sugeriram que fatores relacionados com a composição celular dos parênquimas paliçádico e lacunoso podem dificultar mecanicamente a alimentação de lagartas.

A resistência associada ao mecanismo de antixenose em LA 716, devido a presença dos tricomas, também pode estar envolvida (Carter & Snyder, 1985), em que os tricomas podem atuar de forma independente como barreira morfológica para oviposição e/ou alimentação. A seleção indireta de plantas resistentes a insetos, baseada também na seleção para alta densidade de tricomas tipo IV, pode ser um critério importante, uma vez que os acilaçúcares são carreados pelos tricomas tipo IV (Freitas *et al.*, 2002).

Estudos de herança indicam que há dominância parcial para baixos teores de acilaçúcares e baixa densidade de tricomas tipo IV, ou seja, suscetibilidade das plantas (Resende *et al.*, 2002; Lemke & Mutscheler, 1987;).

Em todos os caracteres o valor médio da F₁ foi superior à média dos pais, mas em nenhum caso foi superior ao valor do progenitor suscetível. A média da geração F₂ também se aproximou mais da média da 'Santa Clara' que LA 716, indicando dominância para a suscetibilidade. Nos

retrocruzamentos também foram observados valores médios mais próximos do progenitor recorrente 'Santa Clara' que do doador LA 716, todavia, maior valor médio no retrocruzamento para o progenitor recorrente sempre foi observado quanto comparado com o retrocruzamento para o progenitor doador (Tabela 4).

A partir das estimativas do grau médio de dominância (GMD) foi confirmada a dominância para a suscetibilidade, uma vez que, constatou-se dominância parcial para maiores números de ovos/folha e minas pequenas, grandes e totais (GMD = 0,78, 0,44, 0,57 e 0,38, respectivamente) (Tabela 4).

Analisando-se o GMD obtido por meio das médias e variâncias, observou-se discrepância nos resultados obtidos. Segundo Ramalho *et al.* (1993) e Cruz & Regazzi (1997) os valores estimados pelas variâncias, uma estatística de segunda ordem, devem ser preferidos, pois as médias, algumas vezes, podem não representar o que realmente está acontecendo, por causa de desvios de dominância positivos e negativos que podem estar se anulando. No entanto, devido às questões anteriormente discutidas em relação às estimativas das variâncias, acredita-se que os resultados das médias proporcionaram estimativas mais confiáveis.

Na Tabela 5 podem ser encontradas as estimativas dos parâmetros genéticos do modelo completo. A média foi significativa apenas em relação ao número de minas grandes. Para todos os caracteres foi significativo o efeito aditivo (teste t a 5% de probabilidade). Apenas na herança do número total de minas o efeito devido à dominância não foi significativo. Interações epistáticas aditiva x aditiva foram importantes na herança do número de ovos/folha e número de minas pequenas e, interações epistáticas dominante x dominante (dd) foram importantes na herança do número de ovos/folha e número de minas grandes.

O efeito genético mais importante na determinação do número de ovos/folha foi devido à dominância, o qual explicou 31,88% da variabilidade disponível em F₂. O efeito aditivo, por sua vez, foi o mais importante na determinação do número de minas grandes, número de minas pequenas e

número total de minas, explicando, respectivamente, 74,55, 47,40 e 87,50% da variabilidade disponível (Tabela 6). A correlação das médias observadas com as estimadas foi máxima para todos os caracteres ($r = 1,0$), indicando o ajuste dos dados ao modelo completo (Tabela 7).

De acordo com Cruz & Regazzi (1997), embora o uso do modelo completo, para descrever as médias das gerações, seja de grande importância para o conhecimento mais abrangente das causas e magnitudes dos componentes genéticos que controlam o caráter, é importante também avaliar o modelo reduzido aditivo-dominante. Este modelo é mais simples e tem sido utilizado em programas de melhoramento, por prover informações indispensáveis na avaliação da eficiência de métodos empregados e do êxito dos mesmos.

Na Tabela 8 são mostradas as estimativas dos parâmetros genéticos do modelo aditivo-dominante. A média e o efeito aditivo foram significativos para todos os caracteres pelo teste t a 5% de probabilidade. Apenas para o caráter número de minas grandes constatou-se significância do efeito devido à dominância. A média e o efeito aditivo foram os mais importantes na determinação do número de ovos/folha, número de minas grandes, número de minas pequenas e número total de minas, uma vez que pelo efeito de dominância pode-se explicar, respectivamente, 2,69, 0,90, 23,20 e 0,17% da variação total (Tabela 9). Mediante a correlação das médias observadas com as estimadas evidenciou-se alto ajuste do modelo aditivo-dominante para o número de minas pequenas e número total de minas, o qual possibilitou estimativas de coeficiente de correlação de 0,96 ($R^2 = 92\%$) e 0,98 ($R^2 = 96\%$) (Tabela 10).

Nota-se que os dados referentes ao número total de minas ajustaram-se tanto ao modelo completo quanto no modelo aditivo-dominante. Além disso, em ambos os modelos, não houve significância dos efeitos devido à dominância e, no caso do modelo completo, não houve também significância dos efeitos epistáticos. Assim evidencia-se a importância do uso deste caráter em programas de melhoramento que visam à obtenção de variedade

resistente à traça-do-tomateiro, devido à possibilidade de obtenção de plantas homozigóticas superiores a partir da seleção nas populações F₂ e de ganhos satisfatórios nos ciclos de seleção, já que o componente de natureza aditiva foi um dos mais importantes.

Uma vez que a distinção do número de minas pequenas e grandes é trabalhosa e requer pessoal treinado, a utilização do número total de minas, como critério de seleção à traça-do-tomateiro em populações do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716, pode ser importante em programas de melhoramento que visam a obtenção de variedade resistente.

Em geral, as análises das médias dos dados não corrigidos corroboraram com os obtidos pelas análises dos dados corrigidos. Constatou-se importância do efeito aditivo na manifestação dos caracteres de resistência à traça-do-tomateiro. O número de minas pequenas e o número total de minas se ajustaram ao modelo aditivo-dominante, enquanto os números de ovos/folha e de minas grandes tiveram melhor ajuste ao modelo completo. Estes resultados confirmam a importância do uso do caráter número total de minas em programas de melhoramento que visam a obtenção de variedade à traça-do-tomateiro a partir do cruzamento de 'Santa Clara' x LA 716.

Tabela 4 - Estimativas das médias e do grau médio de dominância (GMD) para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Geração	Nº de plantas	NOF	NMP	NMG	NTM
P ₁	20	1,54 (1,46)	33,33 (33,32)	16,43 (16,42)	52,90 (49,74)
P ₂	16	0,81 (0,82)	3,50 (3,50)	3,00 (3,00)	6,50 (6,50)
F ₁	21	1,46 (1,45)	24,93 (24,93)	13,55 (13,55)	38,50 (38,47)
F ₂	239	1,40 (1,50)	19,81 (19,50)	19,06 (9,15)	29,69 (28,65)
RC ₁₁	47	2,02 (1,61)	37,67 (31,68)	22,47 (10,70)	49,49 (42,39)
RC ₁₂	50	1,48 (1,15)	14,13 (8,31)	15,53 (3,63)	19,01 (11,95)
GMD		0,78 (0,97)	0,44 (0,44)	0,57 (0,57)	0,38 (0,48)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 5 - Estimativas, variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e testes de significância dos efeitos genéticos, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF			NMP		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	-0,23 (1,07)	0,38 (1,31)	-0,37 (1,02)	-5,97 (3,78)	130,49 (431,32)	-0,52 (-0,12)
a	0,36 (0,41)	0,03 (0,002)	2,24* (2,68*)	14,91 (13,51)	4,82 (34,52)	6,79* (2,97*)
d	4,83 (1,52)	2,58 (8,50)	3,01* (0,60)	72,20 (57,03)	1056,04 (3553,06)	2,22* (0,90)
aa	1,41 (0,72)	0,36 (1,29)	2,35* (-0,15)	24,38 (19,91)	125,67 (396,79)	2,18* (1,06)
ad	0,37 (0,10)	0,28 (0,66)	0,71 (0,14)	17,25 (17,01)	117,15 (448,15)	1,59 (0,74)
dd	-3,14 (-1,50)	1,21 (4,09)	-2,86* (-0,95)	-41,31 (-38,83)	520,98 (1884,80)	-1,81 (-0,92)
	NMG			NMT		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	9,95 (5,95)	23,62 (91,45)	2,05* (0,55)	11,44 (2,16)	167,29 (586,11)	0,88 (-0,11)
a	6,72 (5,68)	3,07 (27,84)	3,83* (4,56*)	23,2 (22,56)	12,06 (97,92)	6,68* (2,53*)
d	32,83 (-0,70)	178,04 (732,46)	2,46* (0,12)	45,94 (56,35)	1319,91 (4830,74)	1,26 (1,14)
aa	-0,24 (7,49)	20,55 (63,61)	-0,05 (0,48)	18,26 (22,78)	155,22 (488,19)	1,47 (1,25)
ad	0,45 (-1,51)	21,94 (152,15)	0,10 (0,07)	14,56 (15,77)	156,80 (752,54)	1,16 (0,56)
dd	-29,23 (-0,24)	141,53 (391,54)	-2,46* (-0,12)	-18,89 (-35,42)	719,82 (2731,92)	-0,70 (-0,87)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

