



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

WILMAR FERREIRA LIMA

**ESTUDO GENÉTICO DA RESISTÊNCIA E TOLERÂNCIA DA
SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA COM BASE NA
PRODUTIVIDADE DE GRÃOS**

LONDRINA

2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

WILMAR FERREIRA LIMA

**ESTUDO GENÉTICO DA RESISTÊNCIA E TOLERÂNCIA DA
SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA COM BASE NA
PRODUTIVIDADE DE GRÃOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para obtenção do título de Doutor em Agronomia.

Orientador: Cássio E. C. Prete

Co-Orientador: José F. F. de Toledo

LONDRINA

2009

**Catálogo na publicação elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina.**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

L732e Lima, Wilmar Ferreira.

Estudo genético da resistência e tolerância da soja à ferrugem asiática com base na produtividade de grãos / Wilmar Ferreira Lima. – Londrina, 2009. 63 f. : il.

Orientador: Cássio Egidio Cavenaghi Prete.

Co-orientador: José Francisco Ferraz de Toledo.

Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2009.

Inclui bibliografia.

1. Soja – Ferrugem asiática – Teses. 2. Genética vegetal – Teses. 3. Plantas – Resistência a doenças e pragas – Teses. I. Prete, Cássio Egidio Cavenaghi. II. Toledo, José Francisco Ferraz de. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Agrárias. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

CDU 632.952

WILMAR FERREIRA LIMA

**ESTUDO GENÉTICO DA RESISTÊNCIA E TOLERÂNCIA DA SOJA À
FERRUGEM ASIÁTICA COM BASE NA PRODUTIVIDADE DE
GRÃOS.**

Tese apresenta ao Programa de Pós-
Graduação em Agronomia, da Universidade
Estadual de Londrina.

Aprovada em: 10/06/2009

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Deonísio Destro	UEL
Prof. Dr. Marcelo Giovanetti Canteri	UEL
Dr. Carlos Alberto Arrabal Arias	Embrapa Soja
Dr. José Francisco Ferraz de Toledo – co-orientador	Embrapa Soja
Prof. Dr. Natal Antônio Vello	ESALQ
Prof. Dr. Claudemir Zucareli - suplente	UEL
Dr. José Ubirajara Vieira Moreira – suplente	Embrapa Soja

Prof. Dr. Cássio Egídio Cavenaghi Prete

Orientador

Universidade Estadual de Londrina

DEDICATÓRIA

À minha esposa **Selma** e às minhas filhas **Priscila** e **Débora**, pelo amor, carinho e orações.

Aos meus pais **Aparecido** (em memória) e **Terezinha** pela minha formação e vida de dedicação.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Londrina (UEL) e à Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa Soja) pela dedicação de seus professores, pesquisadores e funcionários durante o curso.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) pelo apoio financeiro, propiciando a oportunidade de realização do curso e da pesquisa.

Ao Prof. Dr. Cássio Egídio Cavenaghi Prete, meu orientador, pela oportunidade, amizade, dedicação e orientação.

Ao Pesquisador Dr. José Francisco Ferraz de Toledo, meu co-orientador, pela oportunidade, pelo ensino, pelas correções e pela orientação.

Aos professores e Pesquisadores Dr. Deonísio Destro, Dr. Marcelo Giovanetti Canteri, Dr. Carlos Alberto Arrabal Arias e Dr. Natal Antônio Vello, por participarem da comissão examinadora e apresentarem sugestões valiosas.

Aos pesquisadores da Embrapa Soja Claudio Guilherme Portela de Carvalho e José Ubirajara Vieira Moreira e também à colega Aliny Simony Ribeiro, pelas contribuições no trabalho

À equipe de campo de Melhoramento da Embrapa Soja: Joel Antônio da Silva, Manoel Alves, Manoel Pinto, Paulo Henrique de Souza e, em especial, Paulo Roberto Choucino Andregghetti e Rogério Matsuo Omura, pelo auxílio na coleta dos dados e pela amizade.

LIMA, Wilmar Ferreira, **Estudo genético da resistência e tolerância da soja à ferrugem asiática com base na produtividade de grãos**. 2009. 63p. Tese de Doutorado em Agronomia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2009.

RESUMO

O desenvolvimento de cultivares resistentes / tolerantes poderá ser eficiente no controle da ferrugem da soja. Entretanto, como o fungo apresenta alta variabilidade genética, a resistência monogênica poderá não ser durável. De acordo com a literatura, o controle genético da ferrugem em soja ocorre por meio de genes maiores e menores expressando predominantemente efeitos aditivos. As interações genótipos por ambientes, embora significativas, não alteram a classificação dos genótipos. Os objetivos desse trabalho foram: a) estudar o controle genético da resistência e/ou tolerância da soja à ferrugem asiática envolvendo genes maiores e menores; b) estimar o potencial genético dos cruzamentos em originar linhagens que superem o melhor parental na resistência e/ou tolerância à ferrugem asiática; c) estimar a herdabilidade desta característica em sentido restrito ao nível de progênies F_3 ; d) sugerir metodologias de melhoramento que permitam o acúmulo de alelos de genes maiores e menores nos genótipos. Foram utilizados dados de seis experimentos realizados durante três anos em Londrina, PR, entre 2005 e 2008, envolvendo cinco parentais (BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 e Embrapa 48) e as gerações F_2 , F_3 e F_4 . Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado, utilizando a metodologia de cultivo em covas (1 parcela = 1 cova = 1planta). Foi corroborada a informação da literatura que a resistência / tolerância genética à ferrugem asiática é controlada por genes maiores e menores dispersos nos parentais, que expressam ação predominantemente aditiva. Sob pressão de inóculo é possível selecionar linhagens de soja resistentes / tolerantes à ferrugem asiática, com produtividades superiores ao parental com maior produtividade (BR01-18437), a partir da maioria dos cruzamentos. A herdabilidade no sentido restrito, do caráter produtividade de grãos, na presença da ferrugem asiática, variou de média a alta (0,324 a 0,815) ao nível de progênies F_3 , demonstrando ser possível selecionar progênies resistentes e/ou tolerantes à ferrugem asiática já nas gerações iniciais do programa de melhoramento. A metodologia proposta foi planejada para superar as dificuldades do melhorista em selecionar genes menores na presença de genes maiores. Isto é resolvido conduzindo populações segregantes F_2 , F_3 e F_4 numerosas para melhorar as chances de encontrar recombinações favoráveis e submetendo-as à pressão do patógeno para aumentar a frequência de genótipos resistentes na população F_4 ou F_5 , quando plantas individuais serão selecionadas para formação de progênies F_5 ou F_6 . Conseqüentemente, a frequência de progênies F_5 ou F_6 superiores (resistentes / tolerantes) possuidoras de alelos de genes menores e maiores também será aumentada.

Palavras-chave: controle genético, análise genética, melhoramento genético, melhoramento de soja, *Phakopsora pachyrhizi*.

LIMA, Wilmar Ferreira, **Genetic studies on soybean resistance and tolerance to Asian rust assessed by the grain yield**. 2009. 63p. Tese de Doutorado em Agronomia, Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2009.

ABSTRACT

Breeding soybean cultivars resistant to rust, caused by the *Phakopsora pachyrhizi* fungus, is probably an efficient way to control the disease. However, as *P. pachyrhizi* has a large genetic variability, monogenic controlled resistance may not be durable. According to the literature, soybean rust resistance is controlled by major and minor genes expressing predominantly additive effects. Genotypes x environment interactions, although significant did not alter the genotype resistance / tolerance ranking. The main objectives of the work were: a) to study the genetic control of soybean resistance to Asian rust involving major and minor genes; b) to estimate the genetic potential of crosses to produce superior inbred lines; c) to estimate the narrow heritability value of F₃ progenies; d) to suggest a breeding methodology that allows the recombination and selection of soybean genotypes carrying major and minor genes for rust resistance. Data from six experiments involving the parental lines (BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 and Embrapa 48) and their F₂, F₃ and F₄ generations carried out in Londrina, Parana state, during the 2005/06, 2006/07 and 2007/08 cropping seasons were used for the analyses. A completely randomized experiment with individual plants sown in hill plot was used (1 hill plot = 1 plant). Our data corroborated previous literature reports that soybean resistance to Asian rust is controlled by major and minor genes expressing mainly additive effects dispersed in the parents. It also showed that it is possible to select inbred lines superior to the best yielding parent (BR01-18437) under rust pressure from most crosses. The narrow sense heritability for the yield trait under rust pressure ranged from average to high (from 0.324 to 0.815) at F₃ progeny level, which warrants gains from selection early in the breeding program. The proposed methodology was designed to overcome the difficulties breeders face while selecting for minor gene resistance in the presence of major genes. This is dealt with by breeding large F₂, F₃ and F₄ segregant populations to improve the changes of the favorable gene combinations to appear and increasing genotype homozygosis under pathogen pressure to enhance the frequency of the favorable genotypes in the populations F₄ and F₅ populations. This will also increase the chances of superior F₅ or F₆ to appear from plant selection in the populations.

Key-words: genetic control, genetic analysis, genetic breeding, soybean breeding, *Phakopsora pachyrhizi*.

SUMÁRIO:

1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. SOJA (<i>Glycine max</i>)	3
2.2. HISTÓRICO DA SOJA NO BRASIL	3
2.3. FERRUGEM ASIÁTICA (<i>Phakopsora pachyrhizi</i>)	4
2.3.1. Ferrugem Asiática nas Condições Brasileiras	4
2.3.2. Ferrugem Americana	5
2.3.3. Hospedeiros da Ferrugem Asiática	5
2.3.4. Sintomatologia	5
2.3.5. Epidemiologia	6
2.3.6. Manejo da soja visando a ferrugem asiática.....	9
2.4. RESISTÊNCIA GENÉTICA	10
2.4.1. Conceitos e Definições	10
2.4.2. Genes de Resistência Genética à <i>Phakopsora pachyrhizi</i>	11
2.4.3. Outras Fontes de Resistência/Tolerância à Ferrugem Asiática	12
2.4.4. Variabilidade do Fungo	15
2.4.5. Melhoramento da Soja Visando Resistência/Tolerância à Ferrugem	16
2.4.6. Melhoramento Utilizando Biotecnologias	20

3. ARTIGO A: ESTUDO GENÉTICO DA RESISTÊNCIA / TOLERÂNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA. AVALIAÇÃO DA PRODUTIVIDADE DE GRÃOS...	23
3.1. RESUMO E ABSTRACT	23
3.2. INTRODUÇÃO	24
3.3. MATERIAL E MÉTODOS	25
3.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
3.5. CONCLUSÕES	30
4. ARTIGO B: METODOLOGIA PARA OBTENÇÃO DE RESISTÊNCIA E OU TOLERÂNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA	39
4.1. RESUMO E ABSTRACT	39
4.2. INTRODUÇÃO	40
4.3 MATERIAL E MÉTODOS	42
4.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	44
5. CONCLUSÕES GERAIS	52
REFERÊNCIAS	53

1. INTRODUÇÃO:

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é uma das principais culturas do Brasil, com a maior área cultivada (21,33 milhões de ha), seguida pelo milho (14,71 milhões de ha) e pela cana-de-açúcar (8,98 milhões de ha). A produção de soja nesta safra de 2007/2008 foi de 60,05 milhões de toneladas, obtendo, portanto, uma produtividade média de 2.815 kg/ha. O Brasil é o segundo produtor mundial desta oleaginosa, sendo responsável por aproximadamente 25% da produção mundial (CONAB, 2008). A receita atual proveniente das exportações do complexo agroindustrial brasileiro de soja supera os dez bilhões de dólares, representando cerca de 8% do total das exportações do país. Todavia, mais importante do que os benefícios diretos provenientes das exportações são os benefícios indiretos derivados da sua extensa cadeia produtiva, que supera em mais de cinco vezes esse montante (DALL' AGNOL *et al.*, 2008).

Mais de 40 patógenos (fungos, bactérias, vírus e nematóides) atacam a soja no Brasil e as perdas anuais da produção por doenças são estimadas em cerca de 15 a 20%. Entretanto, algumas doenças podem ocasionar perdas de quase 100%. Uma das principais doenças da soja é a ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi* Syd. e P. Syd.), considerada a mais destrutiva e a que causa maiores danos à cultura. O principal dano dessa doença é a desfolha precoce, impedindo a completa formação de grãos, com conseqüente redução da produtividade de grãos (EMBRAPA SOJA, 2007).

No Brasil, a ferrugem asiática foi detectada pela primeira vez no final da safra 2000/01. Na safra 2001/02 foi relatada nas principais regiões produtoras, desde o Rio Grande do Sul até o Mato Grosso, onde nos casos mais severos, as perdas atingiram até 70% (YORINORI *et al.*, 2002). Na safra seguinte espalhou-se em praticamente todas as regiões produtoras, representando uma ameaça para a cultura em função dos prejuízos causados e do aumento do custo de produção para seu controle (EMBRAPA SOJA, 2007).

Os custos da ferrugem asiática desde sua introdução no Brasil até a safra 2007/2008 somaram mais de US\$ 11,6 bilhões, isso inclui as perdas de produtividade de grãos, os custos operacionais de aplicação e os custos com fungicidas (EMBRAPA – CNPSO, 2008; YORINORI, 2008).

O uso de cultivares resistentes e/ou tolerantes é o método de controle mais eficiente e barato para os produtores, além de ser o mais adequado às práticas de conservação do ambiente. Devido ao fungo *P. pachyrhizi* apresentar alta variabilidade genética em relação aos fatores de virulência, a resistência vertical, conferida por genes maiores, não tem sido durável. Como exemplo disso, a resistência conferida pelos genes maiores *Rpp1*, *Rpp2*, *Rpp3* e *Rpp4* (MCLEAN & BYTH, 1980; BROMFIELD & HARTWIG, 1980; HARTWIG & BROMFIELD, 1983; HARTWIG, 1986) já foi quebrada em diferentes regiões do mundo (MILES *et al.*, 2005, citado por UNFRIED, 2007; VELLO *et al.*, 2002). No Brasil, a resistência conferida pelos genes *Rpp1* e *Rpp3* foi quebrada pelo novo isolado da ferrugem asiática proveniente do Brasil Central (ARIAS *et al.*, 2004; YORINORI *et al.*, 2004).

A resistência horizontal, normalmente controlada por muitos genes, cada qual conferindo um pequeno efeito é um tipo de resistência efetiva contra um número maior de raças do fungo e sua ação consiste em reduzir a taxa de desenvolvimento da doença. A detecção de resistência horizontal requer a realização de avaliações periódicas da severidade da doença, durante algumas safras (BROMFIELD, 1984). Por esse motivo, sua quantificação é difícil e exige um grande esforço, o que limita seu uso e faz que sejam raros os trabalhos desse tipo.

A tolerância é observada em uma situação onde uma planta é atacada por um patógeno na mesma intensidade que outras plantas, mas como resultado da infecção sofre menos danos em termos de produtividade ou qualidade do produto (ROBINSON, 1969). Também, normalmente, é controlada por muitos genes e é efetiva contra um número maior de raças do fungo. A tolerância normalmente tem sido obtida por meio da avaliação da produtividade relativa de grãos, comparando parcelas de um mesmo genótipo com e sem proteção por fungicida.

Bons resultados são obtidos com a combinação de resistência horizontal e vertical (VANDERPLANK, 1968). A literatura de resistência a doenças discute com frequência o uso alternativo da resistência horizontal e vertical. Raramente reconhece, no entanto, que os dois tipos apresentam resultados sensivelmente melhores quando usados em combinação (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

Este trabalho tem como objetivo estudar o controle genético da resistência / tolerância da soja à ferrugem asiática, envolvendo genes maiores e

menores, por meio de experimentos realizados durante três anos em Londrina, PR, para dar suporte teórico ao programa de desenvolvimento de genótipos de soja resistentes / tolerantes à ferrugem e adaptados às várias regiões brasileiras.

2. REVISÃO DE LITERATURA:

2.1. SOJA (*Glycine max*)

A soja pertence à classe *Magnoliopsida*, ordem *Fabales*, família *Fabaceae*, gênero *Glycine* e espécie *Glycine max* (L.) Merrill. Foi domesticada no continente asiático e, segundo Vavilov (1951), é oriunda da região Central da China. Segundo Hymowitz (1970), surgiu como cultura no Nordeste da China entre as latitudes 30° a 40° Norte em torno do século XI antes de Cristo. Possui 2n igual a 40 cromossomos.

2.2. HISTÓRICO DA SOJA NO BRASIL

A soja foi introduzida no Brasil por Gustavo Dutra, em 1882, na Bahia. Em 1900, foi testada no Rio Grande do Sul, onde as latitudes são mais próximas às da região de origem. Até os anos 50, a pequena produção da oleaginosa era consumida como forragem para bovinos ou como grãos para engorda de suínos nas pequenas propriedades gaúchas. A cultura expandiu mais acentuadamente no Sul do Brasil (Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná) a partir da década de 1960, em decorrência de campanhas de incentivos promovidos pelo governo federal à cultura do trigo e à necessidade de encontrar uma leguminosa para rotação com o trigo (VERNETTI, 1983; DALL' AGNOL *et al.*, 2008).

O cultivo da soja no Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e São Paulo, região tradicional, é realizado principalmente entre as latitudes 20° S e 30° S e, em 1970, tal região representava 98,6% da produção de soja do país. Áreas nos Estados de Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás, Distrito Federal, Tocantins, Minas Gerais, Bahia e Maranhão, que à época, compreendiam a região

denominada de expansão da soja, representavam, aproximadamente metade da produção de soja do Brasil (PALUDZYSZYN FILHO *et al.*, 1993). Na safra 2007/08, esta região foi responsável por mais de 60% da produção nacional (EMBRAPA SOJA, 2008).

Essa expansão foi talvez a mais importante conquista da pesquisa brasileira, pois ela decorreu do desenvolvimento de cultivares adaptadas às baixas latitudes dos climas tropicais. Até a década de 1970 os cultivos de soja no Brasil e no Mundo restringiam-se a regiões de climas temperados e subtropicais, cujas latitudes estavam próximas ou superiores a 30°. Os pesquisadores brasileiros conseguiram romper essa barreira, desenvolvendo germoplasmas adaptados às condições tropicais e viabilizando o seu cultivo em qualquer ponto do território brasileiro (EMBRAPA SOJA, 2004).

2.3. FERRUGEM ASIÁTICA (*Phakopsora pachyrhizi*)

2.3.1. Ferrugem Asiática nas Condições Brasileiras

Juntamente com a expansão da soja para novos limites, constatou-se o aumento na intensidade de doenças conhecidas há muito tempo, além do surgimento de novos problemas fitopatológicos. Alguns investigadores têm apontado como causa da maior intensidade das doenças a conjugação dos seguintes fatores: monocultura, população elevada de plantas (superior ao recomendado pela pesquisa), desequilíbrios nutricionais solo/planta, o clima favorável e a indisponibilidade de cultivares com nível satisfatório de resistência ao complexo de doenças dessa cultura (REIS, 2004).

