

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**ESTUDO GENÉTICO DE POPULAÇÕES DE SOJA COM
FONTE DE RESISTÊNCIA À *Heterodera glycines* (RAÇA 3)
ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO ALIMENTO X
TIPO GRÃO**

Lilian Cristina Andrade de Araújo Teixeira
Engenheira Agrônoma

2016

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**ESTUDO GENÉTICO DE POPULAÇÕES DE SOJA COM
FONTE DE RESISTÊNCIA À *Heterodera glycines* (RAÇA 3)
ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO ALIMENTO X
TIPO GRÃO**

Lilian Cristina Andrade de Araújo Teixeira

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Helena Unêda-Trevisoli

Coorientadora: Dra. Ana Cristina Pinto Juhász

Coorientadora: Dra. Luciany Favoreto

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutora em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas)

2016

T266e Teixeira, Lilian Cristina Andrade de Araújo
Estudo genético de populações de soja com fonte de resistência à *Heterodera glycines* (raça 3) oriundas de topocruzamentos tipo alimento x tipo grão / Lilian Cristina Andrade de Araújo Teixeira. -- Jaboticabal, 2016
xvi, 120 p. : il. ; 29 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2016

Orientadora: Sandra Helena Unêda-Trevisoli

Coorientadoras: Ana Cristina Pinto Juhász, Luciany Favoreto

Banca examinadora: João Antonio da Costa Andrade, Ivana Marino Bárbaro, Jaime Maia dos Santos, Pedro Luiz Martins

Bibliografia

1. Estudo da herança. 2. Nematóide de cisto da soja. 3. Parâmetros genéticos. 4. Pigmentação. 5. Soja alimento. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 631.52:633.34

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação – Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ESTUDO GENÉTICO DE POPULAÇÕES DE SOJA COM FONTE DE RESISTÊNCIA À
Heliothrips glycines (RAÇA 3) ORILNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO
ALIMENTO X TIPO GRÃO

AUTORA: LILIAN CRISTINA ANDRADE DE ARAUJO TEIXEIRA

ORIENTADORA: SANDRA HELENA UNÉDA TREVISOLI


COORIENTADORA: LUCIANY FAVORITO

COORIENTADORA: ANA CRISTINA PINTO JUNASS

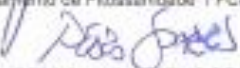
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA
(GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dra. SANDRA HELENA UNÉDA TREVISOLI
Departamento de Produção Vegetal / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Prof. Dr. JOÃO ANTONIO DA COSTA ANDRADE
Departamento de Biologia e Zootecnia / Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira
Participação por Videoconferência


Prof. Dra. IVANA MARINO BARBATO
Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios / APTA - Colina/SP


Prof. Dr. JURE MAIA DOS SANTOS
Departamento de Fitosanidade / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Prof. Dr. PEDRO LUIZ MARTINS SOARES
Departamento de Fitosanidade / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 29 de janeiro de 2016.

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

LILIAN CRISTINA ANDRADE DE ARAÚJO TEIXEIRA – nascida em 26 de novembro de 1987, na cidade de Uberaba, Minas Gerais. Em fevereiro de 2006 ingressou na Faculdades Associadas de Uberaba – FAZU – Uberaba, no Curso de Agronomia, graduando-se como Engenheira Agrônoma em fevereiro de 2010. Em março de 2010 iniciou o curso de mestrado Stricto Sensu em Genética e Melhoramento de Plantas, na Universidade Federal de Lavras – Ufla – Lavras, MG. Durante o período de realização do curso foi bolsista da Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq obtendo o título de Mestre com a dissertação intitulada “Seleção de linhagens de feijoeiro com escurecimento tardio dos grãos“. Em março de 2012 iniciou o curso de doutorado Stricto Sensu em Agronomia, com Área de Concentração em Genética e Melhoramento de Plantas, na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias - Unesp/FCAV - Câmpus de Jaboticabal, SP. Durante o período de realização do curso foi inicialmente bolsista do CNPq e, posteriormente, foi bolsista da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) obtendo o Título de Doutora em 29 de janeiro de 2016.