* significativo em nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 6 - Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Fonte de variação	NOF		NMP		NMG		NTM	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d, aa, ad, dd	0,14 (2,28)	0,49 (15,42)	0,27 (0,12)	0,44 (1,17)	4,19 (0,85)	13,54 (4,76)	0,78 (0,11)	1,53 (1,31)
a/m, d, aa, ad, dd	5,00 (12,11)	17,61 (43,51)	46,15 (11,09)	74,55 (59,08)	14,68 (4,95)	47,40 (50,34)	44,62 (7,16)	87,50 (57,00)
d/m, a, aa, ad, dd	9,05 (2,19)	31,88 (12,89)	4,94 (3,96)	7,98 (9,81)	6,05 (0,54)	19,54 (6,62)	1,60 (1,12)	3,14 (7,07)
aa/m, a, d, ad, dd	5,52 (1,84)	19,44 (8,18)	4,73 (1,24)	7,64 (8,50)	0,003 (1,65)	0,009 (20,05)	2,15 (2,02)	4,21 (16,57)
ad/m, a, d, aa, dd	0,51 (0,54)	1,78 (2,70)	2,54 (0,97)	4,10 (7,72)	0,009 (0,55)	0,03 (5,76)	1,35 (1,02)	2,65 (9,24)
dd/m, a, d, aa, ad	8,18 (2,81)	28,80 (17,30)	3,27 (1,87)	5,29 (13,72)	6,04 (0,74)	19,48 (12,47)	0,50 (1,71)	0,97 (9,71)
Total	28,40 (21,77)	100,00	61,9 (19,25)	100,00	30,97 (9,28)	100,00	51,00 (13,14)	100,00

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 7 – Médias observadas e esperadas para cada uma das gerações, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre ‘Santa Clara’ e LA 716. Viçosa, 2006

Geração	NOF		NMP		NMG		NTM	
	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada
P ₁	1,54 (1,46)	1,54 (1,46)	33,33 (33,32)	33,33 (33,32)	16,43 (16,42)	16,43 (16,42)	52,90 (49,74)	52,90 (49,74)
P ₂	0,81 (0,82)	0,81 (0,82)	3,50 (3,50)	3,50 (3,50)	3,00 (3,00)	3,00 (3,00)	6,50 (6,50)	6,50 (6,50)
F ₁	1,46 (1,45)	1,46 (1,45)	24,93 (24,93)	24,93 (24,93)	13,55 (13,55)	13,55 (13,55)	38,50 (38,47)	38,50 (38,47)
F ₂	1,40 (1,50)	1,40 (1,50)	19,81 (19,50)	19,81 (19,50)	19,06 (9,15)	19,06 (9,15)	29,69 (28,65)	29,69 (28,65)
RC ₁	2,02 (1,61)	2,02 (1,61)	37,67 (31,68)	37,67 (31,68)	22,47 (10,70)	22,47 (10,70)	49,49 (42,39)	49,49 (42,39)
RC ₂	1,48 (1,15)	1,48 (1,15)	14,13 (8,31)	14,13 (8,31)	15,53 (3,63)	15,53 (3,63)	19,01 (11,95)	19,01 (11,95)

r (média observada, média esperada) = 1,0

R² = 1,0

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 8 - Estimativas, variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e testes de significância dos efeitos genéticos, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF			NMP		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	1,30 (0,88)	0,02 (0,01)	9,42* (9,30*)	18,75 (19,24)	3,86 (14,06)	9,54* (5,49*)
a	0,35 (0,52)	0,01 (0,01)	2,82* (3,96*)	15,74 (17,98)	3,80 (13,56)	8,07* (5,07*)
d	0,45 (0,51)	0,07 (0,06)	1,64 (2,40*)	4,79 (-7,04)	16,17 (39,70)	1,19 (-1,97*)
	NMG			NMT		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	10,97 (6,59)	1,87 (3,24)	8,03* (4,07*)	29,64 (25,52)	8,90 (25,77)	9,94* (5,30*)
a	7,31 (5,47)	1,27 (3,26)	6,49* (3,63*)	24,34 (23,14)	7,82 (25,73)	8,70* (4,85*)
d	15,45 (-1,01)	7,41 (9,81)	5,67* (-1,13)	3,30 (-6,08)	35,85 (86,11)	0,55 (-1,70)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

* significativo em nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 9 - Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716. Viçosa, 2006

Fonte de variação	NOF		NMP		NMG		NTM	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d	88,83 (145,14)	89,33 (55,41)	91,05 (33,76)	57,76 (46,88)	64,51 (17,11)	46,48 (51,84)	98,72 (31,35)	56,48 (47,92)
a/m, d	7,94 (20,12)	7,98 (30,09)	65,17 (29,69)	41,34 (39,50)	42,08 (14,17)	30,32 (39,51)	75,76 (27,42)	43,35 (39,22)
d/m, a	2,68 (7,71)	2,69 (14,50)	1,42 (12,57)	0,90 (13,62)	32,19 (3,47)	23,20 (8,65)	0,30 (12,92)	0,17 (12,86)
Total	99,45 (172,97)	100,00	157,64 (76,02)	100,00	138,78 (34,75)	100,00	174,78 (71,69)	100,00

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 10 – Médias observadas (\bar{Y}_o) e esperadas (\bar{Y}_e) para cada uma das gerações, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre ‘Santa Clara’ e LA 716. Viçosa, 2006

Geração	NOF		NMP		NMG		NTM	
	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada
P ₁	1,54 (1,46)	1,65 (1,40)	33,33 (33,32)	34,49 (37,22)	16,43 (16,42)	18,28 (12,06)	52,90 (49,74)	53,98 (48,66)
P ₂	0,81 (0,82)	0,95 (0,36)	3,50 (3,50)	3,01 (1,26)	3,00 (3,00)	3,66 (1,12)	6,50 (6,50)	5,30 (2,38)
F ₁	1,46 (1,45)	1,75 (1,40)	24,93 (24,93)	23,54 (12,20)	13,55 (13,55)	26,42 (5,58)	38,50 (38,47)	32,94 (19,44)
F ₂	1,40 (1,50)	1,52 (1,14)	19,81 (19,50)	21,15 (15,72)	19,06 (9,15)	18,69 (6,08)	29,69 (28,65)	31,29 (22,48)
RC ₁₁	2,02 (1,61)	1,70 (1,40)	37,67 (31,68)	29,02 (24,71)	22,47 (10,70)	22,35 (8,82)	49,49 (42,39)	43,46 (34,05)
RC ₁₂	1,48 (1,15)	1,35 (0,88)	14,13 (8,31)	13,28 (6,73)	15,53 (3,63)	15,04 (3,35)	19,01 (11,95)	19,12 (10,91)
$r(\bar{Y}_o, \bar{Y}_e)$	0,82 (0,66)		0,96 (0,84)		0,75 (0,82)		0,98 (0,92)	
R ²	0,67 (0,44)		0,92 (0,71)		0,56 (0,67)		0,96 (0,85)	

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

4. 1. 3. Estudo da relação entre caracteres

O número de ovos/folha correlacionou-se positiva e significativamente com o número de minas pequenas nas gerações F₁, F₂ e RC₁₁, com o número de minas grandes na geração F₂, e com o número total de minas nas gerações P₁, F₁, F₂ e RC₁₁, indicando que, nestas gerações, a menor oviposição nas plantas resulta no menor número de minas. O número de minas pequenas correlacionou-se positiva e significativamente com o número de minas grandes nas gerações P₂ e F₂, e com o número total de minas em todas as gerações. O número de minas grandes não se correlacionou com o número total de minas apenas na geração RC₁₂ (Tabela 11).

Segundo Oliveira (2004), a constatação da relação entre o número de minas pequenas e o número de minas grandes indica evolução das minas, em tamanho, em função da ausência de compostos com ação de deterrência alimentar. Minas consideradas pequenas durante a avaliação podem ser apenas minas recém formada e por isso ainda de tamanho reduzido. Esta relação foi constada nas gerações P₂ e F₂, o que não era um resultado esperado, especialmente em P₂, devido à presença de acilaçúcares nos tricomas tipo das IV das folhas de LA 716 que conferem resistência à traça-do-tomateiro e outras pragas (Hartmann & St Clair, 1998; Berlinger *et al.*, 1997; Heinz & Zalom, 1995; Juvik *et al.*, 1994; Rodriguez *et al.*, 1993; França *et al.*, 1989).

Contudo, observou-se que os números de minas pequenas e grandes tiveram, de maneira geral, correlação com o número total de minas e esta, por sua vez, correlacionou-se com o número de ovos/folha em quatro dos seis cruzamentos avaliados. Isto indica que menor preferência das fêmeas por ovipositar nas plantas pode ser um indicativo de menor preferência para alimentação por parte das lagartas.