Os principais agravantes da ferrugem asiática nas condições brasileiras são: a extensão territorial das lavouras, a monocultura continuada, favorecendo a maior produção de inóculo e disseminação deste, além do aparecimento de diferentes isolados/raças do patógeno, o clima favorável, falhas nas aplicações de fungicidas, alta densidade de plantas, período de semeadura que se estende de setembro a janeiro, além da sobrevivência do patógeno em plantas voluntárias de soja e plantas daninhas ou espécies hospedeiras que sobrevivem no período da entressafra (YORINORI & NUNES JUNIOR, 2006).

2.3.2. Ferrugem Americana

A ferrugem americana foi identificada na América, em Porto Rico em 1974 e no Brasil em 1979. A ferrugem americana foi originalmente classificada como *Phakopsora pachyrhizi*, posteriormente, verificou-se que a espécie era *Phakopsora meibomiae*. Ocorre naturalmente em diversas leguminosas desde Porto Rico, no Caribe ao sul do Estado do Paraná, no Brasil. Sua ocorrência é mais comum no final da safra, em soja denominada “safrinha” (outono/inverno) e em soja guaxa ou tigüera ou voluntária, estando restrita às áreas de clima mais ameno, em regiões com altitudes superiores a 800 m e umidade relativa elevada. A distinção entre as duas espécies é feita através da morfologia de teliosporos e da análise do DNA. Raramente causa danos econômicos (ALMEIDA, *et al.*, 2005; EMBRAPA SOJA, 2008). O único surto com perdas econômicas foi registrado na safra 1987/1988, em São Gotardo (MG), Presidente Olegário (MG), Distrito Federal e Cristalina (GO) (YORINORI, 1989; ALMEIDA, *et al.*, 2005).

2.3.3. Hospedeiros da Ferrugem Asiática

O número de plantas citadas como hospedeiras do patógeno da ferrugem asiática varia de acordo com os autores: Yeh (1985) cita 80 espécies; Hennen (1996) menciona que a doença foi constatada infectando naturalmente 31 espécies de 17 gêneros de leguminosas, além de 60 espécies de 26 gêneros de leguminosas infectadas por inoculações artificiais; Sinclair e Hartman (1999) mencionam que o fungo *Phakopsora pachyrhizi* infecta naturalmente 34 espécies de leguminosas e mais 61 hospedeiros quando inoculados artificialmente. No Brasil, os principais hospedeiros alternativos são: *Pueraria lobata*, *Desmodium purpureum* e *Phaseolus vulgaris* (YORINORI *et al.*, 2004).

2.3.4. Sintomatologia

A ferrugem asiática pode aparecer em qualquer estágio de desenvolvimento da soja, sendo mais comum após o florescimento, devido à presença maior de inóculo a partir desta fase. Os primeiros sintomas são caracterizados por minúsculos pontos (no máximo 1 mm de diâmetro) mais escuros

do que o tecido sadio da folha, de coloração esverdeada a cinza-esverdeada. Para melhor visualização deve-se tomar uma folha suspeita e observá-la, pela face superior (adaxial), contra um fundo claro (o céu, por exemplo). Uma vez localizado o ponto suspeito, sua confirmação deve ser feita observando-se o ponto escuro pela face inferior (abaxial) da folha, verificando se há a formação de uma protuberância (urédia) através de uma lupa de 10x a 30x de aumento, ou mesmo sob um microscópio estereoscópio. As urédias adquirem coloração castanho-clara a castanho-escura, abrem-se em minúsculos poros, expelindo os uredósporos que são carregados pelo vento. O tecido da folha ao redor das urédias adquire coloração castanho-clara (TAN) a castanho-avermelhada (RB, (reddish-brown)) que é uma reação de hipersensibilidade (YORINORI *et al.*, 2004; EMBRAPA SOJA, 2008).

Os sintomas mais comuns da ferrugem da soja são lesões de cor palha (TAN) a marrom-escura ou marrom-avermelhada (RB), com uma a muitas urédias (pústulas), que contém os uredósporos. Com o desenvolvimento da doença, as lesões adquirem forma poligonal, delimitadas pelas nervuras secundárias, podendo alcançar um tamanho de 2 a 3 mm. As lesões podem aparecer nos pecíolos, vagens e hastes, mas são mais abundantes nas folhas, principalmente na face abaxial (VELLO *et al.*, 2002).

2.3.5. Epidemiologia

A ferrugem asiática é extremamente agressiva e seu patógeno está adaptado a temperaturas que variam de 15°C a 30°C, podendo causar perdas em todas as regiões onde ocorra molhamento foliar acima de seis horas (BONDE *et al.*, 1997). Temperaturas inferiores a 15°C ou superiores a 30°C, associadas com condições secas, retardam seu desenvolvimento. Trata-se de uma doença considerada policíclica, pois o fungo causador é capaz de ter várias gerações num único ciclo do hospedeiro (YORINORI *et al.*, 2004).

Phakopsora pachyrhizi é um parasita obrigatório ou biotrófico, dependendo de um hospedeiro vivo para sobreviver. Seus esporos (uredósporos) são facilmente disseminados pelo vento, alcançando as lavouras próximas, ou mesmo as mais distantes. A doença não é transmitida caso os esporos estejam presentes na semente ou em material processado, tal como torta e o farelo de soja (YORINORI *et al.*, 2004). As lesões são mais numerosas no terço inferior do dossel

das plantas, na base e bordos dos folíolos, por serem áreas com maior umidade, ou seja, microclima que favorece a germinação, penetração e infecção dos esporos (EMBRAPA SOJA, 2004).

Quanto ao tempo do ciclo de vida do fungo, após a disseminação dos esporos (uredósporos) e caso as condições ambientais (temperatura e molhamento foliar) estejam favoráveis, os mesmos irão germinar e o fungo penetrará na folha, colonizando o tecido foliar. Um fato interessante que difere o patógeno da ferrugem asiática dos patógenos de outras ferrugens, é que o apressório do fungo consegue penetrar na folha pelas células epidérmicas, sendo raras as vezes cuja penetração se dá pelos estômatos. Em condições ótimas de temperatura, ao redor de cinco dias após a penetração já é possível visualizar os primeiros sintomas. De quatro a seis dias depois, as urédias já podem ser vistas e os uredósporos começam a ser liberados; uma única urédia pode esporular por até 21 dias. Cerca de 25 dias após a infecção, as folhas já estão amareladas e começam a secar, caindo prematuramente (SCONYERS *et al.*, 2006).

A temperatura ótima para germinação dos uredósporos é de 18 a 25°C. O período mínimo para infecção é de 6 horas e em temperaturas de 20 a 25°C e de 8 a 10 horas em temperaturas de 15 a 17,5°C. Temperaturas noturnas inferiores a 15°C reduzem grandemente o número de lesões ou impedem completamente o desenvolvimento das lesões. A precipitação pluviométrica é um fator crítico para o desenvolvimento de epidemias e pode ser usada para prever a severidade da ferrugem asiática (WANG & HARTMAN, 1992).

As urédias surgem 9 dias após a inoculação em plantas expostas a fotoperíodo de 12h de luz a 25°C e 12h de escuro a 20°C. Os uredósporos se diferenciam do sétimo ao nono dia, momento em que rompem o tecido epidérmico sobre a urédia. Novas urédias continuam a formar-se até 42 dias após a inoculação. Uma urédia individual produz esporos durante 21 dias e aos 27 dias paralisa o processo. O número de urédias por lesão pode chegar a 14 na face inferior da folha e a 4 na superior. Em relação ao número de esporos produzidos por lesão, o isolado da Austrália produziu 2.028, da Índia 3.768, da Indonésia 6.268 e o de Taiwan 6.600, num período de 39 dias. Em outro estudo, ocorreu a produção de 12.646 esporos por lesão em 36 dias. Um grama de esporos pode conter até 4×10^8 uredósporos (REIS e BRESOLIN, 2004).

Doenças que tem apenas a via horária de infecção geralmente não são importante nos trópicos. Se os patógenos tropicais dependessem somente da via horária de infecção, grande parte desses patógenos correria risco de sobrevivência. Nos trópicos o orvalho é mais escasso que em clima temperado, disponibilizando menos água líquida sobre a folha para os patógenos poderem germinar e penetrar. Além disso, as condições gerais de clima impõem diversas limitações aos patógenos. A solução encontrada pelos patógenos bem sucedidos para não ficarem à mercê do clima tropical é ter, além da via horária de infecção, também uma ou duas vias anti-horárias de infecção. Normalmente esta via anti-horária é o crescimento da lesão, mas no caso da ferrugem asiática da soja as lesões são pequenas e praticamente não aumentam de tamanho. O que ocorre, então, é uma contínua formação de novas urédias nas lesões por até sete semanas após a inoculação (BERGAMIN FILHO, 2006).

A alta correlação entre chuva e severidade final de doença pode ser explicada pela característica incomum da *Phakopsora pachyrhizi*, não compartilhada com a maioria das outras ferrugens: uredósporos do fungo tendem a permanecer firmemente juntos, não sendo facilmente liberados pela ação do vento (MELCHING *et al.*, 1979). As gotas de chuva têm o papel de liberar os esporos. Portanto, a chuva sempre possibilita, quando ocorre, condição ideal para a via horária, seja por liberar os uredósporos, seja por fornecer água líquida para a germinação, seja por manter a temperatura para a infecção próxima do ideal (BERGAMIN FILHO, 2006).

Foi observada variação na sensibilidade das cultivares em relação ao patógeno quando inoculados em diferentes estádios fenológicos. De modo geral, as cultivares apresentam menor sensibilidade ao patógeno quando inoculadas entre os estádios V_4 e V_5 (FEHR *et al.*, 1971), sendo mais sensíveis à infecção nos estádios V_1 e R_1 . Testes de germinação de uredósporos realizados em água, mostraram germinação de até 92% em duas horas. Temperaturas noturnas entre 18 e 26° C, acompanhadas de precipitações freqüentes, constituem condições fundamentais para a dispersão do patógeno, bem como desenvolvimento da epidemia de forma severa (BALARDIN *et al.*, 2005).

A viabilidade e sobrevivência de uredósporos de *Phakopsora pachyrhizi* são influenciadas por diferentes condições do ambiente e pela idade da folha infectada. O período máximo de sobrevivência dos uredósporos foi 55 dias, observados em folhas jovens infectadas, acondicionadas à sombra (15 a 20°C)

embaixo de árvores e, o mínimo de sobrevivência foi 10 dias, observados de esporos de folhas secas, acondicionadas ao ar livre (28 a 30°C) (PATIL, *et al.*, 1998).

As conclusões observadas por Godoy e Flausino (2004) em experimento para determinar a viabilidade e sobrevivência de uredósporos de *Phakopsora pachyrhizi* foram: 1) As temperaturas estimadas como limites mínimo e máximo para germinação, pela função beta generalizada, foram 9,9 e 30,3°C, respectivamente. A germinação máxima estimada ocorreu na faixa de temperatura de 18 a 26°C; 2). A germinação dos uredósporos mantidos em temperatura ambiente (20 a 27°C), aos 15 dias após coleta, foi de 2%. Em geladeira (8 a 10°C) e no freezer (-17 a -19°C), os uredósporos apresentavam-se viáveis até 60 dias após o armazenamento, com 34% e 9% de germinação, respectivamente; 3) A germinação dos uredósporos em temperatura ambiente (20 a 27°C) foi reduzida de 76% para 19%, entre três e sete dias. Após 10 dias, a germinação foi próxima a zero.

2.3.6. Manejo da Soja Visando à Ferrugem Asiática

Por não estarem disponíveis aos produtores cultivares de soja resistentes e/ou tolerantes, Yorinori (2005), sugeriu estratégias de controle e manejo que devem ser adotadas: 1) diversificação e rotação de culturas; 2) semear cultivares mais precoces, concentrando as semeaduras no início da época indicada para cada região; 3) evitar a semeadura em várias épocas e cultivares tardias, pois a soja semeada mais tardiamente (ou de ciclo longo) sofrerá mais dano por receber a carga de esporos multiplicados nas primeiras semeaduras; 4) semear soja com densidade de semeadura que favoreça o bom arejamento foliar a fim de otimizar a penetração e a cobertura foliar pelos fungicidas; 5) não semear soja na entressafra e eliminar o máximo de soja guaxa. Essas plantas multiplicarão o fungo que estará pronto para infectar as plantas de soja no início da safra seguinte.

Embora o patógeno possua diversos hospedeiros, além da soja, onde pode sobreviver, isso tem tido menor impacto quando comparado com a sobrevivência na própria soja. As instruções normativas que instituem os vazios sanitários de 90 dias visam interferir no vértice patógeno do triângulo que define

doença (patógeno, hospedeiro e ambiente), reduzindo o inóculo no começo das safras e, portanto, atrasando o progresso da doença (HENNING e GODOY, 2006).

Fungicidas do grupo dos triazóis e estrobilurinas são eficientes quando aplicados na lavoura, antes do estabelecimento da doença (GODOY & CANTERI, 2004), mas, representam um custo adicional médio de US\$ 40 por hectare por aplicação, sendo necessário em média duas a três aplicações por safra (YORINORI, 2004; EMBRAPA-CNPSO, 2008).

2.4. RESISTÊNCIA GENÉTICA

2.4.1. Conceitos e Definições

A resistência genética de plantas a fitopatógenos pode ser classificada com base no número de genes envolvidos: a) Resistência monogênica, onde a presença de um único gene é suficiente para conferir resistência; b) resistência oligogênica, casos onde poucos genes conferem resistência; c) resistência poligênica, quando vários genes conferem resistência. Normalmente a resistência monogênica é denominada qualitativa e a resistência poligênica é denominada quantitativa. Embora seja verdade que resistência do tipo poligênica tenha um efeito quantitativo sobre o fenótipo, a recíproca pode não ser verdadeira, isto é, uma distribuição contínua de graus de resistência nem sempre implica em resistência poligênica. A variação ambiental pode mascarar o efeito dos genes sobre o fenótipo de maneira aleatória, de tal modo que uma distribuição fenotípica quantitativa pode ser obtida mesmo em casos de herança do tipo monogênica (CAMARGO, 1995a).

A resistência pode, também, ser classificada de acordo com sua efetividade contra raças do patógeno. Esta classificação foi proposta por Vanderplank (1963), quando a resistência é efetiva contra algumas raças do patógeno é denominada de resistência vertical e quando a resistência é efetiva contra todas as raças do patógeno é denominada horizontal. É comum encontrar na literatura a noção de que a resistência vertical é do tipo monogênica enquanto que a resistência horizontal é do tipo oligo/poligênica. Embora, isso é o que ocorre normalmente, deve-se tomar cuidado com esta generalização, pois existem exemplos de todos os tipos. A resistência em sorgo a *Periconia circinata*, por

exemplo, é monogênica e horizontal. Por outro lado, a resistência de cevada a *Puccinia hordei* é poligênica, mas apresenta diferenciais com raças do patógeno (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

2.4.2. Genes de Resistência Genética à *Phakopsora pachyrhizi*

Quatro genes qualitativos dominantes de resistência à ferrugem asiática foram descritos até 1986: *Rpp*₁, *Rpp*₂, *Rpp*₃ e *Rpp*₄. Esses genes apresentam resistência a diferentes raças do fungo, estando presentes em diferentes locos e em diferentes genótipos. A diferenciação desses genes foi feita de acordo com o tipo de reação que eles produzem, pois alguns genótipos de soja tendem a produzir diferentes tipos de lesão quando inoculados com uma mesma raça de fungo. O gene *Rpp*₁ foi identificado por Mclean e Byth (1980), estudando a herança da resistência da soja ao fungo *Phakopsora pachyrhizi*. Os autores utilizaram os acessos PI 200492, Tainung 3 e Tainung 4, inoculando os mesmos com o isolado australiano Q-1, e conseguiram detectar a presença de um gene qualitativo dominante na PI 200492. Eles denominaram *Rpp*₁ como símbolo para esse gene. Ainda nesse ano, Bromfield e Hartwig (1980) publicaram dados de estudo de resistência à ferrugem asiática da soja, mostrando a existência de um outro gene qualitativo dominante (*Rpp*₂) na PI 230970 e na PI 230971. Em 1983, Hartwig e Bromfield encontraram na PI 462312 a presença de mais um gene de resistência, o *Rpp*₃. Em 1986, Hartwig identificou um quarto gene de resistência, presente na PI 459025 e denominado *Rpp*₄.

Desses quatro genes, a resistência do *Rpp*₁ e *Rpp*₃ já foi quebrada. Hartwig (1986) demonstrou que o isolado Taiwan-72-1 do fungo *Phakopsora pachyrhizi* quebrou a resistência das fontes PI 200492 (*Rpp*₁) e PI 462312 (*Rpp*₃). No Brasil a resistência aos genes *Rpp*₁ e *Rpp*₃ foi quebrada pelo novo isolado, proveniente do Estado de Mato Grosso (ARIAS *et al.*, 2004; YORINORI *et al.*, 2004).

Segundo Vello *et al.* (2002), a resistência vertical foi introduzida por melhoramento convencional em várias linhagens de soja em Taiwan, utilizando os quatros genes principais de resistência. No entanto, no período de uma safra, a resistência conferida por estes genes foi quebrada, ou seja, o patógeno produziu raças virulentas.

Shanmugasundaram *et al.* (2004) analisando o germoplasma da Asian Vegetable Research and Development Center (AVRDC) em Taiwan, encontraram três linhagens resistentes com lesões RB: a PI 200492 (possui o gene *Rpp1*), a PI 200490 e a PI 200451. A PI 200492 foi usada para desenvolver três cultivares resistentes a ferrugem a Tainung 3, a Tainung 4 e a Kaohsing 3, em 1967, 1970 e 1971, respectivamente. Posteriormente, numa nova análise do germoplasma da AVRDC encontraram cinco genótipos resistentes à ferrugem (com lesões do tipo RB): o G 8586 (PI 230970 que possui o gene *Rpp2*), o G 8587 (PI 230971 que possui o gene *Rpp2*), o PI 459024, o PI 459025 (possui o gene *Rpp4*) e *G. soja* (PI 339871). Em anos subsequentes, todos esses genótipos se tornaram suscetíveis à ferrugem asiática. Reconhecendo a ineficiência da resistência monogênica a AVRDC está conduzindo pesquisa com resistência parcial (horizontal) e tolerância.

2.4.3. Outras Fontes de Resistência / Tolerância à Ferrugem Asiática

Yorinori (2008) testou nos anos agrícolas 2001/02 e 2002/03 um total de 11.684 acessos do banco de germoplasma da Embrapa, linhagens e cultivares comerciais, sendo que 65 acessos foram considerados resistentes/tolerantes. Foram observadas várias características quantitativas e qualitativas nos diferentes genótipos: a) os tipos de lesões foram: imune (sem lesão), lesões do tipo RB, lesões do tipo TAN, lesões TAN com halo amarelo em volta, lesões RB com halo amarelo em volta, mistura de lesões TAN e RB; b) severidade de ferrugem (% de área foliar infectada); c) número de urédias por lesão; d) taxa de produção de esporos; e e) mudança no padrão da raça. Foi observado que dependendo da pressão do inóculo e das condições ambientais, houve uma variação grande na porcentagem de área foliar afetada, no número de urédias por lesão e na taxa de esporulação. Foi também notado que alguns genótipos com lesões tipicamente TAN tinham poucas urédias e reduzida esporulação, mas, sofriam severa infecção. Nas lesões do tipo TAN ou RB, a taxa de esporulação pode variar dependendo da idade da folha e condições ambientais. Lesões do tipo TAN podem tornar-se rapidamente RB e a taxa de esporulação pode ser grandemente reduzida em altas temperaturas (acima de 30°C). A variabilidade patogênica do

fungo da ferrugem no Brasil foi claramente mostrada, pois, alguns genótipos resistentes com lesões do tipo RB apresentaram também lesões TAN.