“A fé na vitória tem que ser inabalável.”

Dexter

Dedicatória

A Deus, minha fonte de luz.

A Cícero Monti Teixeira, meu esposo, pelo exemplo de vida.

AGRADECIMENTOS

À **Profa. Dra. Sandra Helena Unêda-Trevisoli** minha orientadora, pela compreensão, apoio e flexibilidade em todos os momentos que me proporcionaram calma e discernimento nas tomadas de decisões. Obrigada por não me deixar desistir.

À **Dra. Ana Cristina Pinto Juhász**, pela amizade construída e pelo auxílio e acolhida tanto no campo profissional quanto pessoal.

À **Dra. Luciany Favoreto** pela acolhida, receptividade e disponibilidade em repassar todos os conhecimentos.

A meus pais, **Oswaldo Martins de Araújo** e **Maria das Graças Andrade de Araújo** que foram fundamentais no apoio emocional e toda a logística experimental. Aos meus “estagiários” do coração.

A minha irmã **Letícia Andrade de Araújo Cesarini** e meu cunhado **Diego Cesarini Lopes**, pela amizade fraternal neste percurso.

A minha avó **Maria Abadia de Andrade** pelas orações e estímulos.

À **Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG** (Uberaba – MG) e ao **Departamento de Produção Vegetal da FCAV/UNESP** pelo auxílio no desenvolvimento deste trabalho.

Aos Professores da Pós-graduação, que auxiliaram em minha formação acadêmica: **Dr. Rinaldo César de Paula**, **Dr. Gustavo Vitti Moro**, **Dr. Pedro Luís da Costa Aguiar Alves**, **Dr. Jaime Maia dos Santos**, **Dr. Dilermando Perecin** e **Dra. Leila Trevizan Braz**.

Aos meus orientadores anteriores que me incentivaram com entusiasmo na vida acadêmica: **Dra. Maria Eugênia Lisei de Sá**, **Dr. Magno Antônio Patto Ramalho**, **Dr. Claudio Lopes de Souza Júnior** e **Dra. Ângela de Fátima Barbosa Abreu**.

Aos funcionários do Departamento de Produção Vegetal, em especial: **Mônica**, **Geraldo**, **Mauro**, **Sebastião**, **Tito** e **Faro** pela colaboração.

Aos funcionários da EPAMIG, em especial **Glaucia Moura**, pelo exemplo de profissionalismo, **Eurípedes**, **Vagner**, **Maria Helena** e **Valdemar** pela ajuda inestimável em vários momentos em que seus suportes foram decisivos, e ao senhor

Hélio Evaldo da Silva pela disponibilidade junto ao seu laboratório. À estagiária **Iaciara** pela cooperação. Ao **Dr. Daniel Angelucci de Amorim** pelas considerações pertinentes à fase de qualificação.

À **Dra. Neucimara Rodrigues Ribeiro** pelo apoio técnico concedido, o qual viabilizou a execução de toda a parte nematológica.

Aos membros participantes da banca de exame geral de qualificação: **Dra. Viviane Formice Vianna, Dr. Fabio Luiz Checchio Mingotte, Dr. Rinaldo César de Paula e Dra. Luciana Rossini Pinto** pelas sugestões relevantes para esta defesa.

Aos membros participantes da banca de defesa de tese de doutorado: **Dr. João Antonio da Costa Andrade, Dra. Ivana Marino Bárbaro, Dr. Jaime Maia dos Santos e Dr. Pedro Luiz Martins Soares** pelas considerações.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Biotecnologia Aplicada ao Melhoramento de Plantas: **Viviane, Aretha, José Arantes, Fabiana, Elise, Bruno, Alysson, Renata e Cleber**.