As estimativas de correlações corroboram com as análises das médias das gerações, que indicaram a importância do número total de minas como caráter de resistência à traça-do-tomateiro em programas de melhoramento que visam variedade resistente, a partir do cruzamento entre 'Santa Clara' e LA 716.

Tabela 11 - Estimativas de correlações de Pearson entre quatro caracteres da traça-do-tomateiro em gerações obtidas do cruzamento de 'Santa Clara' x LA 716. Viçosa, 2006

'Santa Clara'			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,3909	0,3708	0,4712*
NMP	-	0,3834	0,8297**
NMG		-	0,764**
'LA 716'			
	NMP	NMG	NTM
NOF	-0,4353	-0,3923	-0,4489
NMP	-	0,7951**	0,9700**
NMG		-	0,9202**
F ₁			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,7507**	0,0505	0,5262*
NMP	-	0,1760	0,7712**
NMG		-	0,7624**
F ₂			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,2329**	0,2158**	0,244**
NMP	-	0,2241**	0,873**
NMG		-	0,663**
RC ₁₁ ('Santa Clara' x F ₁)			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,3671*	0,2711	0,428**
NMP	-	0,037	0,9528**
NMG		-	0,3388*
RC ₁₂ (F ₁ x LA 716)			
	NMP	NMG	NTM
NOF	-0,1576	0,0805	-0,1292
NMP	-	-0,0272	0,9583**
NMG		-	0,2597

NOF = número de ovos/folha, NMP = número de minas pequenas (< 0,5cm), NMG = número de minas grandes (≥ 0,5), NTM = somatório do número de minas pequenas e grandes. **, * Significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste t.

4. 2. Herança da resistência por antixenose de *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777) a *T. absoluta* em cruzamento com *L. esculentum* cv. IPA-5

4. 2. 1. Análises das variâncias das gerações

Observou-se, para número de ovos/folha, variância maior em P₁ (1,67) que em P₂ (0,28), e superior também à encontrada em F₂, que apresentou magnitude de 1,40. Variância maior em P₁ (132,95) que em P₂ (67,76) também foi observada em relação ao número de minas grandes. Todavia, essa foi inferior à encontrada em F₂ (207,43), sendo a maior variância observada na geração RC₁ (513,84). Para número de minas pequenas e número total de minas, constatou-se variância maior em P₂ que em P₁ (3019,54 e 341,15, 3244,79 e 449,83, respectivamente), sendo esta a maior variância obtida nas gerações (Tabela 12).

Os resultados das variâncias também não foram coerentes, como observado naqueles estimados para o cruzamento 'Santa Clara' x LA 716. Isto já era esperado, uma vez, que as plantas de ambos os cruzamentos foram infestadas/avaliadas simultaneamente, sendo influenciadas, portanto, pelas mesmas condições ambientais. A espécie silvestre *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777) é tipicamente alógama, portanto possui maior parte dos locos gênicos em heterozigose e bastante heterogeneidade. Ecolle *et al.* (1999) estudaram a variabilidade entre plantas de LA 1777 e constataram diferenças quanto ao número de minas pequenas.

Tal como para o cruzamento 'Santa Clara' x LA 716, os resultados incoerentes das variâncias podem ser explicados pela própria natureza quantitativa das variáveis, heterogeneidade genotípica do genitor silvestre utilizado no cruzamento e/ou devido aos métodos utilizados na infestação e/ou transporte das plantas da casa-de-vegetação da UFV para a Horta de Pesquisa.

Embora viesadas, as estimativas de variância produziram estimativas de parâmetros genéticos baseados nas mesmas. Maior parte da variância genotípica total foi atribuída à variância de dominância para número de

ovos/folha ($\hat{\sigma}_A^2 = 0,31$ e $\hat{\sigma}_D^2 = 0,81$) e número de minas pequenas ($\hat{\sigma}_A^2 = 143,81$ e $\hat{\sigma}_D^2 = 897,97$). O GMD foi de 2,29 e 3,53, indicando sobredominância no sentido de maiores números de ovos e minas pequenas. No mínimo 15 e 46 genes, controlam respectivamente, o número de ovos e o número de minas pequenas, evidenciando a natureza quantitativa dos mesmos (Tabela 13).

A variância genotípica na população F_2 para número de minas grandes e totais, foi toda atribuída aos desvios de dominância, devido as estimativas negativas da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2 = -210,38$ e $-286,84$, respectivamente), que foi considerada nula para fins de cálculo (Tabela 13).

As herdabilidades no sentido amplo estimadas para número de ovos por folha, número de minas pequenas, número de minas grandes e número total de minas estimadas foram 79,70, 75,33, 67,33 e 73,84%, respectivamente, indicando que maior parte da variação fenotípica é atribuída a causas genéticas (Tabela 13).

Foram obtidas estimativas de herdabilidade no sentido restrito baixas (22,14 e 10,40%, respectivamente), para número de ovos/folha e número de minas pequenas, indicando dificuldade na seleção de plantas resistentes e baixa resposta à seleção em populações segregantes. Estimativas nulas foram obtidas para número de minas grandes e totais, havendo dificuldade de obter resposta à seleção em populações segregantes (Tabela 13).

Os resultados das análises dos dados não corrigidos (valores entre parênteses, Tabela 12) evidenciaram distorções das estimativas das variâncias. Foi obtida maior variância em P_1 que em P_2 em relação ao número de ovos/folha e número de minas grandes (1,06 e 0,35, 208,45 e 93,52, respectivamente) e maior variância em P_2 que em P_1 em relação ao número de minas pequenas e totais (2144,52 e 429,85, 2441,82 e 708,43), sendo superior à encontrada em F_2 , que apresentou magnitude de 1000,79 e 1288,13, respectivamente. Para número de minas grandes a maior variância foi obtida na geração RC_{11} (436,72).

Quanto às estimativas dos componentes de variância, a análise dos dados não corrigidos (valores entre parênteses, Tabela 13), assim como no cruzamento envolvendo 'Santa Clara' x LA 716, resultou em maior número de estimativas negativas dos componentes de variância que a análise dos dados corrigidos, especialmente o componente genotípico. Assim, a correção dos dados para o efeito relativo aos diferentes dias de infestação/avaliação mostrou-se eficiente em minimizar a influência do ambiente sobre as plantas, embora em ambos os casos as estimativas obtidas sejam viesadas devido às limitações do método de infestação utilizado e da heterogeneidade genotípica do genitor silvestre, utilizado no cruzamento parental.

Tabela 12 - Estimativas das variâncias para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Geração	Nº de plantas	NOF	NMP	NMG	NTM
P ₁	20	1,67 (1,06)	341,15 (429,85)	132,95 (208,45)	449,83 (708,43)
P ₂	18	0,28 (0,35)	3019,54 (2144,52)	67,76 (93,52)	3244,79 (2441,82)
F ₁	21	1,08 (0,73)	2280,01 (1661,69)	487,93 (421,11)	2177,91 (1546,34)
F ₂	216	1,40 (1,16)	1382,94 (1000,79)	207,43 (179,53)	1719,49 (1288,13)
RC ₁₁	49	1,23 (0,92)	1398,93 (787,35)	513,84 (436,72)	2307,14 (1400,57)
RC ₁₂	50	1,26 (1,18)	1223,12 (1136,18)	111,41 (82,88)	1418,68 (1191,29)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 13 - Estimativas dos parâmetros genéticos obtidos das variâncias para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF	NMP	NMG	NTM
Variância fenotípica (σ^2_{F})	1,40 (1,16)	1382,93 (1000,79)	207,43 (179,53)	1719,49 (1288,13)
Variância ambiental (σ^2_{E})	0,28 (0,72)	341,15 (1474,44)	67,76(286,05)	449,83 (1560,73)
Variância genotípica (σ^2_{G})	1,11 (0,44)	1041,78 (-473,65)	139,67 (-106,52)	1269,66 (-272,60)
Variância aditiva (σ^2_{A})	0,31 (0,22)	143,81 (78,05)	-210,38 (-160,54)	-286,84 (-15,60)
Variância de dominância (σ^2_{D})	0,81 (0,22)	897,97 (-551,70)	350,05 (54,02)	1556,50 (-257,00)
Herdabilidade no sentido amplo (h_a^2)	79,70 (37,93)	75,33 (0)	67,33 (0)	73,84 (0)
Herdabilidade no sentido restrito (h_r^2)	22,14 (18,97)	10,40 (5,03)	0 (0)	0 (0)
Grau médio de dominância (GMD)	2,29 (1,41)	3,53 (0)	- (-)	- (-)
Nº de genes que controlam o caráter (η)	15 (141)	46 (-)	- (-)	- (-)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

4. 2. 2. Análises das médias das gerações

Maior número de ovos/folha, depositados pelas fêmeas, e maior preferência das lagartas por alimentação (maiores números de minas pequenas, grandes e totais) foram observados nas folhas da cultivar IPA-5 que LA 1777 (Tabela 14), indicando resistência do tipo antixenose de LA 1777 à traça-do-tomateiro. Menor número de minas pequenas nas folhas de LA 1777 em comparação à 'IPA-5' também foram observados por Ecole *et al.* (1999), confirmando a importância desse acesso como fonte de resistência do tipo antixenose à traça-do-tomateiro.