Arias *et al.* (2008) analisando 150 genótipos reportados na literatura como possíveis fontes de resistência (inocularam em casa de vegetação com isolados presentes no Brasil) encontraram 35 genótipos apresentando reação do tipo RB. Adicionalmente, testando acessos do Banco de Germoplasma da Embrapa Soja (cerca de 6.500), encontraram 50 acessos resistentes, apresentando reação do tipo RB.

Pierozzi *et al.* (2008) utilizaram um isolado proveniente do Brasil Central denominado isolado – MT para inocular um extenso experimento de soja e concluíram que a PI 200487 (Kinoshita) e a PI 200526 (Shiranui) possuem diferentes genes maiores dominantes de resistência à ferrugem asiática e que são diferentes de *Rpp₂* e *Rpp₄*. Além disso, os autores afirmaram que na linhagem BR01-18437 o gene de resistência à ferrugem é controlado por um simples gene maior e a resistência é conferida pelo alelo recessivo, diferente de *Rpp₁* a *Rpp₄* e diferente dos genes da PI 200487 e PI 200526.

Calvo *et al.* (2008), reportaram que a PI 200456 e a PI 224270 possuem um gene maior recessivo resistente à ferrugem asiática e que esses genes não são alelos. Garcia *et al.* (2008), designaram o locus identificado na PI 200456 como *rpp₅*.

As cultivares IAC-100, Potenza e UFUS-Impacta apresentam resistência parcial à ferrugem asiática, evidenciadas pelos valores baixos da área abaixo da curva de progresso da doença (SILVA *et al.*, 2007).

Miles *et al.* (2006) avaliando em casa de vegetação, 16.595 acessos de soja na coleção de germoplasma do USDA, localizado na Universidade de Illinois, USA, selecionaram, numa primeira etapa, 3.215 acessos com base numa análise visual de severidade da ferrugem asiática. Numa segunda etapa selecionaram 805, baseado na baixa severidade ou na presença de lesões RB.

Laperuta *et al.* (2008) estudando 26 fontes de resistência à ferrugem asiática do banco de germoplasma da Embrapa Soja, relacionou 23 genótipos com genes de resistência diferentes de *Rpp₂* e *Rpp₄*: GC 84058-21-4, PI 408251, PI 379618 TC1, Nova Santa Rosa, PI 203398 (Abura), PI 423966, PI 416764, PI 417115, PI 416819, GC 84058-18-4, PI 398526, PI 339866, PI 340050, PI 417503, PI 417421, PI 203406, FT 87-17893, PI 417074, PI 408205, GC 84051-9-1, PI

416810, PI 200487 (Kinoshita) e PI 423962 (Hyuuga). Eles concluíram também que os genes de resistência provenientes dos genótipos PI 197182, PI 230971 e PI 417125 não segregam em cruzamentos com a PI 230970 (*Rpp2*), o que indica que esses genótipos apresentam um único alelo de resistência presente no loco *Rpp2*.

Outras linhagens que podem conter genes para resistência incluem: PI 239871A, PI 239987B (*Glycine soja*), PI 230971, PI 459024, Taita Kohsiung nº 5 e Tainung nº 4. Genes para resistência também ocorrem em outras plantas do gênero *Glycine* (SINCLAIR e HARTMAN, 1999).

Na Nigéria, no campo experimental do International Institute of Tropical Agriculture (IITA), foram avaliadas 178 linhagens de soja quanto à severidade da ferrugem asiática. Nos anos 2002 e 2003, 36 linhagens com severidade nível três (baseado numa escala de 0 a 5) foram selecionadas. Numa segunda etapa em 2004, foram selecionadas onze linhagens com severidade nível dois, estas foram avaliadas nos anos 2005 e 2006, sendo três selecionadas com baixo nível de severidade: TGx 1835-10E, TGx 1895-50F e TGx 1903-3F (TWIZEYIMANA *et al.*, 2008).

Na Tailândia desde 1970, por meio do melhoramento convencional, técnicas de mutação e seleção com marcadores de DNA, os programas de melhoramento produziram as seguintes cultivares tolerantes à ferrugem asiática: SJ 4, SJ 5, Chiang Mai 60 (CM 60) e Doi Khan. A pesquisa indicou que há oito raças da ferrugem asiática no Norte da Tailândia e que as novas linhagens CM 60-10 Kr-71 e MJ 9519-5 são resistentes a todas as 8 raças e a linhagem MJ 9518-5 é resistente a 7 raças (NUNTAPUNT *et al.*, 2004).

Tan *et al.* (1997), no período de 1986 a 1995, avaliaram 8.711 acessos de um germoplasma de 14 províncias do Sul da China, onde 0,85% foram moderadamente resistentes, 44,15% foram moderadamente suscetíveis e 55,00% foram altamente suscetíveis.

Patil *et al.* (2004) avaliaram 982 genótipos de soja na Índia, encontraram dois resistentes (EC 241778 e EC 241780), seis moderadamente resistentes (EC 325115, EC 251378, EC 389149, EC 432536, EC 241760 e EC 333917), 68 genótipos suscetíveis e 906 altamente suscetíveis. Os genótipos resistentes tinham lesões do tipo RB e as pústulas não esporulavam, os genótipos moderadamente resistentes possuíam lesões do tipo RB e pústulas esporulando, os suscetíveis com lesões TAN e pústulas com baixa a média densidade de

esporulação e os altamente suscetíveis com lesões TAN e esporulando com alta densidade.

Hartman *et al.* (1992), avaliaram a resistência à *Phakopsora pachyrhizi* em 294 acessos de 12 espécies perenes de *Glycine spp.* Desses, 23% foram resistentes, 18% moderadamente resistente e 58% suscetíveis. Em dois outros experimentos encontraram 59% e 40% de acessos resistentes em *G. tabacina* ($2n = 80$). Resistência também foi identificada em acessos de *G. argyrea*, *G. canescens*, *G. clandestina*, *G. latifolia*, *G. microphylla* e *G. tomentella*.

2.4.4. Variabilidade do Fungo

Populações com alta variabilidade genética possuem uma melhor capacidade de responder aos agentes seletivos, isto é, adaptam-se com maior facilidade às mudanças do ambiente. A mutação é o principal mecanismo gerador de novos genes, uma vez que permite a criação de novas seqüências de nucleotídeos. As mutações ocorrem devido ao erro na duplicação cromossômica. Estes erros podem ocorrer tanto na meiose (mutação germinal) quanto na mitose (mutação somática). O primeiro tipo está presente em fungos que se reproduzem sexuadamente, enquanto que o segundo ocorre tanto em fungos como em bactérias durante os processos de reprodução assexuada. Em fungos e bactérias as mutações somáticas são de extrema importância, uma vez que podem ser perpetuadas em indivíduos mutantes devido à reprodução assexuada presente na maioria desses organismos (CAMARGO, 1995b).

As taxas de mutação verificadas em genes de virulência variam de acordo com o patógeno. Em *Melampsora lini*, a taxa de mutação situa-se entre 10^{-5} e 10^{-6} , enquanto que em *Puccinia coronata*, entre 10^{-3} e 10^{-4} . Embora estas taxas possam parecer reduzidas, deve-se lembrar que, no campo, durante uma epidemia, esses patógenos multiplicam-se abundantemente propiciando, desta forma, amplas oportunidades para o aparecimento de indivíduos mutantes (CAMARGO, 1995b). Segundo a pesquisadora da Embrapa Soja Cláudia V. Godoy, em comunicação pessoal, não se tem informações sobre a taxa de mutação em *Phakopsora pachyrhizi*, portanto, aceita-se que essa taxa seja semelhante à de outros fungos. A pesquisadora relatou, também, que não foi observada a reprodução sexuada desse fungo.

Dezoito raças do fungo *Phakopsora pachyrhizi* foram identificadas em amostras coletadas em plantas de soja e hospedeiros selvagens no Japão (YAMAOKA *et al.*, 2002). Wang e Hartman (1992), identificaram nove raças do patógeno em Taiwan. Predominantemente as raças eram complexas, com múltiplos fatores de virulência. No Norte da Tailândia, oito raças foram diferenciadas (NUNTAPUNT *et al.*, 2004).

2.4.5. Melhoramento da Soja Visando Resistência / Tolerância à Ferrugem

A resistência genética a doenças pode ser definida como a habilidade do hospedeiro em impedir o crescimento e o desenvolvimento do patógeno (PARLEVIET, 1997). A resistência tem como característica a redução da taxa da epidemia, por meio da diminuição do número e tamanho das lesões, da diminuição da produção de esporos e do aumento do período latente. Isso faz com que a população do patógeno seja reduzida, diminui a quantidade de inóculo e, conseqüentemente, a intensidade da doença (WANG & HARTMAN, 1992).

Resistência Vertical ou específica, conferida por um ou poucos genes qualitativos, pode ser um tanto complicada, para o caso da ferrugem asiática, pois o fungo *Phakopsora pachyrhizi* possui diversas raças com genes múltiplos de virulência (SINCLAIR & HARTMAN, 1995) e também, possui habilidade de reter fatores de virulência desnecessários em alta freqüência na população (TSCHANZ & WANG, 1985). Dessa maneira, a patogenicidade do fungo o torna capaz de infectar não só a soja, mas também outras leguminosas (HARTMAN *et al.*, 2004).

A detecção de resistência horizontal requer a realização de avaliações periódicas da severidade da doença, durante algumas safras. Por esse motivo, sua quantificação é difícil e exige um grande esforço, o que limita seu uso e faz que sejam raros os trabalhos do tipo. A instabilidade da resistência vertical e as dificuldades associadas com a identificação e quantificação da resistência horizontal, fazem que muitos trabalhos sejam direcionados à busca por genótipos tolerantes (BROMFIELD, 1984).

O termo tolerância refere-se à capacidade inerente ou adquirida de uma planta em suportar um ataque do patógeno sem que ocorram danos significativos em sua produção. A planta tolerante não possui habilidade de prevenir o estabelecimento e restringir o crescimento do patógeno. Fenotipicamente,

portanto, é indistinguível de uma planta suscetível. A produtividade de uma planta infectada, no entanto, é comparável àquela de uma planta sadia. Existem relatos sobre controle monogênico e oligo/poligênico da tolerância em vários patossistemas (CAMARGO, 1995a).

A maior parte das avaliações quanto à resistência baseia-se em metodologia que considera o tipo de reação ao patógeno: TAN (lesão do tipo suscetível, de coloração castanho-claro), RB (reddish-brown ou castanho avermelhada, considerada lesão do tipo resistente) e imune, quando o fungo não consegue alojar-se na planta (BROMFIELD *et al.*, 1980). Yorinori (2008), considerou duas classificações adicionais: RT (na mesma folha, predominância de lesões do tipo RB, mas com ocorrência de lesões TAN) e TR (na mesma folha, predominância de lesões TAN, com ocorrência de lesões RB).

Por causa da instabilidade propiciada pela resistência vertical, a resistência horizontal torna-se uma estratégia importante para os programas de melhoramento. A resistência horizontal inclui fatores como período latente, número de lesões, número de urédias e esporos por lesão e viabilidade de esporos. Estas características epidemiológicas são quantitativas e provavelmente com um grande número de genes envolvidos, o que, dificulta a eficiência na seleção devido ao grande número de combinações genotípicas possíveis.

Outra estratégia é a seleção e desenvolvimento de cultivares tolerantes. Genótipos tolerantes têm pouca redução na produtividade de grãos na presença de altos níveis de doença. São interessantes por que não impõem pressão de seleção no patógeno e, portanto, não provocam o aparecimento de novas raças. Fontes de resistência horizontal têm sido detectadas em experimentos com alta incidência de ferrugem com parcelas tratadas e não tratadas com fungicidas. Este método de seleção contempla genótipos com resistência horizontal e ou tolerância, por que é baseado na severidade da doença e produtividade de grãos. Os genótipos superiores participam de novos cruzamentos para gerar populações com variabilidade genética para o caráter. Estas populações são também expostas à pressão do patógeno para aumentar a proporção de genótipos resistentes. Estudos genéticos têm demonstrado a existência de efeitos genéticos aditivos, mostrando que a seleção pode ser efetiva para o desenvolvimento de cultivares resistentes. O programa de melhoramento geralmente lança novas cultivares todos os anos. Espera-se que, a cada ano, cultivares menos suscetíveis sejam lançadas e que o

potencial de danos da doença será gradualmente reduzido (ARIAS *et al.*, 2008; PIEROZZI *et al.*, 2008; RIBEIRO *et al.*, 2007; 2008).

A associação de genes em um genótipo (piramidamento) é uma estratégia de uso de genes de resistência vertical cujo objetivo é o de prevenir o aparecimento de novas raças do patógeno. Segundo esta estratégia, vários genes de resistência vertical são incorporados em uma única cultivar. O sucesso da associação depende da premissa de que a probabilidade de aparecimento de uma “super-raça”, contendo todos os genes de virulência necessários para atacar esta combinação de genes de resistência, é muito baixa. Assim, quanto maior o número de genes incorporados mais longa será a resistência da cultivar. No entanto, os críticos da associação acreditam que o aparecimento de uma “super-raça” não é um evento tão raro, uma vez que acaba-se impondo uma pressão de seleção em favor da “super-raça” (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

Segundo Garcia *et al.* (2008), a combinação da resistência vertical com outras medidas de controle da ferrugem asiática, certamente, pode ajudar estender o tempo de vida de genes maiores de resistência. Como outras medidas de controle eles citaram o vazio sanitário de noventa dias. Relatam também que a associação de genes (piramidamento), conferindo resistência a diferentes raças do patógeno dentro do mesmo genótipo, pode ser outra alternativa para estender a efetividade dos genes de resistência vertical.

Segundo Tschanz & Wang (1985), a associação de genes com resistência específica (piramidamento) provavelmente será ineficaz no controle da ferrugem asiática por causa da habilidade do patógeno de reter fatores de virulência desnecessários em alta frequência na população. Assim, a presença dessas raças complexas do fungo limitará a efetividade da resistência específica. Sendo necessário, portanto, identificar e caracterizar outras formas de resistência ou tolerância para minimizar as perdas de produtividade de grãos devido à ferrugem asiática.

As multilinhas são uma mistura de linhagens agronomicamente semelhantes (ou quase idênticas), mas que diferem entre si por possuírem, cada qual, um diferente gene de resistência vertical. As multilinhas são o oposto da associação de genes, pois, na associação, os genes são concentrados em um único indivíduo, ao passo que nas multilinhas os genes estão distribuídos em indivíduos de linhagens diferentes. O objetivo desta estratégia é o de estabilizar a estrutura da

população patogênica, minimizando as possibilidades de aparecimento de novas raças, pois nesse caso a pressão de seleção para produzir uma “super-raça” é muito menor (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

Em cultivares de ciclo precoce, os fungos têm menos tempo para causar redução da produtividade de grãos, em razão de a cultura ficar menos tempo no campo. Recomenda-se que nos programas de melhoramento genético, para resistência à ferrugem asiática, devem-se utilizar genótipos com ciclo precoce, pois o ciclo menor e a existência de genes que conferem resistência parcial atuarão em conjunto na manutenção da produtividade de grãos (SILVA *et al.*, 2007).

Segundo Tschanz e Wang (1985), linhagens tolerantes à ferrugem asiática podem ser selecionadas, a partir de populações segregantes se desenvolvendo em condições de ataque severo de ferrugem, simplesmente pela seleção para produtividade de grãos.

Segundo Parlevliet (1983), a seleção para resistência parcial ou horizontal, na presença de genes maiores para resistência, pode ser ineficaz, uma vez que o efeito dos genes maiores dificulta a detecção dos efeitos dos genes menores.

Segundo Bergamin Filho (2006), testes de resistência de cultivares baseados, por exemplo, no número de lesões por unidade de inóculo e período latente estão mais relacionados com a via horária de infecção, que tem pouca significância epidemiológica (5%) para a ferrugem da soja. Uma variável mais adequada para quantificar a resistência de cultivares de soja à ferrugem asiática, seria a relação do número de urédias por lesão após um período latente e o número de urédias por lesão após um período de tempo relativamente longo, como por exemplo, sete semanas após inoculação. Esse parâmetro está diretamente relacionado à via anti-horária de infecção que pode ser responsável por mais de 95% da severidade final da doença.

Em 1918, foi realizada a primeira decomposição da variância genética em três componentes, quais sejam: 1) a variância aditiva, devida aos efeitos médios dos genes; 2) a variância dominante, devida às interações entre alelos do mesmo locus; e 3) a variância epistática, proveniente das interações entre alelos de diferentes locos (FISHER, 1984). Experimentos conduzidos por Ribeiro *et al.* (2007; 2008) mostraram que os genes de resistência à ferrugem asiática possuem efeitos predominantemente aditivos e que estão dispersos nos pais,

possuindo herdabilidade de 0,42 a 0,74 ao nível de famílias F_3 , sugerindo que a seleção para resistência à ferrugem é viável. Prestes *et al.* (2008), estudando o controle genético da resistência horizontal (parcial) à ferrugem da folha em aveia branca (*Avena sativa* L.) demonstraram que o modelo aditivo-dominante foi adequado para explicar os efeitos gênicos envolvidos no controle genético da característica área foliar infectada e que havia ausência de epistasia no controle da característica. Os efeitos genotípicos de dominância foram negativos, indicando a contribuição do genótipo no sentido de diminuir a característica área foliar infectada. Contudo, a seleção para esta característica, deverá ser realizada em gerações avançadas, devido ao efeito de dominância presente.

2.4.6. Melhoramento Utilizando Biotecnologias

Um dos maiores problemas associados ao melhoramento de resistência poligênica reside na difícil identificação de todos os genes responsáveis por esta característica. A contribuição fenotípica individual de cada gene não é tão evidente. A solução ideal seria “marcar” cada um dos poligenes, de modo que a seleção destes pudesse ser monitorada durante o programa de melhoramento. Isto foi facilitado com o advento dos chamados marcadores moleculares, tais como os fragmentos de restrição de comprimento polimórfico (RFLPs). Estes marcadores são fragmentos cromossômicos pequenos, gerados após a digestão do ácido nucléico com enzimas de restrição. O tamanho de fragmentos homólogos entre indivíduos distintos de uma mesma espécie pode ser altamente variável, o que pode ser visualizado sob certas condições em géis de eletroforese ou membranas de nitrocelulose. Isto faz com que seja possível definir, por exemplo, de qual linhagem parental um indivíduo F_2 recebeu um certo fragmento. Se este fragmento vier de uma região cromossômica que esteja muito próxima a um gene de resistência, então ele deve co-segregar com o gene de resistência, isto é, a grande maioria das plantas F_2 que apresentarem o fragmento da planta parental resistentes deverão também ser resistentes (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

Segundo Vello *et al.* (2002) é desejável localizar marcadores moleculares fortemente ligados a locos que governam a resistência e a tolerância à ferrugem asiática, principalmente quando se trabalha com resistência horizontal.