Aos amigos da UNESP – Jaboticabal, em especial: **Flávia, Rafael, Bruna, Dora, Camila, Willame e Ana Rita**.

Ao **CNPq** - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e à **FAPESP** - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Processo: 2012/15448-4) pelas bolsas concedidas e apoio financeiro imprescindíveis para a execução deste projeto.

A todos da minha família e amigos pessoais que compartilharam desta luta.

Eterna Gratidão!

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	xiii
ABSTRACT	xv
CAPÍTULO 1 - CONSIDERAÇÕES GERAIS	1
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1 Soja tipo alimento.....	4
2.1.1 Origem.....	4
2.1.2 Classificação.....	5
2.1.3 Uso na dieta humana.....	5
2.1.4 Composição nutricional.....	7
2.1.5 Usos da soja como alimento funcional.....	9
2.1.6 Compostos antinutricionais da soja.....	10
2.1.7 Programas de melhoramento.....	12
2.1.8 Herança dos descritores morfológicos de sementes de soja.....	13
2.2 Nematoide de cisto da soja.....	14
2.2.1 Biologia, ocorrência e disseminação.....	14
2.2.2 Diagnóstico e controle.....	16
2.2.3 Resistência genética.....	18
3 REFERÊNCIAS	25
CAPÍTULO 2 - HERANÇA DE DESCRITORES MORFOLÓGICOS DE SOJA ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO GRÃO x TIPO ALIMENTO	
RESUMO.....	40
ABSTRACT	41
1 INTRODUÇÃO	42
2 MATERIAL E MÉTODOS	45
2.1 Local de condução experimental	45
2.2 Genótipos utilizados	45
2.3 Obtenção das gerações	46
2.4 Avaliação individual.....	48

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	49
4 CONCLUSÕES	56
5 REFERÊNCIAS	56
CAPÍTULO 3 - HERANÇA DA RESISTÊNCIA AO NEMATÓIDE DE CISTO DA SOJA RAÇA 3 EM POPULAÇÕES DE SOJA ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO GRÃO x TIPO ALIMENTO	
RESUMO.....	60
ABSTRACT	61
1 INTRODUÇÃO	62
2 MATERIAL E MÉTODOS	65
2.1 Local de condução experimental	65
2.2 Genótipos utilizados	65
2.3 Obtenção das gerações	66
2.4 Obtenção do inóculo.....	67
2.5 Avaliação das populações.....	67
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	71
4 CONCLUSÕES	76
5 REFERÊNCIAS.....	76
CAPÍTULO 4 - PARÂMETROS GENÉTICOS ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA AO NEMATÓIDE DE CISTO DA SOJA EM POPULAÇÕES DE SOJA VISANDO ALIMENTAÇÃO HUMANA	
RESUMO.....	80
ABSTRACT	81
1 INTRODUÇÃO	82
2 MATERIAL E MÉTODOS	84
2.1 Local de condução experimental	84
2.2 Genótipos utilizados	84
2.3 Obtenção das gerações	85
2.4 Obtenção do inóculo	85
2.5 Avaliação das populações	86
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	92
4 CONCLUSÕES	103

5 REFERÊNCIAS	103
APÊNDICES.....	108

**ESTUDO GENÉTICO DE POPULAÇÕES DE SOJA COM FONTE DE
RESISTÊNCIA À *Heterodera glycines* (RAÇA 3) ORIUNDAS DE
TOPOCRUZAMENTOS TIPO ALIMENTO X TIPO GRÃO**