A resistência de LA 1777 às pragas, citada em literatura, tem sido atribuída à presença dos sesquiterpenos produzidos nos tricomas tipo VI das folhas (Eigenbrode *et al.*, 1996; 1994). Segundo Eigenbrode & Trumble (1993), a resistência à *S. exigua* pode ser atribuída aos sesquiterpenos zingibereno, δ -elemeno e γ -elemeno. No entanto, componentes lamelares também podem estar associados com a resistência deste acesso à *S. exigua* (Eigenbrode *et al.*, 1996).

Ecole *et al.* (2000) identificaram os sesquiterpenos 2,5,5-trimetil-1,3,6-heptatrieno, (+) canfeno, farneseno ou santatol, α -bergamoteno, β -sinesal e farnesol como prováveis substâncias envolvidas na resistência de LA 1777 à traça-do-tomateiro (Ecole *et al.*, 2000).

Para todos os caracteres, com exceção do número de ovos/folha, o valor médio da F₁ foi superior à média dos pais, superando o valor do progenitor suscetível no que se refere ao número de minas pequenas e totais, indicando dominância da cultivar suscetível IPA-5. A geração F₂ possui valores médios inferiores ao progenitor 'IPA-5', porém sempre superior ao LA 1777, para todos os caracteres. Os resultados obtidos nos retrocruzamentos foram, de maneira geral, superiores àqueles obtidos nos respectivos progenitores 'IPA-5' e LA 1777 (Tabela 14).

Pelas estimativas do grau médio de dominância permitiu-se determinar dominância parcial para baixos números de ovos/folha (GMD = -0,07), dominância parcial para elevados números de minas grandes (GMD = 0,44) e

sobredominância no sentido do maior número de minas pequenas e totais (GMD = 4,28 e 2,11, respectivamente) (Tabela 14). Dominância parcial para menor número de ovos é resultado interessante, uma vez que facilitaria a obtenção de plantas menos ovipositadas pelas fêmeas da traça-do-tomateiro, num programa de melhoramento que visa a obtenção de linhagem. Já a ocorrência de sobredominância para elevados números de minas pequenas e totais indica que um programa de melhoramento que visa à obtenção de híbrido poderia ser mais eficiente.

Comparando-se o GMD obtido por meio das médias e variâncias, observou-se coerência dos resultados apenas no que refere à sobredominância no sentido de maior número de minas pequenas. Devido às questões anteriormente discutidas em relações as estimativas das variâncias, acredita-se que os resultados das médias proporcionaram estimativas mais confiáveis e, sendo este um trabalho inicial de análise quantitativa de caracteres de resistência à traça-do-tomateiro, com base em variâncias e médias, especialmente em cruzamento envolvendo 'IPA-5' e LA 1777, os resultados apresentados têm grande importância em programas de melhoramento que visam variedade resistente.

Na análise do modelo completo houve significância do efeito aditivo apenas para número de ovos/folha e número de minas grandes. Efeito de dominância foi significativo apenas para número de minas pequenas. Interações epistáticas aditiva x aditiva foram importantes na herança do número de minas pequenas e totais, e interações epistáticas aditiva x dominante foram importantes na herança do número de ovos/folha (Tabela 15).

O efeito aditivo foi o mais importante na determinação do número de ovos/folha e número de minas grandes, o qual explicou, respectivamente, 48,19 e 87,68% da variabilidade disponível em F_2 . O efeito epistático do tipo aditivo x aditivo, foi o mais importante na determinação do número de minas pequenas e totais explicando, respectivamente, 44,58, 42,42% (Tabela 16). A correlação das médias observadas com as estimadas foi máxima para

todos os caracteres ($r = 1,0$), indicando o ajuste dos dados ao modelo completo (Tabela 17).

Na Tabela 18 são mostradas as estimativas dos parâmetros genéticos do modelo aditivo-dominante. A média foi significativa para todos os caracteres pelo teste t a 5% de probabilidade, e o efeito aditivo foi significativo para número de ovos/folha e número de minas grandes. A média foi o efeito mais importante na determinação de todos os caracteres, no entanto, o efeito aditivo também teve importância na determinação do número de minas grandes, uma vez que o efeito de dominância explicou apenas 0,11% da variação total (Tabela 19). Com a correlação das médias observadas com as estimadas evidenciou-se satisfatório ajuste do modelo aditivo-dominante apenas para número de minas grandes, o qual possibilitou estimativas de coeficiente de correlação de 0,92 ($R^2 = 0,85$) (Tabela 20).

Neste estudo ficou evidenciado que o efeito aditivo é importante no controle genético do número de ovos/folha e número de minas grandes, entretanto, apenas no controle do número de minas grandes não se constatou interações epistáticas significativas.

Comparando-se as estimativas das médias obtidas com e sem correção dos dados, constatou-se que estas foram muito próximas. No que se refere às análises das médias, aquelas baseadas nos dados não corrigidos não evidenciaram importância da média ou efeito aditivo na manifestação do caráter, o que foi evidenciado nas análises dos dados corrigidos; confirmando, portanto, a importância da correção dos dados.

Tabela 14 - Estimativas das médias e estimativas do grau médio de dominância (GMD) para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Geração	Nº de plantas	NOF	NMP	NMG	NTM
P ₁	20	1,79 (1,79)	34,99 (33,28)	19,70 (19,70)	52,98 (52,98)
P ₂	18	0,82 (0,82)	27,43 (27,43)	6,67 (7,27)	34,10 (34,09)
F ₁	21	1,27 (1,28)	47,41 (47,41)	16,05 (16,06)	63,47 (64,06)
F ₂	216	1,38 (1,39)	31,40 (32,87)	11,70 (11,46)	43,10 (44,33)
RC ₁₁	49	1,35 (1,21)	43,21 (33,55)	14,87 (13,94)	58,08 (47,41)
RC ₁₂	50	1,51 (1,44)	41,74 (33,75)	9,33 (8,92)	51,07 (42,67)
GMD		-0,07 (-0,07)	4,28 (5,83)	0,44 (0,41)	2,11 (2,17)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 15 - Estimativas, variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e testes de significância dos efeitos genéticos, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF			NMP		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	1,10 (1,51)	0,33 (1,04)	1,92 (1,58)	-13,08 (13,23)	360,69 (1067,07)	-0,69 (0,44)
a	0,49 (0,41)	0,02 (0,05)	3,07* (1,65)	3,78 (9,74)	46,20 (52,91)	0,56 (1,32)
d	0,93 (-0,20)	2,50 (7,43)	0,59 (-0,13)	117,44 (49,96)	2842,59 (7860,29)	2,20* (0,56)
aa	0,20 (-0,23)	0,31 (0,99)	0,37 (-0,15)	44,29 (10,94)	314,49 (1014,16)	2,50* (0,32)
ad	-1,29 (-1,28)	0,30 (0,78)	-2,35* (-1,54)	-4,62 (-19,91)	396,86 (832,89)	-0,23 (-0,69)
dd	-0,76 (-0,08)	1,21 (3,44)	-0,69 (-0,04)	-56,95 (-29,17)	1569,73 (3974,33)	-1,44 (-0,74)
	NMG			NMT		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	11,56 (6,99)	68,83 (281,29)	1,39 (0,67)	-2,38 (20,21)	479,89 (1489,41)	-0,11 (0,57)
a	6,52 (7,04)	2,60 (28,11)	4,04* (1,01)	9,44 (16,79)	50,69 (108,56)	1,33 (1,59)
d	-3,94 (6,63)	565,85 (2221,98)	-0,17 (-0,12)	116,06 (56,59)	3785,89 (11066,96)	1,89 (0,49)
aa	1,62 (6,72)	66,22 (253,23)	0,20 (0,20)	45,92 (17,66)	429,20 (1380,85)	2,22* (0,43)
ad	-1,96 (-4,04)	61,27 (298,89)	-0,25 (0,05)	-4,86 (-24,05)	504,59 (1302,34)	-0,22 (-0,68)
dd	8,43 (-2,19)	322,15 (1021,04)	0,47 (0,09)	-50,21 (31,37)	1952,30 (5323,62)	-1,14 (0,61)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