Esses marcadores ligados podem facilitar a transferência de genes de acessos primitivos (incluindo espécies perenes) para a soja cultivada.

A incorporação, na soja cultivada, de genes de resistência à ferrugem asiática, presentes em espécies perenes, tem sido feita através de hibridação artificial, resgate de embrião e seleção para fertilidade em retrocruzamento sucessivos. Este processo poderá ser aprimorado por meio de isolamento dos genes de resistência através do uso de técnicas de biologia molecular, para utilização no processo de transformação de plantas. Técnicas de biologia molecular também poderão contribuir para a caracterização de espécies de ferrugem e, principalmente, das diferentes raças do patógeno (VELLO *et al.*, 2002).

Os genomas eucariotos são densamente povoados por seqüências simples repetidas, as quais consistem em um a seis nucleotídeos repetidos em tandem. Essas regiões são denominadas microssatélites, SSR (Simple Sequence Repeats) ou STR (Short Tandem Repeats). Marcadores moleculares baseados em microssatélites têm sido desenvolvidos em várias espécies de plantas cultivadas. Esses marcadores estão substituindo rapidamente outros marcadores em vários tipos de estudos genéticos, principalmente devido à sua reprodutibilidade e simplicidade técnica, à pequena quantidade de DNA requerida, ao baixo custo, ao grande poder de resolução e aos altos níveis de polimorfismo. Os microssatélites apresentam vantagens sobre os demais marcadores baseados em PCR, como o RAPD, porque são co-dominantes e facilmente reproduzíveis. Além dessas características, os microssatélites parecem ter distribuição freqüente e aleatória, permitindo uma cobertura ampla do genoma (CAIXETA *et al.*, 2006). Panaud *et al.* (1996), demonstraram que marcadores microssatélites em arroz são quase duas vezes mais informativos que RFLP.

Recentemente, uma nova classe de marcadores moleculares, denominada SNPs (Single Nucleotide Polymorphisms), foi disponibilizada para a comunidade científica. Estes marcadores genéticos se baseiam na detecção de polimorfismos resultantes da alteração de uma única base no genoma. Para que a variação seja considerada SNP, ela tem de ocorrer em pelo menos 1% da população. Os marcadores genéticos SNPs possuem natureza bi-alélica e são abundantes no genoma, podendo ocorrer tanto em regiões expressas quanto em não expressas. A sua alta densidade no genoma, somada ao desenvolvimento de tecnologias de genotipagem, abre novas possibilidades para a aplicação dos SNPs.

Estudos conduzidos utilizando *Arabidopsis* como organismo modelo, têm mostrado que estes marcadores tornaram possível a obtenção de mapas de alta resolução, cerca de 100 vezes superior àquela apresentada pelos mapas já existentes. Isso se deve ao fato de que a densidade de marcadores SNPs pode ser mensurada na escala de kilobases, enquanto os mapas atuais dispõem de megabase para sua determinação. A descoberta dos SNPs, associada à possibilidade de sua utilização como marcadores, permite aos cientistas vislumbrarem a exploração de novos horizontes. Ao se considerar que muitos destes SNPs estão localizados no interior de seqüências gênicas, este fato pode significar a redução de tempo e custos na obtenção do gene de interesse, se comparados aos marcadores atualmente disponíveis. Acredita-se que o desenvolvimento de tecnologias permitirá automatizar o mapeamento de alta densidade e, conseqüentemente, reduzir seus custos, viabilizando o seu emprego em estudos em larga escala (CAIXETA *et al.*, 2006).

3. ARTIGO A: ESTUDO GENÉTICO DA RESISTÊNCIA / TOLERÂNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA: AVALIAÇÃO DA PRODUTIVIDADE DE GRÃOS.

3.1. RESUMO E ABSTRACT

RESUMO

Os objetivos desse trabalho foram: a) estudar o controle genético da resistência e ou tolerância da soja à ferrugem asiática envolvendo genes maiores e menores; b) estimar o potencial genético dos cruzamentos em originar linhagens que superem o melhor parental na resistência e ou tolerância à ferrugem asiática; c) estimar a herdabilidade desta característica em sentido restrito ao nível de progênies F_3 . Foram utilizados dados de seis experimentos realizados durante três anos em Londrina, PR, entre 2005 e 2008, envolvendo cinco parentais (BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 e Embrapa 48) e as gerações F_2 , F_3 e F_4 . Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado, utilizando a metodologia de cultivo em covas (01 parcela = 01 cova = 01planta). A resistência / tolerância genética à ferrugem asiática é controlada por genes maiores e menores dispersos nos parentais que expressam ação predominantemente aditiva. Sob pressão de inóculo é possível selecionar linhagens de soja resistentes / tolerantes à ferrugem asiática, com produtividades de grãos superiores ao parental com maior produtividade de grãos a partir da maioria dos cruzamentos. A herdabilidade no sentido restrito do caráter produtividade de grãos, na presença da ferrugem asiática, variou de média a alta (0,324 a 0,815) ao nível de progênies F_3 , demonstrando ser possível selecionar progênies resistentes e/ou tolerantes à ferrugem asiática já nas gerações iniciais do programa de melhoramento.

Palavras-chave: controle genético, análise genética, herança genética, *Phakopsora pachyrhizi*, resistência à doença, melhoramento de soja.

ABSTRACT

The main objectives of the work were: a) to study the genetic control of soybean resistance to Asian rust involving major and minor genes; b) to estimate the genetic potential of crosses to produce superior inbred lines; c) to estimate the narrow heritability value of F_3 progenies. Data from six experiments involving the parental lines (BR01-18437, BRS 184, BRS 231, BRS 232 and Embrapa 48) and their F_2 , F_3 and F_4 generations carried out in Londrina, Parana state, during the 2005/06, 2006/07 and 2007/08 cropping seasons were used for the analyses. A completely randomized experiment with individual plants sown in hill plot was used (01 hill plot = 01 plant). Soybean resistance to Asian rust is controlled by major and minor genes expressing mainly additive effects dispersed in the parents. It is possible to select inbred lines superior to the best yielding parent (BR01-18437) from most crosses.

The narrow sense heritability for the yield trait under rust pressure ranged from average to high (from 0,324 to 0,815) at the F₃ progeny level, which warrants gains from selection early in the breeding program.

Key-words: genetic control, genetic analysis, genetic inheritance, *Phakopsora pachyrhizi*, disease resistance, soybean breeding.

3.2. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é uma das principais culturas do Brasil. Na safra de 2007/2008 a área cultivada foi de 21,33 milhões de ha, com uma produção de 60,05 milhões de toneladas. A receita atual proveniente das exportações do complexo agroindustrial brasileiro de soja supera os dez bilhões de dólares, representando cerca de 8% do total das exportações do país. Todavia, mais importante do que os benefícios diretos provenientes das exportações são os benefícios indiretos derivados da sua extensa cadeia produtiva, que supera em mais de cinco vezes esse montante (DALL' AGNOL et al., 2008).

Cerca de 40 patógenos (fungos, bactérias, vírus e nematóides) atacam a soja no Brasil e as perdas anuais da produção por doenças são estimadas em cerca de 15 a 20%. Entretanto, algumas doenças podem ocasionar perdas de quase 100%. Uma das principais doenças da soja é a ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi* Syd. e P. Syd.), que causa desfolha precoce, impedindo a completa formação de grãos, com conseqüente redução da produtividade de grãos (EMBRAPA SOJA, 2007).

Os custos da ferrugem asiática desde sua introdução no Brasil em 2001 até a safra 2007/2008 somaram mais de US\$ 11,6 bilhões, incluindo as perdas de produtividade de grãos, os custos operacionais de aplicação e os custos com fungicidas (EMBRAPA CNPSO, 2008; YORINORI, 2008).

O uso de cultivares resistentes e/ou tolerantes é o método de controle mais eficiente e barato para os produtores, além de ser o mais adequado às práticas de conservação do ambiente. Este trabalho teve como objetivos estudar o controle genético da resistência e/ou tolerância da soja à ferrugem asiática envolvendo genes maiores e menores, fazer a previsão do potencial genético dos cruzamentos para originar linhagens que superem o melhor parental na resistência e

ou tolerância à ferrugem asiática e estimar a herdabilidade desta característica em sentido restrito ao nível de progênies F_3 , através de experimentos realizados durante três anos em Londrina, PR.

3.3. MATERIAL E MÉTODOS

Apesar dos experimentos serem realizados no campo, devido às irrigações suplementares e às inoculações com o fungo, o ambiente que os genótipos se desenvolveram foi diferente de uma condição normal de cultura no campo, pois, a pressão da doença foi muito maior. A intenção de propiciar essas condições foi de poder discriminar melhor os genótipos quanto à resistência e ou tolerância à ferrugem asiática.

Cinco genótipos parentais foram incluídos nos experimentos: BR01-18437 (linhagem descendente da cultivar Abura e portadora de alelo maior recessivo para resistência à ferrugem asiática da soja, (PIEROZZI et al., 2008)); BRS 184 (cultivar produtiva e adaptada para cultivo no Estado do Paraná, susceptível à ferrugem da soja); BRS 231 (cultivar produtiva e adaptada para cultivo no Estado do Paraná, portadora de genes menores para resistência à ferrugem, (RIBEIRO et al., 2007)); BRS 232 (cultivar produtiva e adaptada para cultivo no Estado do Paraná, susceptível à ferrugem da soja) e EMBRAPA 48 (cultivar produtiva e adaptada para cultivo no estado do Paraná, susceptível à ferrugem da soja).

No ano agrícola 2005/06, além dos parentais, foi utilizada nos experimentos a geração F_2 dos 10 cruzamentos dialélicos, sem recíprocos. Dois experimentos foram instalados em campo, na fazenda experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR, localizada a 23° 22' de latitude sul. A semeadura do primeiro experimento ocorreu em 03/11/2005 e a do segundo em 10/11/2005. O primeiro experimento foi tratado com fungicida preventivamente e o segundo sofreu inoculações do patógeno nas bordaduras. Os parentais foram representados por 50 repetições cada um e a geração F_2 por 120 plantas (repetições) cada uma. Cada experimento foi composto por 1.450 parcelas, em delineamento inteiramente casualizado, utilizando a metodologia de cultivo em covas (01parcela = 01 cova = 01planta).

No ano agrícola 2006/07, além dos cinco genótipos parentais foram incluídas as gerações F_2 e F_3 dos 10 cruzamentos entre eles, sem recíprocos. Foram semeados em dois experimentos, o primeiro tratado e o segundo não tratado com fungicidas da mesma forma que no ano anterior. Os cinco parentais foram representados por 50 repetições cada um; a geração F_2 por 160 plantas (repetições) para cada cruzamento e a geração F_3 por 40 famílias com cinco plantas cada, para cada cruzamento; totalizando 3.850 parcelas por experimento. O primeiro experimento foi semeado no dia 03/11/2006 e o segundo em 10/11/2006.

Outros dois experimentos foram instalados em campo no ano agrícola de 2007/2008. No primeiro experimento, que foi semeado no dia 30/10/2007, foram incluídos os cinco genótipos parentais e as gerações F_4 dos 10 cruzamentos entre eles, sem recíprocos. Os parentais foram representados por 50 repetições cada um, a geração F_4 de cada cruzamento por 50 famílias com três plantas cada, totalizando 1.750 parcelas. No segundo experimento, que foi semeado no dia 13/11/2007, foram utilizados os cinco genótipos parentais e as gerações F_2 e F_3 dos 10 cruzamentos entre eles, sem recíprocos. Os parentais foram representados por 50 repetições cada um; a geração F_2 por 160 repetições para cada cruzamento e a geração F_3 por 40 famílias com cinco plantas cada, para cada cruzamento, totalizando 3.850 parcelas.

Os procedimentos de campo como preparação do solo, adubação, etc., de todos os experimentos foram semelhantes visando proporcionar pleno desenvolvimento das plantas e incluíram irrigações suplementares. A distância entre covas nas linhas úteis foi de 20 cm e a distância entre as linhas úteis de 1,5 m. No intervalo entre duas linhas úteis do experimento foram semeadas duas linhas de bordadura, utilizando uma mistura de sementes remanescentes dos genótipos em experimentação. A densidade de semeadura do experimento, após a semeadura das linhas de bordadura, ficou próxima a 250.000 plantas/ha, para simular condições de cultivo de soja.

O inóculo da ferrugem asiática utilizado foi o isolado do Estado do Mato Grosso (YORINORI et al., 2004), multiplicado na cultivar BRSMS Bacuri, para garantir a predominância do novo isolado proveniente do Estado de Mato Grosso. Esse isolado quebrou a resistência das fontes portadoras dos genes *Rpp1* e *Rpp3*, pois a BRSMS Bacuri é resistente ao isolado antigo, porém suscetível a esse novo isolado. Os procedimentos de manutenção, coleta e aplicação da ferrugem estão

descritos em Ribeiro et al. (2007) e Pierozzi et al. (2008). A primeira inoculação ocorreu no estágio de desenvolvimento V_3 (FEHR et al., 1971) e a segunda inoculação uma semana depois. Logo que foi realizada a primeira inoculação, o experimento com controle do patógeno sofreu a primeira aplicação de fungicida; no total foram feitas cinco aplicações, a intervalos aproximados de 15 dias, sendo as duas primeiras (preventivas) com o fungicida Flutriafol (62,5 g i.a./ha) e as outras três com o fungicida Tebuconazole (100 g i.a./ha). Para a inoculação utilizou-se um pulverizador manual, sendo a solução de esporos aplicada somente nas linhas de bordaduras localizadas entre as linhas úteis e ao redor do experimento. Como nos experimentos das duas safras anteriores a severidade da doença foi muito alta, em 2007/2008 decidiu-se fazer apenas uma inoculação com o fungo e, somente quando as plantas, de cada experimento, estivessem no estágio de desenvolvimento V_5 ou R_1 (FEHR et al., 1971). Isto ocorreu simultaneamente nos dois experimentos e a inoculação das bordaduras ocorreu no dia 06/12/2007. Nesta safra, nos dois experimentos, não houve parcela tratada com fungicida.

Em todos os experimentos as plantas foram colhidas no estágio R_7 , secadas a sombra, trilhadas e pesadas individualmente. As análises das médias e variâncias dos dados de produtividade de grãos dos três anos de experimentação foram calculadas utilizando o programa computacional SGQ (Sistema de Genética Quantitativa), desenvolvido no Centro Nacional de Pesquisa de Soja (Embrapa Soja). As análises estatísticas foram feitas usando o procedimento "PROC GLM" do módulo de estatística do SAS (SAS INSTITUTE, 1990).

Os parâmetros genéticos componentes das médias e variâncias foram estimados pelo teste conjunto de escala proposto por Cavalli (1952) e por Hayman (1960), relatados por Mather e Jinks (1982). As estimativas dos parâmetros genéticos de médias e variâncias são utilizadas de forma complementar, visando facilitar a interpretação dos mecanismos genéticos que controlam a resistência da soja à ferrugem asiática. Foi utilizado o programa GENFIT (TOLEDO, 1991), que utiliza o método dos quadrados mínimos ponderados. Nos procedimentos de ajuste adotou-se como correto o modelo genético mais simples, com todos os parâmetros significativamente diferentes de zero pelo teste t de Student ao nível de 5% de probabilidade, e que fosse suficiente para explicar a variabilidade presente nas gerações utilizadas, isto é, quando o qui-quadrado (χ^2) da qualidade do ajuste do modelo fosse não significativo ao nível de 5%.

O método de previsão do potencial genético de cruzamentos simples utilizado neste trabalho foi desenvolvido por Jinks e Pooni (1976), utilizando-se como padrão a linhagem BR01-18437. A herdabilidade no sentido restrito foi estimada com base na média das progênes F_3 conforme metodologia descrita em Mather e Jinks (1984).

3.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A Figura 3.1 mostra as médias de produtividade dos parentais, nos experimentos não tratados com fungicidas, indicando haver variabilidade entre os genótipos analisados e que a produtividade de grãos nos experimentos do ano agrícola 2007/08 foi maior do que nos anos agrícolas 2005/06 e 2006/07. A Figura 3.1 também indica que, embora as análises de variância realizadas (dados não inclusos) tenham mostrado haver interação genótipo x ano significativa, os efeitos da interação não foram do tipo complexo, capazes de inverter o posicionamento relativo dos genótipos. A maior produtividade de grãos no ano agrícola de 2007/08 sobre os demais era esperada a partir dos procedimentos experimentais adotados, pois nesse ano foi realizada apenas uma inoculação mais tardia do patógeno e, portanto, os genótipos receberam menor pressão da doença

A Tabela 3.1 mostra as análises de médias, variâncias e os graus de liberdade dos parentais e das gerações F_2 , F_3 e F_4 para a característica produtividade de grãos (g/parcela), nos anos agrícolas 2005/06, 2006/07 e 2007/08 (experimentos não tratados com fungicidas). Tais valores foram utilizados para a obtenção dos parâmetros genéticos de médias e variâncias desta característica.

A Tabela 3.2 mostra os modelos genéticos ajustados às médias das gerações parentais, F_2 e F_3 incluídas no experimento sem fungicida realizado no ano de 2006/07. A maioria dos cruzamentos apresentou efeitos aditivos [d] significativos para as médias de todos os experimentos, corroborando as informações de Ribeiro et al., 2007. O sinal de [h], presente em cinco dos dez cruzamentos, foi positivo nos cruzamentos em que ocorreu, indicando dominância no sentido do aumento da produtividade de grãos. A análise desses efeitos indicou haver predominância de efeitos aditivos em controle da produtividade de grãos da soja em presença da

ferrugem asiática entre os genótipos parentais testados. Também foram observados efeitos epistáticos do tipo aditivo x aditivo em quatro cruzamentos, indicando que os genes em controle da produtividade de grãos interagem entre si. Observando os modelos ajustados, nota-se que em duas oportunidades o valor de [d] foi pequeno em relação ao de [h], indicando que há dispersão dos genes nos pais ou que há efeito de sobredominância dos genes envolvidos no controle da produtividade de grãos.

Os modelos de variância para o caráter produtividade de grãos ajustados no experimento sem tratamento com fungicidas em 2006/07 são mostrados na Tabela 3.3. Nesse experimento foram detectados efeitos aditivos (D) ou aditivos em presença de ligação (D1 ou D2 - Jinks e Pooni, 1982), em nove dos 10 cruzamentos realizados, indicando que os cruzamentos possuem variabilidade genética para a característica. O efeito de dominância (H) foi detectado em apenas uma oportunidade, confirmando que o controle da produtividade de grãos da soja sob pressão da ferrugem é realizado principalmente por genes expressando efeitos aditivos nos genótipos testados, conforme relato de Ribeiro et al. (2007). A análise da variância dos parentais indicou haver efeitos de interação genótipo x micro-ambiente, estimados como componentes de variância ambiental E1 e E2 em sete dos dez cruzamentos. Tais componentes são indicativos da existência de resposta diferenciada dos genótipos à presença do patógeno no ambiente. A análise do cruzamento BRS 184 X BRS 231 indicou que os genes menores da BRS 231 expressaram elevado grau de dominância ou de sobredominância, pois ocorreram efeitos aditivos e de dominância de médias significativos, com [h] maior que [d] e efeito de variância H significativo e efeito de D não significativo.