RESUMO – A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] é uma leguminosa de ciclo anual que apresenta distintas finalidades, dentre elas, uma crescente vertente relaciona-se ao uso na alimentação humana. Há demanda de cultivares de soja com esta destinação com resistência a patógenos e pragas. Em especial destaca-se o nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*) que causa expressiva perda na produtividade. Em virtude do exposto, utilizando topocruzamentos de soja tipo alimento x tipo grão, o objetivo do presente trabalho é: a. Determinar a herança da cor do tegumento, da cor do hilo e da expressão do caráter derramamento de hilo em populações $F_{2:3}$; b. Determinação do estudo da herança da resistência ao nematoide de cisto da soja (NCS), bem como estimativa do número e modo de ação dos genes envolvidos a fim de contribuir no delineamento de cruzamentos, que envolvem os genitores em estudo, com maior possibilidade de acumular genes que conferem resistência à raça 3 do NCS e; c. Verificar com uma abordagem quantitativa, a adequação das populações a um modelo aditivo-dominante, assim como estimar parâmetros genéticos nos cruzamentos gerados. Utilizaram-se genitores contrastantes, um resistente ao NCS raça 3 ('BRSMG 810C') e dois suscetíveis, porém aptos para utilização na alimentação humana ('BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A'). Obtiveram-se as gerações F_1 , RC_r , RC_s e F_2 que foram utilizadas para o estudo da herança da resistência, por meio da segregação do caráter. As avaliações de nematoide foram realizadas utilizando-se como estimador o Índice de Fêmeas (IF) e analisadas pelo teste de Qui-Quadrado (χ^2) para testar o ajuste ao modelo proposto para a herança. As sementes F_3 provenientes de plantas F_2 foram caracterizadas para elucidar a herança para caracteres morfológicos de interesse (cor de tegumento, cor e aspecto de hilo). Para os caracteres morfológicos dos grãos avaliados, os resultados observados se ajustam à proporção esperada considerando a existência de quatro genes (R/I/W/T) controlando a expressão da cor do tegumento e cor do hilo para ambos os cruzamentos. Para o cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A' genótipos ii impediram a expressão dos genes W e T na pigmentação da semente. Ocorreu variação na expressividade do caráter hilo derramado, com herança monogênica e dominância completa para o fenótipo ausência de derramamento de hilo. Há ligação do locus que confere derramamento do hilo com o genótipo T_- (pubescência marrom). O processo de hibridação foi eficiente na geração de variabilidade. Quanto à avaliação nematológica, as plantas F_2 apresentaram dois padrões de segregação aceitos (resistente: suscetível): 1:15 (dois genes recessivos complementares) e 3:61 (um gene dominante e dois recessivos complementares). A herança foi confirmada utilizando-se as plantas do RC_r , que segregaram na proporção de 1:7, padrão esperado para herança condicionada por três genes. A hipótese de segregação 1:3 (dois genes) foi rejeitada em RC_r . A falta de um dos genes recessivos proporcionou resistência moderada ao NCS raça 3 aceitando-se a hipótese de moderadamente resistente: suscetível na proporção de 3:13 (um gene

dominante e um gene recessivo). Assim, nestes cruzamentos, a resistência moderada ao NCS raça 3 é condicionada por dois genes epistáticos (um dominante e um recessivo) e o acúmulo de um terceiro gene recessivo confere resistência completa em relação ao fitonematoide em estudo. Os resultados evidenciam que ambos os cruzamentos apresentam acentuada variabilidade genética em F₂. O modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar o caráter, sendo o efeito genético aditivo o mais importante. A resistência ao NCS raça 3 teve grande influência ambiental. De acordo com os resultados obtidos, existe evidência de ganho com seleção em processo seletivo. A herdabilidade no sentido restrito de baixa magnitude indica provável ponderação na pressão de seleção, fato que prioriza a realização de seleção em fase avançada dos programas de melhoramento, como no teste de progênies, para a obtenção de cultivares especiais para a alimentação humana e homocigota para resistência a este fitonematoide.