* significativo em nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 16 - Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Fonte de variação	NOF		NMP		NMG		NTM	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d, aa, ad, dd	3,67 (2,72)	18,72 (19,82)	0,47 (0,37)	3,39 (5,69)	1,94 (1,35)	10,44 (12,49)	0,01 (0,90)	0,10 (7,30)
a/m, d, aa, ad, dd	9,45 (3,96)	48,19 (31,37)	0,31 (1,89)	2,22 (25,50)	16,31 (3,21)	87,68 (33,86)	1,76 (2,72)	15,20 (24,31)
d/m, a, aa, ad, dd	0,35 (0,46)	1,77 (3,98)	4,85 (0,84)	34,67 (12,57)	0,03 (1,23)	0,15 (10,02)	3,56 (1,32)	30,73 (13,46)
aa/m, a, d, ad, dd	0,14 (0,80)	0,69 (5,54)	6,24 (0,22)	44,58 (3,02)	0,04 (0,62)	0,21 (4,74)	4,91 (0,44)	42,42 (4,73)
ad/m, a, d, aa, dd	5,53 (2,98)	28,18 (21,41)	0,05 (0,99)	0,38 (11,34)	0,06 (1,31)	0,34 (17,27)	0,05 (1,51)	0,40 (12,15)
dd/m, a, d, aa, ad	0,48 (1,87)	2,45 (17,87)	2,07 (2,95)	14,76 (41,86)	0,22 (2,43)	1,18 (21,61)	1,29 (4,13)	11,15 (38,04)
Total	19,62 (12,79)	100,00	13,99 (7,26)	100,00	18,60 (10,15)	100,00	11,58 (11,02)	100,00

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 17 – Médias observadas e esperadas para cada uma das gerações, no modelo completo, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Geração	NOF		NMP		NMG		NTM	
	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada
P ₁	1,79 (1,79)	1,79 (1,79)	34,99 (33,28)	34,99 (33,28)	19,70 (19,70)	19,70 (19,70)	52,98 (52,98)	52,98 (52,98)
P ₂	0,82 (0,82)	0,82 (0,82)	27,43 (27,43)	27,43 (27,43)	6,67 (7,27)	6,67 (7,27)	34,10 (34,09)	34,10 (34,09)
F ₁	1,27 (1,28)	1,27 (1,28)	47,41 (47,41)	47,41 (47,41)	16,05 (16,06)	16,05 (16,06)	63,47 (64,06)	63,47 (64,06)
F ₂	1,38 (1,39)	1,38 (1,39)	31,40 (32,87)	31,40 (32,87)	11,70 (11,46)	11,70 (11,46)	43,10 (44,33)	43,10 (44,33)
RC ₁₁	1,35 (1,21)	1,35 (1,21)	43,21 (33,55)	43,21 (33,55)	14,87 (13,94)	14,87 (13,94)	58,08 (47,41)	58,08 (47,41)
RC ₁₂	1,51 (1,44)	1,51 (1,44)	41,74 (33,75)	41,74 (33,75)	9,33 (8,92)	9,33 (8,92)	51,07 (42,67)	51,07 (42,67)

r (média observada, média esperada) = 1,0

$R^2 = 1,0$

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 18 – Estimativas, variâncias ($\hat{\sigma}^2$) e testes de significância dos efeitos genéticos, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Parâmetros	NOF			NMP		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	1,24 (1,40)	0,02 (0,02)	9,80* (8,9*)	30,52 (32,27)	25,26 (32,28)	6,07* (6,42*)
a	0,32 (0,43)	0,02 (0,03)	2,57* (2,11*)	3,46 (8,12)	21,94 (35,42)	0,74 (1,40)
d	0,23 (-0,54)	0,06 (0,05)	0,93 (-2,75)	10,14 (-14,47)	103,85 (87,64)	0,99 (-4,53*)
	NMG			NMT		
	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t	Estimativa	$\hat{\sigma}^2$	t
m	12,64 (11,63)	2,35 (6,74)	8,25* (5,38*)	41,85 (45,73)	28,56 (57,01)	7,83* (7,16*)
a	6,17 (2,19)	1,20 (6,56)	4,37* (0,37)	9,19 (9,59)	25,91 (59,82)	1,80 (1,40)
d	-0,98 (-5,66)	10,43 (18,79)	-0,30 (-3,83*)	11,85 (-20,45)	117,35 (151,93)	1,09 (-5,25*)

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

* significativo em nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 19 - Decomposição não-ortogonal da soma de quadrados de parâmetros ajustados, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Fonte de variação	NOF		NMP		NMG		NTM	
	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d	96,01 (98,05)	92,77 (55,55)	36,86 (49,71)	96,00 (47,20)	68,05 (37,89)	78,01 (51,23)	61,33 (64,47)	93,23 (44,03)
a/m, d	6,62 (9,58)	6,40 (5,96)	0,54 (2,90)	1,42 (3,13)	19,08 (1,98)	21,88 (7,70)	3,26 (3,13)	4,95 (2,16)
d/m, a	0,86 (38,62)	0,83 (38,49)	0,99 (39,10)	2,58 (49,67)	0,09 (26,38)	0,11 (41,70)	1,20 (53,17)	1,82 (53,81)
Total	103,49 (146,25)	100,00	38,39 (91,71)	100,00	87,22 (66,25)	100,00	65,79 (120,77)	100,00

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

Tabela 20 – Médias observadas (\bar{Y}_o) e esperadas (\bar{Y}_e) para cada uma das gerações, no modelo aditivo-dominante, para número de ovos/folha (NOF), número de minas pequenas (NMP), número de minas grandes (NMG) e número total de minas (NTM), avaliados em plantas de tomate das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ a partir do cruzamento entre 'IPA-5' e LA 1777. Viçosa, 2006

Geração	NOF		NMP		NMG		NTM	
	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada	Média observada	Média esperada
P ₁	1,79 (1,79)	1,56 (1,82)	34,99 (33,28)	33,97 (40,39)	19,70 (19,70)	18,81 (13,82)	52,98 (52,98)	51,04 (55,32)
P ₂	0,82 (0,82)	0,93 (0,97)	27,43 (27,43)	27,06 (24,15)	6,67 (7,27)	6,46 (9,44)	34,10 (34,09)	32,67 (36,14)
F ₁	1,27 (1,28)	1,47 (9,89)	47,41 (47,41)	40,65 (17,80)	16,05 (16,06)	11,66 (5,97)	63,47 (64,06)	53,70 (25,28)
F ₂	1,38 (1,39)	1,36 (1,13)	31,40 (32,87)	35,58 (25,03)	11,70 (11,46)	12,15 (8,80)	43,10 (44,33)	47,78 (35,50)
RC ₁₁	1,35 (1,21)	1,52 (1,34)	43,21 (33,55)	37,31 (29,09)	14,87 (13,94)	15,23 (9,90)	58,08 (47,41)	52,37 (40,30)
RC ₁₂	1,51 (1,44)	1,20 (0,91)	41,74 (33,75)	33,86 (20,97)	9,33 (8,92)	9,06 (7,71)	51,07 (42,67)	43,19 (30,71)
r (\bar{Y}_o, \bar{Y}_e)	0,74 (0,78)		0,83 (0,61)		0,92 (0,60)		0,88 (0,66)	
R ²	0,55 (0,61)		0,69 (0,37)		0,85 (0,36)		0,77 (0,44)	

Valores entre parênteses são referentes às análises dos dados não corrigidos.

4. 2. 3. Estudo da relação entre caracteres

Houve correlação positiva e significativa do número de ovos/folha com o número de minas pequenas nas gerações P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂, com o número de minas grandes nas gerações P₂ e F₂, e com o número total de minas em todas as gerações, exceto P₁. Em todas as gerações, não houve correlação significativa do número de minas grandes com o número de minas pequenas, porém houve correlação positiva e significativa com o número total de minas. O número de minas grandes correlacionou-se positiva e significativamente com o número total de minas nas gerações P₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂ (Tabela 21).

Quando não há relação entre o número de minas pequenas e grandes, o número total de minas pode ser indicativo de baixa preferência por oviposição (Oliveira, 2004). Isto foi observado nas correlações entre o número de ovos/folha e o número total de minas, as quais foram positivas e significativas em cinco das seis gerações avaliadas (P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₁₂), indicando que a menor preferência das fêmeas em ovipositar nas folhas resulta em menor número de galerias formadas. Além disso, o número de minas pequenas e grandes também foram correlacionados positiva e significativamente com o número total de minas, confirmando que o número total de minas pode ser um indicativo da baixa preferência por oviposição.

Pela análise das correlações demonstra-se que o número total de minas pode ser importante como caráter de resistência à traça-do-tomateiro. Todavia, devido à análise das médias ter evidenciado pouca importância dos efeitos aditivos na manifestação do caráter, o uso do mesmo na seleção e obtenção de plantas mais resistentes é dificultada em programas de melhoramento que visam variedade resistente a partir de cruzamentos envolvendo 'IPA-5' e LA 1777.

Tabela 21 – Estimativas de correlações de Pearson entre quatro caracteres da traça-do-tomateiro em gerações obtidas do cruzamento de IPA-5 x LA 1777. Viçosa, 2006

'IPA-5'			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,26667	0,1535	0,3159
NMP	-	-0,0157	0,8175**
NMG		-	0,5299*
LA 1777			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,5757*	0,6621**	0,6552**
NMP	-	0,1006	0,9898**
NMG		-	0,2453
F ₁			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,4348*	0,1102	0,4971*
NMP	-	-0,2797	0,8908**
NMG		-	0,1871
F ₂			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,1653*	0,2328**	0,2291**
NMP		0,1204	0,9387**
NMG			0,4553**
RC ₁₁ (IPA-5 x F ₁)			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,621**	0,2641	0,6082**
NMP	-	0,2324	0,8884**
NMG		-	0,6529**
RC ₁₂ (F ₁ x LA 1777)			
	NMP	NMG	NTM
NOF	0,4604**	0,175	0,4765**
NMP	-	0,1137	0,9605**
NMG		-	0,3859**

NOF = número de ovos/folha, NMP = número de minas pequenas (< 0,5cm), NMG = número de minas grandes (≥ 0,5), NTM = somatório do número de minas pequenas e grandes. **, * Significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste t.