A probabilidade dos cruzamentos gerarem linhagens de soja superiores à produtividade média de grãos da BR01-18437 na presença da ferrugem asiática (experimentos não tratados com fungicidas) está mostrada na Tabela 3.4. Observou-se que no experimento de 2005/06 a probabilidade de se encontrar linhagens puras superiores à BR01-18437 foi relativamente alta, principalmente nos cruzamentos onde a BR01-18437 participou. No entanto, deve-se levar em consideração também que neste experimento (2005/06) os cruzamentos são representados apenas pela geração F₂, que segundo Toledo et al. (1984) prevê eficientemente híbridos de segundo ciclo e não linhagens puras. No experimento de 2007/08, que inclui as gerações F₂ e F₃, as estimativas da probabilidade de gerar

linhagens puras superiores à BR01-18437 foram maiores que no experimento de 2006/07, provavelmente porque no experimento de 2007/08 a pressão da doença foi menor, possibilitando a expressão de genótipos mais produtivos que a BR01-18437, havendo, portanto, interação genótipo x ambiente nesses dois experimentos. Quando se faz a análise conjunta desses dois anos, a probabilidade de se obter linhagens puras superiores ao padrão (0,020 a 0,320) indicou ser possível selecionar linhagens superiores ao melhor parental (BR01-18437) e a correlação de Pearson desses dados, com os valores observados na geração F_4 , aumentou para 0,935, indicando que houve sensível melhora na precisão das estimativas. Estes dados estão de acordo com os obtidos por Triller e Toledo (1996), que concluíram que na presença de interação genótipo por ambiente, o uso de dados de dois ambientes foi útil para aumentar a precisão das estimativas para o caráter produtividade de grãos.

Na Tabela 3.5, os valores de herdabilidade no sentido restrito com base em progênies F_3 foram de maneira geral médios, obviamente, superiores aos valores de herdabilidade com base em plantas F_3 . Os valores de herdabilidade variaram de 0,344 a 0,815, indicando ser possível realizar seleção para produtividade de grãos, na presença da ferrugem asiática, já nas gerações iniciais do programa de melhoramento. Estes valores foram semelhantes aos valores de herdabilidade (0,42 a 0,74) obtidos por Ribeiro, et al. (2007).

3.5. CONCLUSÕES

O controle genético da resistência / tolerância da soja à ferrugem asiática é complexo e expresso por alelos de genes maiores e menores dispersos nos parentais, com ação predominantemente aditiva.

É possível selecionar linhagens de soja resistentes / tolerantes à ferrugem asiática, com produtividades de grãos superiores ao melhor parental (BR01-18437), portador de alelo maior para resistência, a partir da maioria dos cruzamentos inclusive nos cruzamentos sem alelos maiores específicos para resistência.

A herdabilidade no sentido restrito do caráter produtividade de grãos na presença da ferrugem asiática, variou de média a alta (0,324 a 0,815) a nível de

progênies F_3 , indicando ser possível selecionar progênies resistentes / tolerantes à ferrugem asiática no início do programa de melhoramento genético da soja.

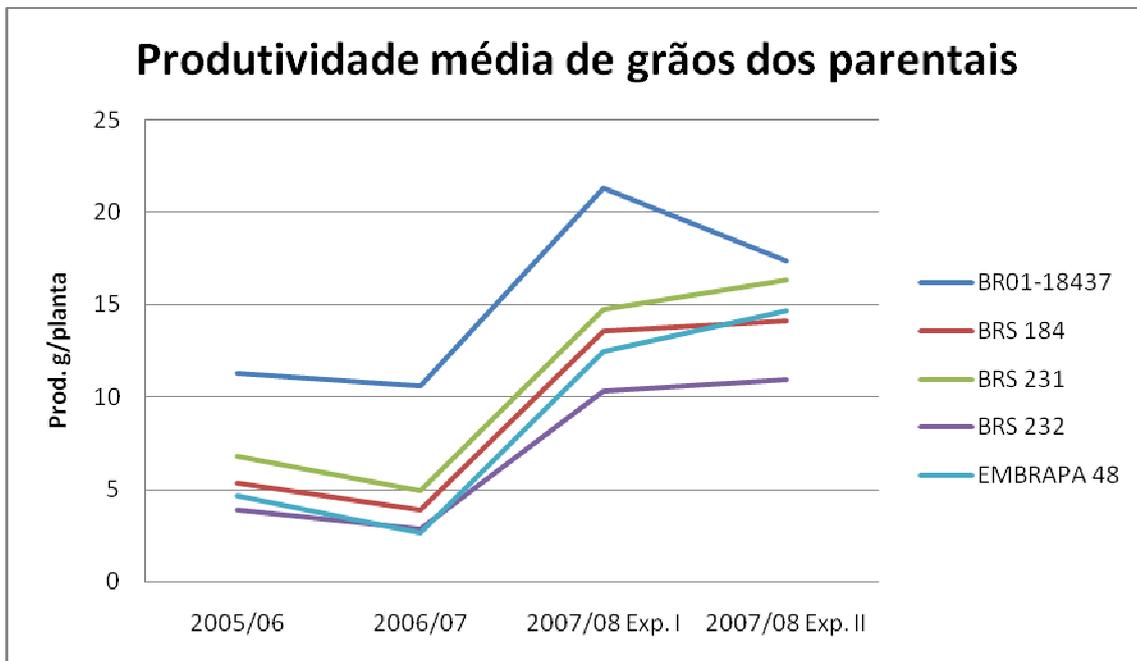


Figura 3.1. Produtividade média de grãos dos parentais, experimentos não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Tabela 3.1. – Graus de liberdade (Gl), médias e variâncias dos parentais e gerações F₂, F₃ e F₄ para a característica produtividade de grãos (g/parcela). Dados de 10 cruzamentos nos anos agrícolas 2005/06, 2006/07 e 2007/08. Experimentos não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Parentais / Cruzamentos	ANO 2005/06			ANO 2006/07			ANO 07/08 Exp. I			ANO 07/08 Exp. II		
	Gl	média	variância	Gl	média	variância	Gl	média	variância	Gl	média	variância
BR01-18437 x BRS 184												
BR01-18437	49	11,30	16,00	49	10,58	14,03	47	21,33	84,34	49	17,39	33,78
BRS 184	47	5,34	11,59	48	3,91	3,54	48	13,60	69,01	47	14,15	53,83
F ₂	119	7,61	16,84	155	6,35	15,16				153	17,19	82,67
F ₃				193	5,47	10,64				195	16,43	62,19
F ₃ entre(fam)				39		17,2				39		131,6
F ₃ dentro(fam)				154		8,93				156		44,30
F ₄							147	12,43	79,63			
F ₄ entre(fam)							49		122,3			
F ₄ dentro(fam)							98		57,64			
BR01-18437 x BRS 231												
BR01-18437	49	11,30	16,00	49	10,58	14,03	47	21,33	84,34	49	17,39	33,78
BRS 231	48	6,75	13,15	48	4,90	4,57	49	14,76	62,39	48	16,35	72,53
F ₂	116	9,20	25,27	153	7,62	13,00				158	17,33	71,41
F ₃				195	6,80	19,38				196	15,84	71,91
F ₃ entre(fam)				39		30,83				39		90,65
F ₃ dentro(fam)				156		16,43				157		67,11
F ₄							144	13,25	72,58			
F ₄ entre(fam)							49		101,9			
F ₄ dentro(fam)							95		56,77			
BR01-18437 x BRS 232												
BR01-18437	49	11,3	16,00	49	10,58	14,03	47	21,33	84,34	49	17,39	33,78
BRS 232	49	3,89	7,21	49	2,86	5,17	48	10,31	42,11	48	10,95	53,60
F ₂	118	9,27	36,10	156	5,95	15,07				158	18,68	75,21
F ₃				193	5,61	13,77				196	17,03	72,63
F ₃ entre(fam)				39		33,89				39		80,25
F ₃ dentro(fam)				154		8,48				157		70,68
F ₄							146	11,53	74,70			
F ₄ entre(fam)							49		126,5			
F ₄ dentro(fam)							97		47,61			

Tabela 3.1. – Continuação...

Parentais / Cruzamentos	ANO 2005/06			ANO 2006/07			ANO 07/08 Exp. I			ANO 07/08 Exp. II		
	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância
BR01-18437 x Embrapa 48												
BR01-18437	49	11,3	16,00	49	10,58	14,03	47	21,33	84,34	49	17,39	33,78
Embrapa 48	49	4,61	4,85	47	2,61	1,45	47	12,46	54,68	49	14,65	52,95
F ₂	117	8,22	20,52	157	6,23	11,20				157	20,15	76,16
F ₃				196	5,30	11,95				196	17,12	59,45
F ₃ entre(fam)				39		34,16				39		82,26
F ₃ dentro(fam)				157		6,26				157		53,62
F ₄							142	12,67	70,21			
F ₄ entre(fam)							49		79,23			
F ₄ dentro(fam)							93		65,20			
BRS 184 x BRS 231												
BRS 184	47	5,34	11,59	48	3,91	3,54	48	13,60	69,01	47	14,15	53,83
BRS 231	48	6,75	13,15	48	4,9	4,57	49	14,76	62,39	48	16,35	72,53
F ₂	118	7,31	25,86	157	5,91	12,07				153	15,22	102,7
F ₃				196	5,64	9,11				188	14,41	79,94
F ₃ entre(fam)				39		10,11				39		85,51
F ₃ dentro(fam)				157		8,85				149		78,42
F ₄							140	10,52	64,05			
F ₄ entre(fam)							49		76,23			
F ₄ dentro(fam)							91		66,18			
BRS 184 x BRS 232												
BRS 184	47	5,34	11,59	48	3,91	3,54	48	13,6	69,01	47	14,15	53,83
BRS 232	49	3,89	7,21	49	2,86	5,17	48	10,31	42,11	48	10,95	53,60
F ₂	117	5,63	13,36	156	3,88	6,98				156	15,82	70,05
F ₃				192	3,90	7,97				194	14,34	62,88
F ₃ entre(fam)				39		10,44				39		98,86
F ₃ dentro(fam)				153		7,32				155		53,53
F ₄							145	11,67	66,13			
F ₄ entre(fam)							49		70,47			
F ₄ dentro(fam)							96		63,82			

Tabela 3.1. – Continuação...

Parentais / Cruzamentos	ANO 2005/06			ANO 2006/07			ANO 07/08 Exp. I			ANO 07/08 Exp. II		
	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância
BRS 184 x Embrapa 48												
BRS 184	47	5,34	11,59	48	3,91	3,54	48	13,6	69,01	47	14,15	53,83
Embrapa 48	49	4,61	4,85	47	2,61	1,45	47	12,46	54,68	49	14,65	52,95
F ₂	118	7,29	16,28	155	4,55	6,54				154	17,6	63,93
F ₃				197	4,45	6,20				189	15,90	63,04
F ₃ entre(fam)				39		10,37				39		58,22
F ₃ dentro(fam)				158		5,14				150		64,35
F ₄							146	12,02	82,56			
F ₄ entre(fam)							49		85,66			
F ₄ dentro(fam)							97		80,94			
BRS 231 x BRS 232												
BRS 231	48	6,75	13,15	48	4,90	4,57	49	14,76	62,39	48	16,35	72,53
BRS 232	49	3,89	7,21	49	2,86	5,17	48	10,31	42,11	48	10,95	53,60
F ₂	118	5,71	20,53	157	5,02	9,87				154	14,68	82,04
F ₃				198	4,40	8,30				190	12,95	68,76
F ₃ entre(fam)				39		18,98				39		134,3
F ₃ dentro(fam)				159		5,61				151		51,11
F ₄							138	9,03	51,13			
F ₄ entre(fam)							49		58,78			
F ₄ dentro(fam)							89		46,50			
BRS 231 x Embrapa 48												
BRS 231	48	6,75	13,15	48	4,9	4,57	49	14,76	62,39	48	16,35	72,53
Embrapa 48	49	4,61	4,85	47	2,61	1,45	47	12,46	54,68	49	14,65	52,95
F ₂	119	6,44	15,19	155	4,19	7,30				156	15,48	96,52
F ₃				195	4,13	5,70				197	13,92	64,16
F ₃ entre(fam)				39		9,46				39		74,86
F ₃ dentro(fam)				156		4,73				158		61,44
F ₄							142	10,28	75,45			
F ₄ entre(fam)							49		101,7			
F ₄ dentro(fam)							93		60,45			

Tabela 3.1. – Continuação...

Parentais / Cruzamentos	ANO 2005/06			ANO 2006/07			ANO 07/08 Exp. I			ANO 07/08 Exp. II		
	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância	GI	Média	variância
BRS 232 x Embrapa 48												
BRS 232	49	3,89	7,21	49	2,86	5,17	48	10,31	42,11	48	10,95	53,60
Embrapa 48	49	4,61	4,85	47	2,61	1,45	47	12,46	54,68	49	14,65	52,95
F ₂	118	5,09	11,83	156	3,32	4,20				153	14,82	51,56
F ₃				197	3,33	5,05				195	14,60	50,34
F ₃ entre(fam)				39		11,46				39		69,17
F ₃ dentro(fam)				158		3,42				156		45,49
F ₄							145	10,66	56,84			
F ₄ entre(fam)							49		65,46			
F ₄ dentro(fam)							96		52,13			

Tabela 3.2. – Componentes genéticos de média, ajustados para o caráter produtividade de grãos, no experimento de 2006/07, não tratado com fungicidas, em Londrina, PR.

Cruzamento	m	[d]	[h]	[i]	[l]	χ^2	GI	P
BR01-18437 x BRS 184	4,59 ± 0,56	3,34 ± 0,30	3,52 ± 1,56	2,66 ± 0,64	-	-	-	-
BR01-18437 x BRS 231	7,41 ± 0,17	2,67 ± 0,28	-	-	-	5,456	2	0,066
BR01-18437 x BRS 232	5,75 ± 0,20	3,86 ± 0,31	-	0,97 ± 0,37	-	0,692	1	0,405
BR01-18437 x EMB. 48	4,37 ± 0,56	3,99 ± 0,28	3,72 ± 1,45	2,23 ± 0,63	-	-	-	-
BRS 184 x BRS 231	4,54 ± 0,19	0,51 ± 0,20	3,23 ± 0,68	-	-	3,076	1	0,080
BRS 184 x BRS 232	3,73 ± 0,12	0,47 ± 0,21	-	-	-	3,915	2	0,141
BRS 184 x EMB. 48	4,49 ± 0,13	0,65 ± 0,16	-	-1,23 ± 0,21	-	0,137	1	0,712
BRS 231 x BRS 232	3,86 ± 0,20	1,02 ± 0,22	2,27 ± 0,67	-	-	0,036	1	0,850
BRS 231 x EMB. 48	4,01 ± 0,11	1,27 ± 0,16	-	-	-	3,293	2	0,193
BRS 232 x EMB. 48	2,77 ± 0,14	-	1,34 ± 0,45	-	-	3,449	2	0,178

Tabela 3.3. – Componentes genéticos de variância, ajustados para o caráter produtividade de grãos, no experimento de 2006/07, não tratado com fungicidas, em Londrina, PR.

Cruzamento	D, D1 e D2	H	E ou E1	E2	χ^2	GI	P
BR01-18437 x BRS 184	D1=6,22 ± 2,01	-	15,65 ± 1,76	3,63 ± 0,73	5,242	2	0,073
BR01-18437 x BRS 231	D1=6,42 ± 2,48 D2=27,18 ± 8,41	-	14,50 ± 2,43	4,62 ± 0,93	0,082	1	0,775
BR01-18437 x BRS 232	9,79 ± 2,50	-	11,90 ± 1,92	4,82 ± 0,95	5,950	2	0,051
BR01-18437 x EMBR. 48	D1=10,13 ± 2,10	-	11,76 ± 1,24	1,42 ± 0,29	1,383	2	0,501
BRS 184 x BRS 231	-	28,76 ± 4,79	4,40 ± 0,60	-	5,084	3	0,166
BRS 184 x BRS 232	2,44 ± 1,03	-	5,67 ± 0,55	-	6,075	3	0,108
BRS 184 x EMBR. 48	4,98 ± 1,15	-	5,16 ± 0,84	1,61 ± 0,33	7,476	2	0,024*
BRS 231 x BRS 232	6,97 ± 1,56	-	4,81 ± 0,56	-	5,486	3	0,140
BRS 231 x EMBR. 48	D1=3,54 ± 1,02	-	7,42 ± 0,83	1,58 ± 0,32	7,519	2	0,023*
BRS 232 x EMBR. 48	3,06 ± 0,86	-	4,41 ± 0,69	1,37 ± 0,28	1,938	2	0,379

* Embora a qualidade do ajuste do modelo genético obtido através do teste Qui-quadrado (χ^2) ter sido significativo, optou-se por mostrá-lo, por ser o melhor modelo ajustado com os dados disponíveis. Isto ainda indica a necessidade da inclusão de outros parâmetros no modelo ajustado para explicar todos os efeitos genéticos desse cruzamento.

Tabela 3.4. – Valores do potencial genético dos cruzamentos calculados segundo Jinks e Pooni (1976), probabilidade (P) de se obter linhagens superiores à BR01-18437 e correlação de Pearson dos valores estimados com os valores obtidos na geração F₄, para o caráter produtividade de grãos, nos experimento de 2005/06, 2006/07 e 2007/08, não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Cruzamentos	Estimativas de 2005/06	Estimativas de 2006/07	Estimativas de 2007/08	Estimativa Conjunta de 2006/07 e 2007/08 (F ₂ e F ₃)	Valores Observados em F ₄
	P	P	P	P	P
BR01-18437 x BRS 184	*	0,011	0,426	0,320	0,140
BR01-18437 x BRS 231	0,317	0,051	0,424	0,280	0,100
BR01-18437 x BRS 232	0,299	0,072	0,211	*	0,100
BR01-18437 x EMB. 48	0,235	0,018	0,300	0,054	0,040
BRS 184 x BRS 231	0,156	*	*	*	0,020
BRS 184 x BRS 232	0,009	0,0001	0,142	0,038	0,020
BRS 184 x EMBRA. 48	0,053	0,0001	*	*	0,020
BRS 231 x BRS 232	0,100	0,002	0,253	0,050	0,000
BRS 231 x EMBRA. 48	0,066	0,0001	0,272	*	0,040
BRS 232 x EMBRA. 48	0,020	0,0001	*	0,020	0,040
Correlação de Pearson	0,773	0,604	0,666	0,935	

* Não foi possível calcular o potencial deste cruzamento, por não ter sido possível estimar o valor de D.