5. CONCLUSÕES

- a) A correção dos dados é suficiente em minimizar o efeito devido aos diferentes dias de infestação/avaliação;
- b) A menor preferência por oviposição e alimentação caracteriza resistência do tipo antixenose em LA 716 e LA 1777;
- c) Tanto o modelo completo quanto o aditivo-dominante são apropriados ao estudo dos dados do número de minas pequenas e número total de minas no cruzamento 'Santa Clara' x LA 716, e do número de minas grandes no cruzamento 'IPA-5' x LA 1777;
- d) Há dominância parcial para maior número de ovos/folha, e maiores números de minas pequenas, grandes e totais no cruzamento envolvendo 'Santa Clara' x LA 716.
- e) Há dominância parcial para menor número de ovos/folha e maior número de minas grandes, e sobredominância no sentido de maior número de minas pequenas e totais no cruzamento envolvendo 'IPA-5' e LA 1777;
- f) O efeito aditivo é importante na determinação dos caracteres de resistência, em populações oriundas do cruzamento 'Santa Clara' x LA 716;
- g) Os efeitos de dominância e aqueles devido a interações epistáticas são mais importantes que os aditivos na determinação dos caracteres de

resistência, em populações oriundas do cruzamento 'IPA'-5 x LA 1777;

- h) A seleção para menor número de ovos/folha em plantas é válida como critério de seleção de plantas resistentes à traça-do-tomateiro em populações derivadas dos cruzamentos 'Santa Clara' x LA 716 e 'IPA-5' x LA 1777;
- i) O número total de minas, como caráter de resistência à traça-do-tomateiro, é importante em programas de melhoramento que visam variedade resistente, a partir de cruzamentos envolvendo 'Santa Clara' x LA 716.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIANUAL. **Anuário da agricultura brasileira**. São Paulo: FNP Consultoria e Comércio, 2005. 504p.

ARAGÃO, C. A.; DANTAS, B. F.; BENITES, F. R. G. Efeito de aleloquímicos em tricomas foliares de tomateiro na repelência a ácaro (*Tetranychus urticae* Koch.) em genótipos com teores contrastantes de 2-tridecanona. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 16, n. 1, p. 83-88, 2002.

AZEVEDO, S. M.; FARIA, M. V.; MALUF, W. R.; OLIVEIRA, A. C. B.; FREITAS, J. A. Zingiberene-mediated resistance to the South American tomato pinworm. **Euphytica**, Dordrecht, v. 134, n. 3, p. 347-351, 2003.

BAI, G. H.; SHANER, G.; OHM, H. Inheritance of resistance of *Fusarium graminearum* in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 100, p. 1-8, 2000.

BARBOSA, L. V.; MALUF, W. R. Heritability of 2-tridecanone-mediated arthropod resistance in an interspecific segregation generation of tomato. **Brazilian Journal of Genetics**, Ribeirão Preto, v. 19, n. 3, p. 465-468, 1996.

BERLINGER, M. J.; TAMIM, M.; TAL, M.; MILLER, A. R. Resistance of *Lycopersicon pennellii* accessions to *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 90, n. 6, p. 1690-1696, 1997.

BLAUTH, S. L.; CHURCHILL, G.A.; MATSCHLER, M.A. Identification of quantitative trait locos associated with acylsugar accumulation using intraspecific populations of the wild tomato, *Lycopersicon pennellii*. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 96, n. 3-4, p. 458-467, 1998.

BURKE, A. B.; GOLDSBY, G.; MUDD, J. B. Polar epicuticular lipids of *Lycopersicon pennellii*. **Phytochemistry**, Oxiford, v. 26, n. 9, p. 2567-2571, 1987.

CABRAL, C. B.; MILACH, S. C. K.; CRANCIO, L. A.; PACHECO, M. T. Herança do peso de grãos primários e secundários de aveia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 1, p.73-80, 2002.

CABRAL, C. B.; MILACH, S. C. K.; FEDEREZZI, L. C.; BOTHONA, C. A.; TADERKA, I.; TISIAN, L. M.; LIMBERGER, E. Genetics of naked grain oats in crosses with Brazilian genotypes. **Genetics and Molecular Biology**, v. 23, n. 4, P. 851-854, 2000.

CARTER, C. D.; SACALIS, J. N.; GIANFAGNA, T. Zingiberene and resistance to Colorado potato beetle in *Lycopersicon hirsutum* f. *hirsutum*. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Minnesota, v. 37, n. 1, p. 206-210, 1989.

CARTER, C. D.; SNYDER, J. C. Mite responses and trichome in a full-sib F₂ family of *Lycopersicon esculentum* x *L. hirsutum*. **Journal of American Society Horticulturae Science**, Alexandria, v. 111, n. 1, p. 130-133, 1985.

CAMPOS, G. A. **Inter-relações entre teor de zingibereno, tipos de tricomas foliares e resistência a ácaros *Tetranychus evansi* em tomateiro.** Lavras, 1999. 65p. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Lavras, 1999.

CARVALHO, F. I. F.; SILVA, S. A.; KUREK, A. J.; MARCHIORO, V. S. **Estimativas e implicações da herdabilidade como estratégia de seleção.** Pelotas: Universitária, 2001. 99p.

CRAMER, D. W.; KUPER, H.; HARLOW, B. L.; TITUS-ERNSTOFF, L. Carotenoids, antioxidants and ovarian cancer risk in pre-and postmenopausal women. **International Journal of Cancer**, Califórnia, v. 94, n. 1, p. 128-134, 2001.

CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa.** Viçosa: UFV, 2005. 648p.

CRUZ, C. D. **Programa Genes:** aplicativo computacional em genética e estatística: (versão Windows). Viçosa: UFV, 2001. 648p.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético.** 2. ed. Viçosa: UFV, 1997. 394p.

DAVIES, I. N.; HOBSON, G. E. The constituents of tomato fruit – the influence of environment, nutrition and genotype. **CRC Critical Review of Food Science Nutrition**, n. 15, p. 205-280, 1981.

ECOLE, C. C.; PICANÇO, M.; JHAM, G. N.; GUEDES, R. N. C. Variability of *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* and possible compounds involved in its resistance to *Tuta absoluta*. **Agricultural and Forest Entomology**, Banchory, v. 1, n. 4, p. 249-254, 1999.

ECOLE, C.C.; PICANÇO, M.; MOREIRA, M. D.; MAGALHÃES, S. T. V. Componentes químicos associados à resistência de *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* a *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 29, n. 2, p. 327-337, 2000.

EIGENBRODE, S. D.; TRUMBLE, J. T. Antibiosis to Beet Armyworm (*Spodoptera exigua*) in *Lycopersicon* accessions. **Horticultural Science**, Alexandria, v. 28, n. 9, p. 932-934, 1993.

EIGENBRODE, S. D.; TRUMBLE, J. T.; MILLAR, J. G.; WHITE, K. K. Topical toxicity of tomato sesquiterpenes to the beet armyworm and the role of these compounds in resistance derived from an accession of *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum*. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Minnesota, v. 42, n. 3, p. 807-810, 1994.

EINGENBRODE, S. D.; TRUMBLE, J. T.; WHITE, K. K. Tricome exudates and resistance to beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) in *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* accessions. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 25, n. 1, p. 90-95, 1996.

FARRAR JR, R. R.; KENNEDY, G. G. relationship of leaf lamellar-based resistance to *Leptinotarsa decemlineata* and *Heliothis zea* in a wild tomato *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* PI 134417. **Entomologia Experimentalis et applicata**, v. 58, n. 1, p. 61-67, 1991.

FERY, R. L.; KENNEDY, G. G. Genetic analysis of 2-tridecanone concentration, leaf trichome characteristics, and tobacco hornworm resistance in tomato. **Journal of American Society Horticulturæ Science**, Alexandria, v. 112, n. 5, p. 886-891, 1987.

FILGUEIRA, F. A. R. **Solanáceas**: agrotecnologia moderna na produção de tomate, batata, pimentão, berinjela e jiló. Lavras: Editora UFLA, 2003. 333p.

FOBES, J. F.; MUDD, J. B.; MARSDEN, M. P. F. Epicuticular lipid accumulation on the leaves of *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D'Arcy e *Lycopersicon esculentum* Mill. **Plant Physiology**, Rockville, v. 77, n. 1, p. 567-570, 1985.

FONTES, P. C. R.; SILVA, D. J. H. **Produção de tomate de mesa**, Viçosa: Aprenda Fácil, 2002. 196p.