Tabela 3.5. – Estimativa da herdabilidade no sentido restrito com base em plantas F_3 e em progênies F_3 , para o caráter produtividade de grãos, nos experimentos de 2006/07 e 2007/08, não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Cruzamentos	2006/07		2007/08	
	Plantas F_3	Progênies F_3	Plantas F_3	Progênies F_3
BR01-18437 x BRS 184	0,139	0,446	0,228	0,596
BR01-18437 x BRS 231	0,468	0,815	0,100	0,357
BR01-18437 x BRS 232	0,369	0,745	0,103	0,366
BR01-18437 x EMB. 48	0,278	0,658	0,095	0,344
BRS 184 x BRS 231	*	*	*	*
BRS 184 x BRS 232	0,177	0,518	0,155	0,479
BRS 184 x EMBRA. 48	0,424	0,786	*	*
BRS 231 x BRS 232	0,420	0,784	0,219	0,584
BRS 231 x EMBRA. 48	0,164	0,496	0,148	0,464
BRS 232 x EMBRA. 48	0,346	0,726	*	*

* Não foi possível calcular a herdabilidade neste cruzamento, por não ter sido possível estimar o valor de D.

4. ARTIGO B: METODOLOGIA PARA OBTENÇÃO DE RESISTÊNCIA E OU TOLERÂNCIA DA SOJA À FERRUGEM ASIÁTICA.

4.1. RESUMO E ABSTRACT

RESUMO

O uso de cultivares resistentes / tolerantes poderá ser eficiente no controle da ferrugem da soja. Entretanto, o fungo apresenta alta variabilidade genética e a resistência monogênica poderá não ser durável. De acordo com a literatura, o controle genético da ferrugem em soja ocorre por meio de genes maiores e menores expressando predominantemente efeitos aditivos. As interações genótipos por ambientes, embora significativas, não alteram a classificação dos genótipos. Os objetivos deste trabalho foram complementar os estudos dos mecanismos genéticos da resistência/tolerância da soja à ferrugem asiática e sugerir metodologias de melhoramento que permitam o acúmulo de genes maiores e menores nos genótipos. Seis experimentos foram realizados durante três safras em Londrina, PR, de 2005/06 a 2007/08, envolvendo cinco parentais e as gerações derivadas F₂, F₃ e F₄. Foi utilizado o delineamento inteiramente casualizado, com parcelas em covas. A metodologia proposta foi planejada para superar as dificuldades do melhorista em selecionar genes menores na presença de genes maiores. Isto é resolvido conduzindo populações segregantes F₂, F₃ e F₄ numerosas para melhorar as chances de encontrar recombinações favoráveis e submetendo-as à pressão do patógeno para aumentar a frequência de genótipos resistentes na população F₄ ou F₅ quando plantas individuais serão selecionadas para formação de progênies F₅ ou F₆. Conseqüentemente, a frequência de progênies F₅ ou F₆ superiores (resistentes / tolerantes) possuidoras de alelos nos genes menores e maiores também será aumentada.

Palavras-chave: melhoramento genético, métodos de melhoramento, *Phakopsora pachyrhizi*, resistência à doença, melhoramento de soja.

ABSTRACT

Breeding soybean cultivars resistant to rust, caused by the *Phakopsora pachyrhizi* fungus, is probably an efficient way to control the disease. However, *P. pachyrhizi* has a large genetic variability and monogenic controlled resistance may not be durable. According to the literature, soybean rust resistance is controlled by major and minor genes expressing predominantly additive effects. Genotype x environment

interactions, although significant did not alter the genotype ranking. The objectives of this work were to complement the studies on the genetic control of soybean resistance to rust and to suggest a breeding methodology that allows the recombination and selection of soybean genotypes carrying major and minor genes for rust resistance. Six experiments were carried out in Londrina, PR during three growing seasons from 2005/06 to 2007/08 involving five parents and their derived F₂, F₃ and F₄ segregating populations. A completely randomized design was used with single plant hill-plots. The proposed methodology was designed to overcome the difficulties breeders face while selecting for minor gene resistance in the presence of major genes. This is dealt with by breeding large F₂, F₃ and F₄ segregant populations to improve the changes of the favorable gene combinations to appear and increasing genotype homozygosity under pathogen pressure to enhance the frequency of the favorable genotypes in the populations F₄ and F₅ populations. This will also increase the chances of superior F₅ or F₆ to appear from plant selection in the populations.

KEY-WORDS: genetic breeding, breeding methods, *Phakopsora pachyrhizi*, disease resistance, soybean breeding.

4.2. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é a cultura com a maior área cultivada no Brasil. Na safra de 2007/2008 a área cultivada foi de 21,33 milhões de ha, seguida pelo milho com 14,71 milhões de ha e pela cana-de-açúcar com 8,98 milhões de ha. O Brasil é o segundo produtor mundial de soja, sendo responsável por aproximadamente 25% da produção mundial (CONAB, 2008).

A ferrugem asiática (*Phakopsora pachyrhizi* Syd. e P. Syd.) foi detectada pela primeira vez no Brasil no final da safra 2000/01. Na safra 2001/02 foi relatada nas principais regiões produtoras, desde o Rio Grande do Sul até o Mato Grosso, onde nos casos mais severos, as perdas atingiram até 70% (YORINORI et al., 2002). Na safra seguinte espalhou-se em praticamente todas as regiões produtoras, representando uma ameaça para a cultura em função dos prejuízos causados e do aumento do custo de produção para seu controle (EMBRAPA SOJA, 2007).

O uso de cultivares resistentes e/ou tolerantes é o método de controle mais eficiente e barato para os produtores, além de ser o mais adequado às práticas de conservação do ambiente. Devido ao fungo *Phakopsora pachyrhizi*

possuir diversas raças com genes múltiplos de virulência (SINCLAIR & HARTMAN, 1995) e também, possuir habilidade de reter fatores de virulência desnecessários em alta frequência na população (TSCHANZ & WANG, 1985), a resistência vertical, conferida por genes maiores, provavelmente não será durável, mesmo quando usados em associação (piramidamento) (TSCHANZ & WANG, 1985). Como exemplo, citamos a resistência conferida pelos genes maiores *Rpp1*, *Rpp2*, *Rpp3* e *Rpp4* (MCLEAN & BYTH, 1980; BROMFIELD & HARTWIG, 1980; HARTWIG & BROMFIELD, 1983; HARTWIG, 1986) que já foi quebrada em diferentes regiões do mundo (MILES et al., 2005, citado por UNFRIED, 2007; VELLO et al., 2002). No Brasil, a resistência conferida pelos genes *Rpp1* e *Rpp3* foi quebrada pelo novo isolado da ferrugem asiática proveniente do Brasil Central (ARIAS et al., 2004; YORINORI et al., 2004).

A resistência horizontal, normalmente controlada por muitos genes, cada qual conferindo um pequeno efeito, é um tipo de resistência efetivo contra um número maior de raças do fungo e sua ação consiste em reduzir a taxa de desenvolvimento da doença. A detecção de resistência horizontal requer a realização de avaliações periódicas da severidade da doença, durante algumas safras (BROMFIELD, 1984). Por esse motivo, sua quantificação é difícil e exige um grande esforço, o que limita seu uso e faz que sejam raros os trabalhos desse tipo.

A tolerância é observada em uma situação onde uma planta é atacada por um patógeno na mesma intensidade que outras plantas, mas como resultado da infecção sofre menos danos em termos de produtividade ou qualidade do produto (ROBINSON, 1969). Também, normalmente, é controlada por muitos genes e é efetiva contra um número maior de raças do fungo. A tolerância normalmente tem sido obtida por meio da avaliação da produtividade relativa de grãos, comparando parcelas de um mesmo genótipo com e sem proteção por fungicida.

Bons resultados são obtidos com a combinação de resistência horizontal e vertical (VANDERPLANK, 1968). A literatura de resistência a doenças discute com frequência o uso alternativo da resistência horizontal e vertical. Raramente reconhece, no entanto, que os dois tipos apresentam resultados sensivelmente melhores quando usados em combinação (CAMARGO & BERGAMIN FILHO, 1995).

Este trabalho teve como objetivos estudar os mecanismos genéticos em controle da resistência/tolerância da soja à ferrugem asiática e sugerir metodologias de melhoramento envolvendo genes maiores e menores, através dos resultados de experimentos realizados durante três anos em Londrina, Paraná.

4.3. MATERIAL E MÉTODOS

Seis experimentos foram realizados nos anos agrícolas 2005/06, 2006/07 e 2007/08, na fazenda experimental da Embrapa Soja, em Londrina, PR, localizada a 23° 22' de latitude sul. Dois experimentos foram instalados no campo em 2005/06, sendo que o primeiro foi tratado com fungicidas e semeado em 03/11/2005. O segundo não foi tratado com fungicidas e sofreu inoculações com o patógeno nas bordaduras, sendo semeado em 10/11/2005. Os genótipos parentais utilizados nos experimentos foram: BR01-18437 (linhagem de grupo de maturação 7.5, descendente da cultivar Abura e portadora de gene maior recessivo para resistência à ferrugem asiática da soja, (PIEROZZI et al., 2008)); BRS 184 (cultivar de grupo de maturação 6.7, sendo portanto precoce, e susceptível à ferrugem da soja); BRS 231 (cultivar de grupo de maturação 7.5, portadora de genes menores para resistência à ferrugem, (RIBEIRO et al., 2007)); BRS 232 (cultivar de grupo de maturação 7.0, susceptível à ferrugem da soja) e EMBRAPA 48 (cultivar de grupo de maturação 6.8, susceptível à ferrugem da soja). Neste ano agrícola, além dos parentais, foi utilizada a geração F_2 dos 10 cruzamentos entre eles, sem recíprocos. Os parentais foram representados por 50 repetições cada um e a geração F_2 por 120 plantas (repetições) para cada cruzamento. Cada experimento foi composto por 1.450 parcelas, em delineamento inteiramente casualizado, utilizando a metodologia de cultivo em covas (01parcela = 01 cova = 01planta).

No ano agrícola 2006/07 os procedimentos experimentais foram semelhantes aos do ano 2005/06, inclusive as datas de semeadura. Nesses experimentos, além dos parentais e geração F_2 foi incluída a geração F_3 . Os parentais foram representados por 50 repetições cada um; a geração F_2 por 160 plantas (repetições) para cada cruzamento e a geração F_3 por 40 famílias com cinco plantas cada, para cada cruzamento; totalizando 3.850 parcelas por experimento.

No ano agrícola 2007/08 dois experimentos foram instalados em campo. O primeiro foi semeado em 30/10/2007, além dos cinco parentais foi incluída a geração F_4 dos 10 cruzamentos entre eles, sem recíprocos. Os parentais foram representados por 50 repetições cada um e a geração F_4 de cada cruzamento por 50 famílias com três plantas cada, totalizando 1.750 parcelas. O segundo experimento foi semeado no dia 13/11/2007, utilizando os genótipos parentais e as gerações F_2 e F_3 . Os parentais foram representados por 50 repetições, a geração F_2 por 160 repetições para cada cruzamento e a geração F_3 por 40 famílias com cinco plantas cada, para cada cruzamento, totalizando 3.850 parcelas. Os experimentos deste ano agrícola não foram tratados com fungicidas.

Os procedimentos experimentais como preparo do solo, adubação, controle de plantas daninhas e insetos, etc., de todos os experimentos foram semelhantes e incluíram irrigações suplementares. A distância entre covas nas linhas úteis foi de 20 cm e a distância entre as linhas úteis de 1,5 m. No intervalo entre as duas linhas úteis foram semeadas duas linhas de bordadura, utilizando uma mistura de sementes remanescentes dos genótipos em experimentação. A densidade de semeadura dessas linhas ficou próxima a 250.000 plantas/ha.

Foi utilizado como inóculo da ferrugem asiática o isolado do Estado do Mato Grosso que quebrou a resistência dos genes Rpp_1 e Rpp_3 (YORINORI et al., 2004). Os procedimentos de manutenção, multiplicação, coleta e aplicação do inóculo estão descritos em Ribeiro et al. (2007) e Pierozzi et al. (2008). Nos experimentos de 2005/06 e 2006/07 foram realizadas duas inoculações. A primeira ocorreu no estágio de desenvolvimento V_3 (FEHR et al., 1971) e a segunda uma semana depois. Nos experimentos de 2007/08 foram feitas apenas uma inoculação no estágio de desenvolvimento V_5 ou R_1 (FEHR et al., 1971).

Nos experimentos tratados com fungicidas nos anos agrícolas de 2005/06 e 2006/07 foram feitas cinco aplicações, num intervalo de cerca de 15 dias entre as aplicações, sendo as duas primeiras com o fungicida Flutriafol (62,5 g i.a./ha) e as outras três com o fungicida Tebuconazole (100 g i.a./ha). Em cada ano, a primeira aplicação de fungicida foi realizada no primeiro experimento, no mesmo dia da primeira inoculação com o patógeno no segundo experimento.

As plantas foram colhidas no estágio R_7 (FEHR et al., 1971), secadas a sombra, trilhadas e pesadas individualmente. As análises das médias e

variâncias dos dados de produtividade de grãos dos três anos de experimentação foram calculadas utilizando o programa computacional SGQ (Sistema de Genética Quantitativa), desenvolvido no Centro Nacional de Pesquisa de Soja (Embrapa Soja). As análises estatísticas foram feitas usando o procedimento “PROC GLM” do módulo de estatística do SAS (SAS INSTITUTE, 1990). A comparação entre as médias foi feita através do teste Scott-Knott a 5% de probabilidade, utilizando o programa GENES (CRUZ, 2001).

4.4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

A Tabela 4.1 mostra os resultados das análises conjuntas de médias e variâncias dos parentais e das gerações F_2 e F_3 para a característica produtividade de grãos (g/parcela), dos anos agrícolas 2005/06, 2006/07 e 2007/08 experimento II (experimentos não tratados com fungicidas). Experimentos conduzidos por Ribeiro et al. (2007; 2008) e Pierozzi et al. (2008) mostraram que os genes de resistência à ferrugem asiática possuem efeitos predominantemente aditivos e que estão dispersos nos parentais e que as interações dos efeitos dos genótipos com anos, embora significativas, são do tipo simples e não causam alterações importantes nas estimativas dos parâmetros genéticos. A análise das médias confirmou haver variabilidade entre genótipos para a característica resistência / tolerância à ferrugem, observando-se a superioridade do parental BR01-18437, que apresenta um gene maior recessivo (resistência vertical) (PIEROZZI et al., 2008). Na seqüência de melhor desempenho vem o parental BRS 231, que possui genes menores para resistência à ferrugem (resistência horizontal) (RIBEIRO et al., 2007). Os próximos melhores parentais foram a cultivar BRS 184 e a Embrapa 48 que não diferem significativamente entre si pelo teste de Scott e Knott a 5%. A cultivar BRS 184 é o parental mais precoce e a EMBRAPA 48 é o segundo parental com maior precocidade e, portanto, podem ter atingido uma produtividade de grãos relativamente elevada devido ao menor tempo de exposição à ferrugem. Ainda observando os dados da Tabela 4.1 (análise conjunta de anos) constata-se que, em média, os melhores genótipos (mais produtivos) das gerações F_2 e F_3 são os originários dos cruzamentos onde a BR01-18437 está presente. Após os

cruzamentos com a BR01-18437, os cruzamentos com produtividade de grãos maior, foram BRS 184 X EMBRAPA 48 e BRS 184 X BRS 231, que não diferiram entre si pelo teste de Scott e Knott a 5%. No cruzamento BRS 184 X BRS 231, provavelmente conciliou-se a precocidade da BRS 184 com a resistência horizontal da BRS 231.

Esses dados indicam que na presença de genes maiores, o melhorista deverá encontrar dificuldades para selecionar os genótipos que também agregam, em seu genoma, os genes menores para resistência / tolerância à ferrugem asiática, conforme já relatado na literatura (PARLEVLIT, 1983). Essa dificuldade acentua-se se os genes maiores mostrarem efeitos de dominância e, nesse caso, a seleção dos genótipos deverá ser postergada para gerações mais avançadas, com maior grau de homozigose. Como a resistência horizontal condicionada por genes menores pode atuar sobre fatores como período latente mais longo, número e tamanho reduzidos de lesões, número de urédias e de esporos por lesão menores e viabilidade inferior dos esporos, há provavelmente grande número de genes envolvidos (ARIAS et al.; 2008; PIEROZZI et al., 2008; RIBEIRO et al., 2007, 2008). Portanto, o programa de melhoramento deve conduzir populações F_2 , F_3 , F_4 e F_5 numerosas, em torno de 2.500 plantas por geração, para aumentar a probabilidade do aparecimento de combinações favoráveis dos genes maiores (resistência vertical) e menores (resistência horizontal) nos genótipos descendentes. O melhoramento genético combinando os dois tipos de resistência foi recomendado por Vanderplank (1968) e Camargo e Bergamin Filho (1995). No entanto, na prática, a coleta de dados dessas características de resistência citadas acima é inviabilizada na rotina de um programa de melhoramento de soja, pelas exigências de tempo e mão-de-obra.

As Tabelas 4.2 e 4.3 mostram os dados de média e variância de produtividade de grãos dos parentais e gerações F_2 , F_3 e F_4 dos seus respectivos cruzamentos nos anos individuais (2005/06 a 2007/08). Por esses dados também foi possível observar a superioridade do genótipo BR01-18437 e dos cruzamentos onde ele participa, sendo mais evidente nos anos agrícolas 2005/06 e 2006/07, onde a pressão da doença foi maior. Nos experimentos do ano agrícola 2007/08, onde a pressão da doença foi menor, essa vantagem não foi tão evidente, sugerindo que nos experimentos onde a pressão da doença foi maior houve melhor separação entre os genótipos com resistência / tolerância à ferrugem asiática.

A Tabela 4.4 mostra as médias e os respectivos erros padrões dos parentais e das gerações F_2 e F_3 para a característica produtividade de grãos (g/parcela) dos experimentos tratados e não tratados com fungicidas, nos anos agrícolas 2005/06 e 2006/07. Os dados de média mostram variabilidade entre os genótipos analisados também na ausência da ação do patógeno, e conforme esperado, nos experimentos tratados com fungicidas os genótipos têm produtividade de grãos mais elevada. As produtividades de grãos da linhagem BR01-18437 foram semelhantes as das cultivares BRS 184, BRS 231 e superiores às das cultivares BRS 232 e Embrapa 48. Observou-se que, além de ser o parental mais produtivo, a cultivar BRS 231 teve participação como parental nos cruzamentos mais produtivos.

Ainda na Tabela 4.4, a comparação das produtividades de grãos dos experimentos inoculados com o patógeno e sem controle da ferrugem com fungicidas, com a dos experimentos tratados com fungicidas, nos anos agrícolas 2005/2006 e 2006/2007, observa-se que o parental BR01-18437 é o que possui a maior “tolerância” à ferrugem, pois sofreu a menor redução de produtividade de grãos. Os cruzamentos em que a BR01-18437 participou também foram os que sofreram menores reduções de produtividade nas gerações F_2 e F_3 . Portanto, quando se usa a metodologia de parcela tratada e não tratada, sob pressão de ferrugem, para selecionar cultivares com genes menores para resistência e ou tolerância à ferrugem asiática, se genes maiores estiverem presente, estes poderão dificultar a seleção pelo melhorista dos genótipos possuidores de genes menores. Esta constatação está de acordo com o que foi observado por Parlevliet (1983), o qual afirma que a seleção para resistência parcial ou horizontal, na presença de genes maiores para resistência (resistência vertical), pode ser ineficaz, uma vez que o efeito dos genes maiores dificulta a detecção dos efeitos dos genes menores.

No entanto, os dados mostram consistência de aumento de resistência / tolerância à ferrugem. Na Tabela 4.4, observa-se que as gerações F_2 e F_3 do cruzamento entre BR01-18437 e BRS 231 foram os que sofreram menores reduções de produtividade de grãos nas condições dos experimentos não tratados e tratados com fungicidas. Como esta metodologia de comparação de experimentos tratados e não tratados é trabalhosa, pode-se propor a seleção pela produtividade de grãos sob pressão do patógeno, conforme recomendada por Tschanz e Wang (1985). Selecionar apenas pela produtividade de grãos, torna o método de fácil

aplicação prática em relação às avaliações de severidade, esporulação, entre outras, extremamente trabalhosas.

Uma possível solução para se agregar os efeitos dos genes maiores e menores nos genótipos dos programas de melhoramento para resistência à ferrugem seria avançar populações segregantes numerosas sob pressão do patógeno para contar com apoio da seleção “natural” e postergar a seleção até a geração F_4 ou F_5 , onde os genótipos estarão mais fixados. Esse procedimento provavelmente anularia o problema de confundimento dos efeitos de genes maiores e menores nas seleções realizadas pelos melhoristas em plantas individuais das gerações iniciais do programa. Essa estratégia está sendo utilizada no programa de melhoramento genético de soja para resistência / tolerância à ferrugem da Embrapa Soja. Progênies F_5 descendentes de populações segregantes (F_2 , F_3 e F_4) têm demonstrado tolerância / resistência à ferrugem em campo experimental, sob pressão do fungo *P. pachyrhizi* inoculado, superiores às das progênies portadoras de genes maiores e desenvolvidas sem pressão do patógeno. Um experimento para comprovar essas observações e corroborar os resultados do programa de melhoramento está em preparo para execução no ano agrícola 2009/10. Os genótipos (progênies F_5) selecionados estão sendo utilizados como parentais dos ciclos subseqüentes, num programa de seleção recorrente.

Existem várias outras opções de seleção e condução do material genético num programa de melhoramento de soja para resistência / tolerância à ferrugem, mas todas serão provavelmente mais trabalhosas e de ciclo mais longo que a descrita acima.

Tabela 4.1. Médias e variâncias conjuntas de anos para a característica produtividade de grãos (g/parcela)¹ dos parentais (quatro experimentos em três anos agrícolas, 2005/06, 2006/07, 2007/08 exp. I e 2007/08 exp. II), das gerações F₂ (2005/06, 2006/07 e 2007/08 exp. II) e das gerações F₃ (2006/07 e 2007/08 exp. II) dos experimentos não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Parentais			Geração F ₂			Geração F ₃		
Genótipo	g/parc.	Variância	Cruzamento	g/parc.	Variância	Cruzamento	g/parc.	Variância
BR01-18437	15,087 A	36,55	BR01-18437 X Embrapa 48	11,838 A	37,39	BR01-18437 X BRS 231	11,443 A	45,71
BRS 231	10,711 B	38,29	BR01-18437 X BRS 231	11,642 A	37,95	BR01-18437 X BRS 232	11,361 A	43,43
BRS 184	9,247 C	34,51	BR01-18437 X BRS 232	11,514 A	42,81	BR01-18437 X Embrapa 48	11,212 A	35,70
Embrapa 48	8,605 C	28,49	BR01-18437 X BRS 184	10,585 B	39,82	BR01-18437 X BRS 184	10,989 A	36,55
BRS 232	6,969 D	26,81	BRS 184 X Embrapa 48	10,012 C	29,93	BRS 184 X Embrapa 48	10,086 B	34,03
			BRS 184 X BRS 231	9,625 C	48,27	BRS 184 X BRS 231	9,957 B	43,79
			BRS 231 X Embrapa 48	8,908 D	41,85	BRS 184 X BRS 232	9,147 C	35,57
			BRS 184 X BRS 232	8,701 D	31,66	BRS 231 X Embrapa 48	9,060 C	35,08
			BRS 231 X BRS 232	8,698 D	29,45	BRS 232 X Embrapa 48	8,937 C	27,58
			BRS 232 X Embrapa 48	7,927 E	23,28	BRS 231 X BRS 232	8,597 C	37,91

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na vertical, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott e Knott a 5% de probabilidade.

Tabela 4.2. Análises de média e variância para a característica produtividade de grãos (g/parcela), dos parentais e gerações F₂ e F₃ nos anos agrícolas 2005/2006 e 2006/07, experimentos não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Genótipos/Cruzamentos	Número de Repetições	g/parcela ¹	Variância
(i) 2005/06			
BR01-18437	50	11,300 A	16,00
BR01-18437 X BRS 232	119	9,272 B	36,10
BR01-18437 X BRS 231	117	9,202 B	25,27
BR01-18437 X EMBRAPA 48	118	8,220 C	20,52
BR01-18437 X BRS 184	120	7,611 D	16,84
BRS 184 X BRS 231	119	7,314 D	25,86
BRS 184 X EMBRAPA 48	119	7,294 D	16,28
BRS 231	49	6,753 E	13,15
BRS 231 X EMBRAPA 48	120	6,441 E	15,19
BRS 231 X BRS 232	119	5,708 F	20,53
BRS 184 X BRS 232	118	5,635 F	13,36
BRS 184	48	5,344 G	11,59
BRS 232 X EMBRAPA 48	119	5,092 G	11,83
EMBRAPA 48	50	4,610 H	4,85
BRS 232	50	3,894 I	7,21
(ii) 2006/07			
BR01-18437	50	10,582 A	14,03
F ₂ BR01-18437 X BRS 231	154	7,622 B	13,00
F ₃ BR01-18437 X BRS 231	195	6,997 B	19,38
F ₂ BR01-18437 X BRS 184	156	6,352 C	15,16
F ₂ BR01-18437 X EMBRAPA 48	158	6,229 C	11,20
F ₂ BR01-18437 X BRS 232	157	5,951 C	15,07
F ₂ BRS 184 X BRS 231	158	5,910 C	12,07
F ₃ BRS 184 X BRS 231	196	5,666 C	9,11
F ₃ BR01-18437 X BRS 232	194	5,606 C	13,77
F ₃ BR01-18437 X BRS 184	194	5,492 C	10,64
F ₃ BR01-18437 X EMBRAPA 48	197	5,302 C	11,95
F ₂ BRS 231 X BRS 232	158	5,084 D	9,87
BRS 231	49	4,900 D	4,57
F ₂ BRS 184 X EMBRAPA 48	156	4,549 D	6,54
F ₃ BRS 184 X EMBRAPA 48	197	4,475 D	6,20
F ₃ BRS 231 X BRS 232	199	4,404 D	8,30
F ₂ BRS 231 X EMBRAPA 48	156	4,190 E	7,30
F ₃ BRS 231 X EMBRAPA 48	196	4,145 E	5,70
BRS 184	49	3,912 E	3,54
F ₃ BRS 184 X BRS 232	193	3,896 E	7,97
F ₂ BRS 184 X BRS 232	157	3,885 E	6,98
F ₃ BRS 232 X EMBRAPA 48	198	3,332 F	5,05
F ₂ BRS 232 X EMBRAPA 48	157	3,316 F	4,20
BRS 232	50	2,864 F	5,17
EMBRAPA 48	48	2,613 F	1,45

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na vertical, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott e Knott a 5% de probabilidade no mesmo ano agrícola.

Tabela 4.3. Análises de média e variância para a característica produtividade de grãos (g/parcela), para os parentais e geração F₄ no ano agrícola 2007/2008 (experimento I) e para os parentais e gerações F₂ e F₃ no ano agrícola 2007/08 (experimento II), experimentos não tratados com fungicidas, em Londrina, PR.

Genótipos/Cruzamentos	Número de Repetições	g/parcela ¹	Variância
(i) 2007/08 Experimento I			
BR01-18437	48	21,325 A	84,34
BRS 231	50	14,760 B	62,39
BRS 184	49	13,604 B	69,01
BR01-18437 X BRS 231	145	13,253 B	72,58
BR01-18437 X EMBRAPA 48	143	12,671 B	70,21
EMBRAPA 48	48	12,465 B	54,68
BR01-18437 X BRS 184	148	12,429 B	79,63
BRS 184 X EMBRAPA 48	147	12,022 B	82,56
BRS 184 X BRS 232	146	11,666 C	66,13
BR01-18437 X BRS 232	147	11,533 C	74,70
BRS 232 X EMBRAPA 48	146	10,662 C	56,84
BRS 184 X BRS 231	141	10,522 C	64,05
BRS 232	49	10,312 C	42,11
BRS 231 X EMBRAPA 48	143	10,276 C	75,45
BRS 231 X BRS 232	139	9,025 C	51,13
(ii) 2007/08 Experimento II			
F ₂ BR01-18437 X EMBRAPA 48	158	20,148 A	76,16
F ₂ BR01-18437 X BRS 232	159	18,684 A	75,21
F ₂ BRS 184 X EMBRAPA 48	155	17,596 B	63,93
BR01-18437	50	17,390 B	33,78
F ₂ BR01-18437 X BRS 231	159	17,331 B	71,41
F ₂ BR01-18437 X BRS 184	154	17,190 B	82,67
F ₃ BR01-18437 X EMBRAPA 48	157	17,123 B	59,45
F ₃ BR01-18437 X BRS 232	197	17,027 B	72,63
F ₃ BR01-18437 X BRS 184	196	16,430 B	62,19
BRS 231	49	16,349 B	72,53
F ₃ BRS 184 X EMBRAPA 48	190	15,904 B	63,04
F ₃ BR01-18437 X BRS 231	197	15,844 B	71,91
F ₂ BRS 184 X BRS 232	157	15,822 B	70,05
F ₂ BRS 231 X EMBRAPA 48	157	15,483 C	96,52
F ₂ BRS 184 X BRS 231	154	15,223 C	102,7
F ₂ BRS 232 X EMBRAPA 48	154	14,820 C	51,56
F ₂ BRS 231 X BRS 232	155	14,675 C	82,04
EMBRAPA 48	50	14,648 C	52,95
F ₃ BRS 232 X EMBRAPA 48	196	14,598 C	50,34
F ₃ BRS 184 X BRS 231	189	14,406 C	79,94
F ₃ BRS 184 X BRS 232	195	14,345 C	62,88
BRS 184	48	14,148 C	53,83
F ₃ BRS 231 X EMBRAPA 48	198	13,925 C	64,16
F ₃ BRS 231 X BRS 232	191	12,967 D	68,76
BRS 232	49	10,953 D	53,60

¹ Médias seguidas pelas mesmas letras maiúsculas na vertical, não diferem estatisticamente entre si pelo teste de Scott e Knott a 5% de probabilidade no mesmo experimento.

Tabela 4.4. Redução na produtividade de grãos (g/parcela) de parcelas sem tratamento com fungicida (A) comparadas com parcelas com tratamento com fungicida (B), dos parentais e das gerações F₂ nos anos agrícolas 2005/2006 e 2006/2007 e da geração F₃ no ano agrícola 2006/07, em Londrina, PR.

Genótipo/Cruzamento	Ano agrícola 2005/2006			Ano agrícola 2006/2007		
	Peso sem fungicida (A)	Peso com fungicida (B)	A/B	Peso sem fungicida (A)	Peso com fungicida (B)	A/B
BR01-18437	11,30 ± 0,57	34,64 ± 1,50	0,33	10,58 ± 0,53	29,06 ± 1,26	0,36
BRS 184	5,34 ± 0,49	33,70 ± 1,89	0,16	3,91 ± 0,27	25,57 ± 1,28	0,15
BRS 231	6,75 ± 0,52	37,96 ± 1,95	0,18	4,90 ± 0,31	31,18 ± 1,38	0,16
BRS 232	3,89 ± 0,38	24,09 ± 1,60	0,16	2,86 ± 0,32	15,09 ± 0,76	0,19
EMBRAPA 48	4,61 ± 0,31	25,29 ± 1,31	0,18	2,61 ± 0,17	17,63 ± 0,97	0,15
F ₂ BR01-18437 X BRS 184	7,61 ± 0,38	32,74 ± 1,23	0,23	6,35 ± 0,31	33,69 ± 1,02	0,19
F ₃ BR01-18437 X BRS 184				5,47 ± 0,23	24,74 ± 0,83	0,22
F ₂ BR01-18437 X BRS 231	9,20 ± 0,47	34,50 ± 1,19	0,27	7,62 ± 0,29	33,35 ± 1,01	0,23
F ₃ BR01-18437 X BRS 231				6,80 ± 0,31	30,09 ± 0,96	0,23
F ₂ BR01-18437 X BRS 232	9,27 ± 0,55	38,09 ± 1,46	0,24	5,95 ± 0,31	28,81 ± 0,98	0,21
F ₃ BR01-18437 X BRS 232				5,61 ± 0,27	27,51 ± 0,91	0,20
F ₂ BR01-18437 X EMBRAP. 48	8,22 ± 0,42	36,60 ± 1,44	0,23	6,23 ± 0,27	26,48 ± 0,80	0,24
F ₃ BR01-18437 X EMBRAP. 48				5,30 ± 0,25	24,54 ± 0,77	0,22
F ₂ BRS 184 X BRS 231	7,31 ± 0,47	39,80 ± 1,62	0,18	5,91 ± 0,28	37,15 ± 1,23	0,16
F ₃ BRS 184 X BRS 231				5,64 ± 0,22	31,91 ± 1,05	0,18
F ₂ BRS 184 X BRS 232	5,63 ± 0,34	30,64 ± 1,19	0,18	3,88 ± 0,21	27,09 ± 0,86	0,14
F ₃ BRS 184 X BRS 232				3,90 ± 0,20	23,51 ± 0,73	0,17
F ₂ BRS 184 X EMBRAP. 48	7,29 ± 0,37	33,63 ± 1,31	0,22	4,55 ± 0,21	27,94 ± 0,78	0,16
F ₃ BRS 184 X EMBRAP. 48				4,45 ± 0,18	25,55 ± 0,66	0,17
F ₂ BRS 231 X BRS 232	5,71 ± 0,42	32,39 ± 1,49	0,18	5,02 ± 0,25	29,96 ± 1,07	0,17
F ₃ BRS 231 X BRS 232				4,40 ± 0,20	25,80 ± 0,87	0,17
F ₂ BRS 231 X EMBRAP. 48	6,44 ± 0,36	37,77 ± 1,57	0,17	4,19 ± 0,22	28,66 ± 1,06	0,15
F ₃ BRS 231 X EMBRAP. 48				4,13 ± 0,17	26,16 ± 0,93	0,16
F ₂ BRS 232 X EMBRAP. 48	5,09 ± 0,32	28,62 ± 1,17	0,18	3,32 ± 0,16	22,48 ± 0,73	0,15
F ₃ BRS 232 X EMBRAP. 48				3,33 ± 0,16	18,47 ± 0,60	0,18

5. CONCLUSÕES GERAIS

O controle genético da resistência / tolerância da soja à ferrugem asiática é complexo e expresso por alelos de genes maiores e menores dispersos nos parentais, com ação predominantemente aditiva.

É possível selecionar linhagens de soja resistentes / tolerantes à ferrugem asiática, com produtividades de grãos superiores ao melhor parental (BR01-18437), portador de alelo maior para resistência, a partir da maioria dos cruzamentos, inclusive nos cruzamentos sem alelos maiores específicos para resistência.

A herdabilidade no sentido restrito do caráter produtividade de grãos na presença da ferrugem asiática, variou de média a alta (0,324 a 0,815) a nível de progênies F_3 , indicando ser possível selecionar progênies resistentes / tolerantes à ferrugem asiática no início do programa de melhoramento genético da soja.

A metodologia proposta foi planejada para superar as dificuldades do melhorista em selecionar genes menores na presença de genes maiores. Isso é resolvido conduzindo populações segregantes F_2 , F_3 e F_4 numerosas, para melhorar as chances de encontrar recombinações favoráveis e submetendo-as à pressão do patógeno para aumentar a frequência de genótipos resistentes na população F_4 ou F_5 , quando plantas individuais serão selecionadas para formação de progênies F_5 ou F_6 . Conseqüentemente, a frequência de progênies F_5 ou F_6 superiores (resistentes / tolerantes) possuidoras de alelos de genes menores e maiores também será aumentada.

6. REFERÊNCIAS

ALMEIDA, A.M.R.; FERREIRA, L.P.; YORINORI, J.T.; SILVA, J.F.V.; HENNING, A.A.; GODOY, C.V.; COSTAMILAN, L.M.; MEYER, M.C. Doenças da Soja. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; REZENDE, J.A.M.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A. (Eds.). **Manual de Fitopatologia**, Doenças de Plantas Cultivadas, Quarta Edição, Editora Agronômica Ceres, 2005, Volume 2, cap. 64, p. 569-588.

ARIAS, C.A.A.; RIBEIRO, A.S.; YORINORI, J.T.; BROGIN, R.L.; OLIVEIRA, M.F.; TOLEDO, J.F.F. Inheritance of resistance of soybean to rust (*Phakopsora pachyrhizi* Sidow). In: MOSCARDI *et al.* (EDs.). WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3, 2004, Foz do Iguassu. **Abstracts of contributed papers and posters**. Londrina: Embrapa soybean, 2004. p. 100. (Embrapa Soja. Documentos,228).

ARIAS, C.A.A.; TOLEDO, J.F.F.; ALMEIDA, L.A.; PÍPOLO, A.E.; CARNEIRO, G.E.S.; ABDELNOOR, R.V.; RACHID, B.F.; RIBEIRO, A.S. Asian rust in Brazil: varietal resistance. In: KUDO *et al.* (Eds.). **Facing the challenge of soybean rust in South America**. Tsukuba: JIRCAS; Londrina: Embrapa Soybean, 2008. p.29-30. (JIRCAS Working Report, 58).

BALARDIN, R.S.; NAVARINI, L.; DALLAGNOL, L.J. Epidemiologia da Ferrugem da Soja. In: JULIATTI *at al.*(Eds.). **I Workshop Brasileiro Sobre a Ferrugem Asiática**. Uberlândia, EDUFU, p.39-50, 2005.

BERGAMIN FILHO, A. Epidemiologia comparativa: ferrugem da soja e outras doenças. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **Ferrugem asiática da soja**. 1ª ed. Viçosa, UFV, 2006, p.15-35.

BONDE, M.R.; NESTER, S.E.; PETERSEN, G.L. Temperature effects on urediniospore germination and germ tube growth of *Phakopsora pachyrhizi* and *P. meibomiae*. **Phytopathology**, v. 87, p.S10, 1997. Supplement.