FRANÇA, F. H.; MALUF, W. R.; FERREIRA-ROSSI, P. E.; MIRANDA, J. E. C.; COELHO, M. C. F.; CASTELO BRANCO, M.; RESENDE, A. M. Breeding for resistance to *Scrobipalpula absoluta* (Meyrick) among *Lycopersicon* accessions in Brazil. In: _____. **Tomato and pepper production in the tropics (Asina Vegetable Research and Development Center)**. Shanhua: [s. n.], 1989. p. 113-122.

FREITAS, J. A.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; GOMES, L. A. A.; BERARZOTTI, E. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and withefly resistance in tomato. **Euphytica**, Dordrecht , v. 127, n. 2, p. 275-287, 2002.

FREITAS, J. A.; CARDOSO, M G.; MALUF, E. R.; SANTOS, C. D.; NELSON, D. L.; COSTA, J. T.; SOUZA, E. C.; SPADA, L. Identificação do sesquiterpeno zingibereno, aleloquímico responsável pela resistência à *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) na cultura do tomateiro. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 22, n. 4, p. 483-489, 1998.

GALLO, D., NAKANO, O., SILVEIRA NETO, S., CARVALHO, R. P. L., BAPTISTA, G. C., BERTI FILHO, E., PARRA, J. R. P., ZUCCHI, R. A., ALVES, S. B., VENDRAMIM, J. D., MARCHINI, L. C., LOPES, J. R. S., OMOTO, C. **Entomologia agrícola**. Piracicaba: FEALQ, 2002. 920 p.

GIORDANO, L. B.; SILVA, C. Hibridação em tomate. In: BORÉM, A. **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa: UFV, 1999. p. 463-480.

GIUSTOLIN, T. A.; VENDRAMIM, J. D. Efeito dos aleloquímicos 2-tridecanona e 2-undecanona na biologia de *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 25, n. 3, p. 417-422, dez. 1996.

GOFFREDA, J. C.; MUTSHLER, M. A.; AVÉ, D. A.; TINGEY, W. M.; STEFFENS, J. C. Aphid deterrence by glucose esters in glandular trichome exudate of wild tomato, *Lycopersicon pennellii*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 15, n. 7, p. 2135-2147, 1989.

GONÇALVES-GERVÁSIO, R. C. R.; CIOCIOLA, A. I.; SANTA-CECÍLIA, L. V. C.; MALUF, W. R. Aspectos biológicos de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) em dois germoplasma de tomateiro contrastantes quanto ao teor de 2-tridecanona nos folíolos. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 23, n. 2, p. 247-251, 1999.

GONÇALVES, L. D.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; RESENDE, J. T. V.; CASTRO, E. M.; SANTOS, N. M.; NASCIMENTO, I. R.; FARIA, E. M.; Relação do zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 2, p. 267-273, 2006.

GONÇALVES, M. I. F.; MALUF, W. R.; GOMES, L. A. A.; BARBOSA, L. V. Variation of 2-tridecanona level in tomato plant leaflets and resistance to two mite species (*Tetranychus* sp.). **Euphytica**, Dordrecht, v. 104, n. 1, p. 33-38, 1998.

GRAY, L.; COLLVINO, G.; GILARDON, E.; HERNANDEZ, C.; OLSEN, A. Heredabilidad de la resistencia a la "polilla del tomate" (*Tuta absoluta* Meyrick) y su correlacion genetica com caracteres de calidad, en descendencias de cruzas interespecificas del genero *Lycopersicon*. **Investigacion Agraria: Produccion y Proteccion Vegetal**, Madrid, v. 14, n. 3, p. 445-451, 1999.

GUEDES, R. N. C.; PIKANÇO, M. C.; MATIOLI, A. L.; ROCHA, D. M. Efeito de inseticidas e sistemas de condução do tomateiro no controle de *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 23, n.2, p. 321-325, 1994.

HANSON, P. M.; CHEN, J.; KUO, G. Gene action and heritability of high-temperature fruit set in tomato line CL 5915. **HortScience**, v. 37, n. 1, p. 172-175, 2002.

HARTMANN, J. B.; StCLAIR, D. A. Variation for insect resistance and horticultural traits in tomato inbred backcross populations derived from *Lycopersicon pennellii*. **Crop Science**, Madison, v. 38, n. 6, p. 1501-1508, 1998.

HAWTHORNE, D. J.; SHAPIRO, J. A.; TINGEY, W. M.; MUTSCHLER, M. A. Trichome-borne and artificially applied acylsugars of wild tomato deter feeding and oviposition of the leafminer *Liriomiza trifolii*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Amsterdam, v. 65, n. 1, p. 65-73, 1992.

HEINZ, K. M.; ZALOM, F. G. Variation in trichome-based resistance to *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) oviposition on tomato. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 1, n. 88, p. 1494-1502, 1995.

KUROZAWA, C.; PAVAN, M.A. Doenças do tomateiro. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A.; REZENDE, J.A.M. (Ed.) **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 3.ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1997. v.2, p.690-719.

JUVIK, J. A.; SHAPIRO, J. A.; YOUNG, T. E.; MUTSCHLER, M. A. Acylglucoses from wild tomatoes alter behavior and reduce growth and survival of *Helicoverpa zea* and *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 87, n. 2, p. 482-492, 1994.

LABORY, C. R. **Repetibilidade, herdabilidade no sentido restrito e mecanismo de resistência do teor do aleloquímico 2-tridecanona em *Lycopersicon* spp. à traça-do-tomateiro *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) Lepidoptera - Gelechiidae**. Lavras, 1996. 59p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras.

LARA, F. M. **Princípios de resistência de plantas**. São Paulo: Ícone, 1991. 336p.

LEITE, G. L. D.; PICANÇO, M.; AZEVEDO, A. A.; GONRING, A. H. R. Effect of trichomes, allelochemicals and minerals on the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* leaf miner. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 11, p. 2059-2064, 1999.

LEITE, G. L. D.; PICANÇO, M.; GUEDES, R. N. C.; ZANUNCIO, J. C. Role of plant age in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* to the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). **Scientia Horticulturae**, Netherlands, v. 89, n. 2, p. 103-113, 2001.

LEITE, G. L. D.; PICANÇO, M. C.; SILVA, D. J. H.; MATA, A. A. C.; JHAM, G. N. Distribuição de oviposição de *Scrobipalpuloides absoluta* no dossel de *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon hirsutum* e *Lycopersicon peruvianum*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 13, n. 1, p. 47-51, 1995.

LEMKE, C. A.; MUTSCHLER, M. A. Inheritance of glandular trichomes in crosses between *Lycopersicon esculentum* and *Lycopersicon pennellii*. **Journal of American Society Horticulturae Science**, Alexandria, v. 109, n. 5, p. 592-596, 1984.

LEITE, G. L. D.; PICANÇO, M. C.; SILVA, D. J. H.; MATA, A. A. C.; JHAM, G. N. Distribuição de oviposição de *Scrobipalpuloides absoluta* no dossel de *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon hirsutum* e *Lycopersicon peruvianum*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 13, n. 1, p. 47-51, 1995.

LIEDL, B. E.; LAWSON, D. M.; WHITE, K. K.; SHAPIRO, J. A.; COHEN, D. E.; CARSON, W. G.; TRUMBLE, J. T.; MUTSCHLER, M. A. Acylglucoses of the wild tomato *Lycopersicon pennellii* (Corr.) D'Arcy alters settling and reduces oviposition of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 88, n. 3, p. 742-748, 1995.

LOWSON, D. M.; LUNDE, C. F.; MUTSCHLER, M. A. Marker-assisted transfer of acylsugar-mediated pest resistance from the wild tomato, *Lycopersicon pennellii*, to the cultivated tomato, *Lycopersicon esculentum*. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 3, n. 4, p. 307-317, 1997.

MALUF, W. R.; BARBOSA, L. V.; SANTA-CECÍLIA, L. V. 2-tridecanone-mediated mechanisms of resistance to the South American tomato pinworm *Scrobipalpuloidea absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) in *Lycopersicon* spp. **Euphytica**, Dordrecht, v. 93, n. 2, p. 189-194, 1997.

MALUF, W. R.; CAMPOS, G. A.; CARDOSO, M. A. Relationships between trichome types and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. **Euphytica**, Dordrecht, v. 73, n. 1, p. 73-80, 2001.

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

McNALLY, K. L. & MUTSCHLER, M. A. Use of introgression lines and zonal mapping to identify RAPD markers linked to QTL. **Molecular Breeding**, v. 3, p. 203-212, 1997.

MELO, M.; CAMPOS, A. D. Ocorrência de inimigos naturais da traça-do-tomateiro *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) em Pelotas, Rio grande do Sul. **Agropecuária Clima Temperado**, Pelotas, v. 3, n. 2, p. 269-274, 2000.

MINAMI, K.; HAAG, H. P. **O tomateiro**. 2. ed. Campinas: Fundação Cargill, 1989. 397p.

MIRANDA FILHO, J. B. Endogamia ou consaguinidade. 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. 629-647.

MOREIRA, G. R.; SILVA, D. J. H.; PICANÇO, M. C.; PETERNELLI, L. A. CALIMAN, F. R. B. Divergência genética e subcoleção representativa de populações da traça-do-tomateiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 5, p. 437-443, 2004.