BROMFIELD, K.R. **Soybean rust**. Monography No 11. St. Paul: American Phytopathological Society Press, MN. 1984. 65p.

BROMFIELD, K.R.; HARTWIG, E.E. Resistance to soybean rust and mode of inheritance. **Crop Science**, v.20, n.2, p.254-255, 1980.

BROMFIELD, K.R.; MELCHING, J.S.; KINGSOLVER, C.H. Virulence and aggressiveness of *Phakopsora pachyrhizi* isolates causing soybean rust. **Phytopathology**, v.70, n.1, p.17-21, 1980.

CAIXETA, E.T.; OLIVEIRA, A.C.B.; BRITO, G.G.; SAKIYAMA, N.S. Tipos de marcadores moleculares. In: BORÉM, A. & CAIXETA, E.T. (Eds). **Marcadores Moleculares**. Viçosa, MG, 2006, cap. 1, p.9-78.

CALVO, E.S.; KIIHL, R.A.S.; GARCIA, A.; HARADA, A.; HIROMOTO, D.M. Two major recessive soybean genes conferring soybean rust resistance. **Crop Science**, v.48, p.1350-1354, 2008.

CAMARGO, L.E.A. Análise Genética da Resistência e da Patogenicidade. In: Bergamin Filho *et al.* (Eds.). **Manual de Fitopatologia Volume 1**, 3ª edição, São Paulo, Editora Agronômica Ceres Ltda, 1995a, cap. 23, p.470-492.

CAMARGO, L.E.A. Mecanismos de Variabilidade Genética de Agentes Fitopatogênicos. In: Bergamin Filho *et al.* (Eds.). **Manual de Fitopatologia Volume 1**, 3ª edição, São Paulo, Editora Agronômica Ceres Ltda, 1995b, cap. 23, p. 455-469.

CAMARGO, L.E.; BERGAMIN FILHO, A. Controle Genético. In: Bergamin Filho *et al.* (Eds.). **Manual de Fitopatologia Volume 1**, 3ª edição, São Paulo, Editora Agronômica Ceres Ltda, 1995, cap. 37, p. 729-760.

CAVALLI, L.L. An analysis of linkage in quantitative inheritance. In: REEVE, E.C.R.; WADDINGTON, C.D. (Eds.). **Quantitative inheritance**. London: HMSO, 1952, p.135-144.

CONAB (Companhia Nacional de Abastecimento). Central de informações agropecuárias. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/conabweb/>>. Acesso em 08 de setembro de 2008.

CRUZ, C.D. Programa GENES: versão Windows, aplicativo computacional em genética e estatística. Viçosa, MG, UFV, 648p, 2001.

DALL' AGNOL, A.; ROESSING, A.C; LAZZAROTTO, J.J.; HIRAKURI, M.H.; OLIVEIRA, A.B. O agronegócio da soja no Brasil e no mundo. In: **Tecnologias de Produção de Soja**, Sistemas de Produção 12, Região Central do Brasil, 2008, EMBRAPA, p. 11-29.

EMBRAPA-CNPSO, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de soja. **Consórcio antiferrugem, Tabela de custos**. Disponível em: http://www.consorcioantiferrugem.net/?Conhe%27a_a%26nbsp%3Bferrugem%26nbsp%3B:Tabela_de_custo. Data de acesso: 12 de setembro de 2008.

EMBRAPA SOJA, 2004. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de Soja. In: **Tecnologias de Produção de Soja – Paraná 2004**. Londrina: Embrapa Soja, 2003.

EMBRAPA SOJA, 2007. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de Soja. In: **Tecnologias de Produção de Soja – Paraná 2007**. Londrina: Embrapa Soja, 2006.

EMBRAPA SOJA, 2008. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de Soja. In: **Tecnologias de Produção de Soja – Região Central do Brasil 2008**. Londrina: Embrapa Soja, 2008.

GARCIA, A.; CALVO, E.S.; KIIHL, R.A.S.; HARADA, A.; HIROMOTO, D.M.; VIEIRA, L.G.E. Molecular mapping of soybean rust (*Phakopsora pachyrhizi*) resistance

genes: Discovery of a novel locus and alleles. **Theoretical and Applied Genetics**, v.117, n.4, p.545-553, 2008.

GODOY, C.V.; CANTERI, M.G. Efeitos protetor, curativo e erradicante de fungicidas no controle da ferrugem da soja causada por *Phakopsora pachyrhizi*, em casa de vegetação. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.29, n.1, p.7-101, 2004.

GODOY, C.V.; FLAUSINO, A.M. Efeito da temperatura na germinação de uredósporos de *Phakopsora pachyrhizi*, viabilidade e sobrevivência em diferentes condições de armazenamento. **Fitopatologia Brasileira**, v.29, p.124, 2004, suplemento.

FEHR, W.R.; CAVINESS, C.E.; BURMOOD, D.T.; PENNINGTON, J.S. Stage of development descriptions for soybeans, *Glycine max* (L.) Merril. **Crop Science**, v.11, n.6, p.929-931, 1971.

FISHER, R.A. The correlation between relatives on the supposition of mendelian inheritance. In: HILL, W.G. (Ed.). **Quantitative genetics - Part I: Explanation and analysis of continuous variation**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1984. p.58-92.

HARTMAN, G.L.; WANG, T.C.; HYMOWITZ, T. Sources of resistance to soybean rust in perennial *Glycine* species. **Plant Disease**, v.76, n. 4, p. 396-399, 1992.

HARTMAN, G.L.; BONDE, M.R.; MILES, M.M.; FREDERICK, R.D. Variation of *Phakopsora pachyrhizi* isolates on soybean. In: MOSCARDI *et al.* (Eds.). WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.440-445.

HARTWIG, E.E. Identification of a fourth major gene conferring resistance to soybean rust. **Crop Science**, v.26, n.6, p.1135-1136, 1986.

HARTWIG, E.E.; BROMFIELD, K.R. Relationships among three genes conferring specific resistance to rust in soybeans. **Crop Science**, v.23, n.2, p.237-239, 1983.

HAYMAN, B. I. Maximum likelihood estimation of genetic components of variation. **Biometrics**, v.16, p.369-381, 1960.

HENNEN, J.F. The taxonomy of the rusts. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Environmental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1996. p.29-32 (Publication Number 1).

HENNING A.A.; GODOY, C.V. Situação da Ferrugem da Soja no Brasil e no Mundo. In: ZAMBOLIM, L. (Ed.). **Ferrugem Asiática da Soja**. Viçosa, UFV, DFP, 2006, cap. 1, p.1-14.

HYMOWITZ, T. On the domestication of the soybean. **Econ. Bot.**, v.23, p.408-421, 1970.

JINKS, J.L. & POONI, H.S. Predicting the properties of recombinant inbred lines derived by single seed descent. **Heredity**, v.36, n.2, p.253-266, 1976.

LAPERUTA, L.D.C.; ARIAS, C.A.A.; RIBEIRO, A.S.; RACHID, B.F.; PIEROZZI, P.H.B.; TOLEDO, J. F. F., PÍPOLO, A.E.; CARNEIRO, G.E.S. New genes conferring resistance to Asian soybean rust: allelic testing for the Rpp2 and Rpp4 loci. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.43, n.12, p.1741-1747, dez. 2008.

MATHER, K.; JINKS, J.L. **Biometrical genetics**. 3rd ed. London: Chapman and Hall, 1982. 396p.

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

MCLEAN, R.J.; BYTH, D.E. Inheritance of resistance to rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in soybeans. **Australian Journal Agricultural Research**, v. 31, p. 951-956, 1980.

MILES, M.; HARTMAN, G.; FREDRICK, R. **Update on sources of host resistance**. Nashville: University of Illinois at Urbana – Champaign, 2005. 20 diapositivos: color.

MILES, M. R., FREDERICK, R. D.; HARTMAN, G. L. Evaluation of Soybean Germplasm for Resistance to *Phakopsora pachyrhizi*. Online. Disponível em: <<http://www.plantmanagementnetwork.org/pub/php/research/2006/germplasm/>>.

Plant Health Progress, january, 2006. Acesso Internet setembro, 2008.

NUNTAPUNT, M.; SRISOMBUN, S.; CHUNWONGSE, J. Soybean breeding for rust resistance in Thailand and extent of rust resistant cultivars used. In: MOSCARDI *et al.* (EDs.). WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.423-430.

PALUDZYSZYN FILHO, E.; KIIHL, R.A.S.; ALMEIDA, L.A. Desenvolvimento de cultivares de soja na região norte e nordeste do Brasil. **Cultura da soja nos cerrados**, POTAFOS, p.255-265, 1993.

PANAUD, O.; CHEN, X.; McCOUCH, S.R. Development of microsatellite markers and characterization of simple sequence length polymorphism (SSLP) in rice (*Oryza sativa* L.). **Molecular and General Genetics**, v.252, p.597-607.

PARLEVLIET, J.E. Can horizontal resistance be recognized in the presence of vertical resistance in plants exposed to a mixture of pathogen races? **The American Phytopathological Society**, v.73, n.3, p.379, 1983.

PARLEVLIET, J.E. Present concepts in breeding for disease resistance. **Fitopatologia Brasileira**, v.22, p.7-15, 1997. Suplemento.

PATIL, V.S.; WUIKE, R.V.; CHIRAME, B.B.; THAKARE, C.S. Viability and survival of uredospores of *Phakopsora pachyrhizi* Syd in plant debris under different store conditions, **journal sails and crops**, v.8, n.1, p.16-19, june 1998.

PATIL, P.V.; BASAVARAJA, G.T.; HUSAIN, S.M. Two genotypes of soybean as promising source of resistance to rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* Syd. **Soybean Research** , v.2, p.46-47, 2004.

PIEROZZI, P.H.B.; RIBEIRO, A.S.; MOREIRA, J.U.V.; LAPERUTA, L. D.C.; RACHID, B.F.; LIMA, W.F.; ARIAS, C.A.A.; OLIVEIRA, M.F.; TOLEDO, J.F.F. New soybean (*Glycine Max* Fabales, Fabaceae) sources of qualitative genetic resistance to Asian soybean rust caused by *Phakopsora pachyrhizi* (Uredinales, Phakopsoraceae). **Genetics and Molecular Biology**, v.31, n.2, p.505-511, 2008.

PRESTES, M.M.B.; FEDERIZZI, L.C.; MILACH, S.C.K.; MARTINELLI, J.A. Controle genético da resistência parcial à ferrugem da folha em aveia (*Avena sativa* L.). **Ciência Rural**, Santa Maria, v.38, n.2, p.308-314, 2008.

REIS, E.M. **Doenças na cultura da soja**. Passo Fundo: Aldeia Norte, 2004. 177p.

REIS, E.M.; BRESOLIN, A.C.R. Ferrugem da Soja: revisão de aspectos técnicos. In: REIS, E. M. (Ed.). **Doenças na Cultura da Soja**. Passo Fundo, Aldeia Norte Editora, 2004, cap. 5, p. 55-70.

RIBEIRO, A.S.; MOREIRA, J.U.V.; PIEROZZI, P.H.B.; RACHID, B.F.; TOLEDO, J.F.F.; ARIAS, C.A.A.; SOARES, R. M.; GODOY, C.V. Genetic control of Asian rust in soybean. **Euphytica**, v. 157, n. 1-2, p.15-25, 2007.

RIBEIRO, A.S.; TOLEDO, J.F.F.; ARIAS, C.A.A.; GODOY, C. V.; SOARES, R.M.; MOREIRA, J.U.V.; PIEROZZI, P.H.B.; VIDIGAL, M.C.G.; OLIVEIRA, M. F. Genetic control of soybean (*Glycine max*) yield in the absence and presence of the Asian rust fungus (*Phakopsora pachyrhizi*). **Genetics and Molecular Biology**, v.31, n.1, p.98-105, 2008.

ROBINSON, R.A. Disease resistance terminology. **Review of Applied Mycology**, v.48, p.593-606, 1969.

SAS INSTITUTE (Cary, Estados Unidos). **SAS/STAT user's guide**: statistics. 5th ed. Cary, 1990, 1686 p.

SCONYERS, L.E.; KEMERAIT, R.C.; BROCK, J.; PHILLIPS, D.V.; JOST, P.H.; SIKORA, E.J.; GUTIERREZ-ESTRADA, A.; MÜELLER, J.D.; MAROIS, J.J.; WRIGHT, D.L.; HARMON, C.L. Asian soybean rust development in 2005: A perspective from the southeastern United States. Online. **APSnet Feature, American Phytopathological Society**, jan. 2006.

SHANMUGASUNDARAM, S.; YAN, M.R.; WANG, T.C. Breeding for soybean rust resistance in Taiwan. In: MOSCARDI *et al.* (EDs.). WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE, 7.; INTERNATIONAL SOYBEAN PROCESSING AND UTILIZATION CONFERENCE, 4; CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 3., 2004, Foz do Iguassu. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2004. p.456-462.

SILVA, V.A.S.; JULIATTI, F.C.; SILVA, L.A.S. Interaction between partial genetic resistance and fungicides in the control of soybean Asian rust. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.42, p.1261-1268, 2007.

SINCLAIR, J.B.; HARTAMAN, G.L.; Management of soybean rust. In: SOYBEAN RUST WORKSHOP, 1995, Urbana. **Proceedings...** Urbana: College of Agricultural, Consumer and Environmental Sciences: National Soybean Research Laboratory, 1995. p.6-10 (Publication Number 1).

SINCLAIR, J.B.; HARTAMAN, G.L. Soybean rust. In: HARTMAN, G.L.; SINCLAIR, J.B.; RUPE, J.C. (Eds.). **Compendium of soybean diseases**. 4th ed. St. Paul: American Phytopathological Society Press, 1999. p.25-26.

TAN, Y.J.; SHAN, Z.H.; SHEN, M.Z.; YU, Z.L.; CHANG, R.Z.; SUN, J.Y.; LUO, Y.; XIAO, S.S. Evaluation of soybean germplasm of China for resistance to soybean rust. **Soybean Science**, v.16, n.3, p. 205-209, 1997.

TOLEDO, J.F.F. Programa de computador para estimar parâmetros genéticos, componentes de médias e variâncias, pelo método dos quadrados mínimos ponderados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.26, n.7, p.1023-1039, 1991.

TRILLER, C.; TOLEDO, J.F.F. Using the F₃ generation for predicting the breeding potential of soybean crosses. **Brazilian journal of Genetics**, v.19, n.2, p.289-294, 1996.

TSCHANZ, A.T.; WANG, T.C. Interrelationship between soybean development, resistance, and *Phakopsora pachyrhizi*. **Soybean Rust Newsletter**, Shanhua, v. 8, p.14-20, Jun. 1987. The paper was presented at the Fifth International Congress of the Society for the Advanced of Breeding Research in Asia and Oceania, (SABRAO), 25 to 29 November 1985, Bangkok, Thailand.

TWIZEYIMANA, M.; OJIAMBO, P.S.; IKOTUN, T.; LADIPO, J.L.; HARTMAN, G.L.; BANDYOPADHYAY, R. Evaluation of soybean germplasm for resistance to soybean rust (*Phakopsora pachyrhizi*) in Nigéria. **Plant Disease**, v. 92 (6), p.947-952, 2008.

UNFRIED, J.R. **Estratégias para seleção de linhagens experimentais de soja para tolerância à ferrugem e associações com outras doenças**. 2007, 220p. Tese (Doutorado em Agronomia), USP, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2007.

VANDERPLANK, J.E. **Plant diseases: Epidemics and Control**. New York, Academic Press, 1963. 349p.

VANDERPLANK, J.E. **Disease Resistance in Plants**. New York, Academic Press, 1968. 206 p.

VAVILOV, N. I. The origin, variation, imminity and breeding of cultivated plants. **Chron. Bot.**, New York, the Ronald press Co., 1951.

VELLO, N.A.; BROGIN, R.L.; ARIAS, C.A.A. Estratégias de melhoramento para o controle da ferrugem da soja. In: II CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA E

MERCOSOJA, 2002. Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, Documento 180, 2002, p.188-196.

VERNETTI, F.J. Origem da espécie, introdução e disseminação no Brasil. In: VERNETTI, F.J. (Ed.). **Soja – Planta, Clima, Pragas, Moléstias e Invasoras**. Campinas: Fundação Cargill, 1983. p.3-13.

WANG, T.C.; HARTMAN, G.L. Epidemiology of soybean rust and breeding for host resistance. **Plant Protection Bulletin Taipei**, v.34, n.2, p.109-124, 1992.

YAMAOKA, Y.; FUJIWARA, Y.; KAKISHIMA, M.; KATSUYA, K.; YAMADA, K.; HAGIWARA, H. Pathogenic races of *Phakopsora pachyrhizi* on soybean and wild host plants collected in Japan. **Journal of Genetic Plant Pathology**, v.68, p.52-56, 2002.

YEH, C.C. Differential reactions of *Phakopsora pachyrhizi* on soybean in Taiwan. In: SHANMUGASUNDARAM, S.; SULZBERGER, E.W. (Eds.). SYMPOSIUM [ON] SOYBEAN IN TROPICAL AND SUBTROPICAL CROPPING SYSTEMS, 1983, Tsukuba. **Proceedings...** Shanhua: AVRDC, 1985. p.247-250.

YORINORI, J.T. Epidemiologia e controle de *Phakopsora pachyrhizi*, safra 1987/88. In: EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Resultados de pesquisa de soja 1988/89**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1989. p.164-180.

YORINORI, J.T. Ferrugem da soja: panorama geral. In: WORLD SOYBEAN RESEARCH CONFERENCE,7, 2004, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2004, p.1299-1307.

YORINORI, J.T. A Ferrugem “Asiática” da Soja no Continente Americano: Evolução, Importância Econômica e Estratégias de Controle. In: JULIATTI *at al.* (Eds.) **Workshop Brasileiro Sobre a Ferrugem Asiática**. Uberlândia, EDUFU, p.21-37, 2005.

YORINORI, J.T. Soybean germplasms with resistance and tolerance to asian rust and screening methods. In: KUDO et al. (Eds.). **Facing the challenge of soybean rust in South America**. Tsukuba: JIRCAS; Londrina: Embrapa Soybean, 2008. p.70-87. (JIRCAS Working Report, 58).

YORINORI, J.T.; PAIVA, W. M.; FREDERICK, R.D.; COSTAMILAN, L.M.; BERTAGNOLLI, P.F. Epidemia da ferrugem da soja (*Phakopsora pachyrhizi*) no Brasil e no Paraguai, em safras 2001 e 2002. **Fitopatologia Brasileira**, v.27, p.178-179, 2002. Suplemento.

YORINORI, J.T.; NUNES JUNIOR, J.; LAZZAROTTO, J.J. **Ferrugem “asiática” da soja no Brasil: evolução, importância econômica e controle**. Londrina: Embrapa Soja, 2004. 36p. (Embrapa Soja. Documentos, 204).

YORINORI, J.T.; NUNES JUNIOR, J. Soybean Germplasm with Resistance and Tolerance to “Asian” Rust and Screening Methods. In: SOUTH AMERICAN WORKSHOP ON SOYBEAN RUST. 2006, Londrina. **Proceedings...** Londrina: Embrapa Soybean, 2006, p.13.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)