MOREIRA, L. A.; CASALI, V. W. D.; PICANÇO, M. Seleção de fontes de resistência à traça-do-tomateiro em nível de campo. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 14, n. 1, p. 101, 1996.

MUTSCHLER, M. A.; DOERGE, R. W.; LIU, S. C.; KUAI, J. P.; LIEDL, B. E.; SHAPIRO, J. A. QTL analysis of pest resistance in the wild tomato *Lycopersicon pennellii*: QTLs controlling acylsugar level and composition. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 92, n. 6, p. 709-718, 1996.

NIEHUIS, J.; HELENTJARIS, T.; SLOCUM, M. et al. Restriction fragment length polymorphism analysis of locos associated with insect resistance in tomato. **Crop Science**, Madison, v. 27, p. 797-803, 1987.

NGUYEN, M. L.; SCHWARTZ, S. J. Lycopene: chemical and biological properties. **Food Technology**, Chicago, v. 53, n. 2, p. 38-45, 1999.

OLIVEIRA, F. A. **Antixenose em acessos de tomateiro do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV a *Tuta absoluta* e suas possíveis causas químicas**. Viçosa, 2004. 49p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa.

PAMPLONA, A. M. S. R. **Avaliação de genótipos de tomate *Lycopersicon* ssp. Com diferentes concentrações de açúcares, quanto a resistência a *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemitera: Aleyrodidae)**. Lavras, 2001. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Lavras.

PEGORARO, D. G.; BARBOSA NETO, J. F.; SOGLIO, F. K. D.; VACARO, E.; NUSS, E. C.; CONCEIÇÃO, L. D. H. Herança da resistência à mancha-foliar de feoféria em milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 3, p. 329-336, 2002.

PEIXOTO, A. **O mercado de tomate no Brasil e suas tendências**. Unicamp, 2003. <http://www.agr.unicamp.br/tomates/pdfs/wrktom001.pdf> (acessado em 10/12/2005).

PAREIRAA, G. V. N. **Seleção para alto teor de açúcares em genótipos de tomateiro e sua relação com a resistência ao ácaro vermelho (*Tetranychus evansi*) e à traça (*Tuta absoluta*)**. Lavras, 2005. 70p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal de Lavras.

PEREIRA, E. P.; LEAL, N. R.; PEREIRA, M. G. Controle genético da concentração de 2-tridecanona e de 2-undecanona em cruzamentos interespecíficos de tomateiro. **Bragantia**, Campinas, v. 59, n. 2, p. 165-172, 2000.

PICANÇO, M. C.; PAULA, S. V.; MORAES JÚNIOR, A. R.; OLIVEIRA, I. R.; SEMEÃO, A. A.; ROSADO, J. F. Impactos financeiros da adoção de manejo integrado de pragas na cultura do tomateiro. **Acta Scientiarum Agronomy**, Maringá, v. 25, n. 2, p. 245-252, 2004.

PICANÇO, M. C.; SILVA, D. J.; LEITE, G. L. D. MATA, A. C.; JHAM, G. N. Intensidade de ataque de *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick, 1917) ao dossel de três espécies de tomateiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 30, p. 429-433, 1995.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; ZIMMERMAN, M. J. Genética quantitativa em plantas autógamas. Goiânia: UFG, 1993. 271p.

RAHIMI F. R.; CARTER. C. D. Inheritance of zingiberene in *Lycopersicon*. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 87, n. 5, p. 593-597, 1993.

RAO, A. L. Lycopene, tomatoes, and the prevention of coronary heart disease. **Experimental Biology and Medicine**, Maywood, v. 227, p. 908-913, 2002.

RESENDE, T. V.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. G.; NELSON, D. L.; FARIA, M. V. Inheritance of acylsugar contents in tomatoes derived from an interspecific cross with the wild tomato *Lycopersicon pennellii* and their effect on spider mite repellence. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 1, n. 2, p. 106-116, 2002.

RESENDE, J. T.V.; MALUF, W. R.; FARIA, M. V.; PFANN, A. Z.; MASCIMENTO, I. R. Acylsugars in tomato leaflets confer resistance to the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta* Meyr. **Scientia Agricola**, v. 63, n. 1, p. 20-25, 2006.

RODRIGUEZ, A. Z.; TINGEY, W. M.; MUTSCHELER, M. A. Acylsugar of *Lycopersicon pennellii* deter settling and feeding of green peach aphid (Homoptera: Aphidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 86, n. 1, p. 34-39, 1993.

SHAPIRO, J. A.; STEFFENS, J. C.; MUTSCHLER, M. A. Acylsugars of the wild tomato *Lycopersicon pennellii* in relation to geographic distribution of the species. **Biochemical Systematics and Ecology**, Oxford, v. 22, n. 6, p. 545-561, 1994.

SCHUELTER, A.; R.; CASALI, V. W. D.; CRUZ, C. D.; FINGER, F. L.; AMARAL JÚNIOR, A. T.; SHIMOYA, A. Biometrical analysis of a mutant that increases shelf-life of tomato fruits. **Crop Breeding and Applied Botechnology**, v. 1, n. 1, p. 44-51, 2001.

SCHUELTER, A. R.; SOUZA, I. R. P.; TAVARES, F. F.; SANTOS, M. X.; OLIVEIRA, E.; GUIMARÃES, C. T. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v.2, n.1, p.80-86, 2003.

SIQUEIRA, H. A. A.; GUEDES, R. N. C.; FRAGOSO, D. B.; MAGALHÃES, L. C. Abamectrin resistance and synergism in Brazilian populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). **International Journal of Pest Management**, Cardiff, v. 47, p. 247-251, 2001.

SIQUEIRA, H. A. A.; GUEDES, R. N. C.; PICANÇO, M. C. Cartpap resistance and synergism in populations of *Tuta absoluta* (Lep., Gelechiidae). **Journal of Applied Entomology**, London, v. 124, n. 5-6, p. 233-238, 2000a.

SIQUEIRA, H. A. A.; GUEDES, R. N. C.; PICANÇO, M. C. Insecticide resistance in populations of *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). **Agricultural and Forest Entomology**, London, v. 2, n. 2, p. 147-153, 2000b.

SOUZA, J. C.; REIS, P. R. **Traça-do-tomateiro**: histórico, reconhecimento, biologia, prejuízos e controle. Belo Horizonte: EPAMIG, 2000. 32p. (EPAMIG. Boletim técnico, 37).

SUINAGA, F. A.; CASALI, V. W. D.; SILVA, D. J. H.; PICANÇO, M. C. Dissimilaridade genética de fontes de resistência de *Lycopersicon* spp. a *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 9, n. 4, p. 371-376, 2003.

SUINAGA, F. A.; CASALI, V. W. D.; PICANÇO, M. C.; SILVA, D. J. H. Capacidade combinatória de sete caracteres de resistência de *Lycopersicon* spp. à traça-do-tomateiro. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 2, p. 243-248, 2004.

TAYLOR, B. Biosystematics of the tomato. In: ATHERTON, J. G., RUDICH, J. **The tomato crop: a scientific basis for improvement**. New York: Chapman and Hall, 1986. p.1-30.

THOMAZINI, A. P. B. W.; VENDRAMIM, J. D.; BRUNHEROTTO, R.; LOPES-MARIA, T. R. Efeito de genótipos de tomateiro sobre a biologia e oviposição de *Tuta absoluta*. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, n. 2, p. 283-288, 2001.

TOSCANO, L. C.; BOIÇA JÚNIOR, A. J. Atratividade de genótipos de tomateiro *Lycopersicon* spp. a mosca branca *Bemisia argentifolii*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 17, n. 3, p. 33, 1999.

VALOIS, A. C. C.; NASS, L. L.; GOES, M. Conservação *ex situ* de recursos genéticos vegetais. 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. 124-147.

WALTERS, D.S.; STEFFENS, J.C. Branched chain amino acid metabolism in the biosynthesis of *Lycopersicon pennellii* glucose esters. **Plant Physiology**, Denville, v.93, n.3, p.1544-1551, 1990.

ZAMIR, D.; BEN-DAVID, T. S.; RUDICH, J., JUVIK, A. Frequency distributions and linkage relationships of 2-tridecanone in interspecific segregating generations of tomato. **Euphytica**, Dordrecht, v. 33, n. 4, p. 481-488, 1984.

ZDRAVKOVIC, J.; BIECHE, B.; BRANTHOME, X., MARKOVIC, Z.; ZEČEVIC, B.; ZDRAVKOVIC, M.; SETENOVIC'-RAJIČIC, T. Epistatic gene effects on the fruit shape of the parents of F₁, F₂, BC₁ and BC₂ progeny. **Acta Horticulturae**, n. 613, p. 321-325, 2003.

ZDRAVKOVIC, J.; ZIVOSLAV, M.; MIRJANA, M.; BOGOLJUB, Z.; MILAN, Z. Epistatic gene effects on the yield of the parents of F₁, F₂, BC₁ and BC₂ progeny. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 22, n. 3, p. 261-266, 2000.