PALAVRAS-CHAVE: estudo da herança, nematoide de cisto da soja, parâmetros genéticos, pigmentação, soja alimento

**GENETIC STUDY OF SOYBEAN CROSSINGS WITH SOURCE OF RESISTANCE
OF *Heterodera glycines* (RACE 3) IN FEED TYPE x GRAIN TYPE
TOPOCROSSES**

ABSTRACT – Soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] is an annual leguminous that has distinct purposes, among them, a growing amount is related to the human feed. There is a demand of cultivars aiming this destination, which are resistant to pathogens and plagues. A special plague is highlighted, the soybean nematode of cyst (*Heterodera glycines*) (NCS). It causes expressive loss of productivity. Facing this, using soybean topcrosses feed-like x grain-like this work aims: a. determine the tegument color, hilum color, and hilum spread character heritance in F₂ populations; b. determine the NCS resistance heritage, as well the involved genes number and action mode estimative in order to contribute in the crosses design, which involve the parents studied, with a higher possibility of accumulation of genes which provide resistance to the NCS race 3; and c. Verify in a quantitative approach the adequacy population in an additive-dominant model, as well estimate the genetic parameter into the crossings. We used contrasting parents, being resistant to the race 3 ('BRSMG 810C') and two susceptible, however suitable to the human feed ('BRSMG 790A' and 'BRSMG 800A'). Thus, the generations F₁, RC_r, RC_s, and F₂ were created. They were used to study heritage resistance through the character segregation. The nematode evaluations were done using as estimator the Female Index (IF) and they were analyzed by the chi-square test (χ^2) to test the adjustment to the suggested model to the heritage. The F₃ seeds from the F₂ plants were characterized to elucidate the heritage to interest morphologic traits (seed coat color, hilum color and hilum aspect). For the morphological character of grain, the results observed of descendent were adjusted to the expected proportion, considering that there were four genes (R/I/W/T) controlling the expression coat and hilum color to both crossings. At crossing 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A', the allele ii genetic owners hindered the expression of genes W and T at seed pigmentation. There was variation in the expression of spread hilum character, presenting monogenic heritance and full dominance to the characteristic. There are locus binding that gives outpouring of spread hilum with T₋ locus (brown pubescence). The hybridization process was efficient to obtain genetic variability. Regarding to the nematologic evaluation, F₂ plants presented two segregation patterns accepted: (resistant:susceptible) 1:15 (two complementary recessive genes) and 3:61 (one dominant gene and two complementary recessive genes). The heritability was confirmed using the BC_r plants, which segregated at 1:7 proportion. Such proportion is expected in heritance conditioned to three genes. The 1:3 segregation hypothesis (two genes) was rejected in BC_r. The lack of one of recessive gene provided moderate resistance to NCS race 3, accepting the hypothesis of moderately resistant: susceptible at 3:13 proportion (one dominant and one recessive). Thus, in these crossings, the moderate resistance to NCS race 3 is conditioned by two epistatic genes (one dominant and one recessive) and the accumulation of a third recessive gene provides full resistance to the phytonematodes evaluated in this article. The results highlight that both crossings have high genetic variability in the F₂. The additive-dominant model was enough to explain the character, where the most important genetic effect was the additive. The

NCS race 3 resistance had a great environmental influence. According to the obtained results, there is an evidence of gain with selection in the selective process. The heritability in the narrow sense of low magnitude indicates a probable weighting in the selection pressure. This fact prioritizes the selection conduction in a more advanced phase of breeding program, like in the progenies test, to obtain special cultivars to feed humans, and in the homozygote to resist to this phytonematode.

KEYWORDS: heritage study, soybean cyst nematode, genetic parameters, pigmentation, soybean human consumption.

CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

1 INTRODUÇÃO

A soja é uma leguminosa anual, pertencente à classe *Dicotyledoneae*, família *Fabaceae*, gênero *Glycine* e a espécie *Glycine max* (L.) Merrill. Possui número cromossômico $2n=40$. É uma planta de origem oriental, milenar, consumida em larga escala nos países asiáticos (PAIVA; ALVES; HELENO, 2006), sendo uma *commodity* de grande interesse mundial devido a gama de utilização de seus produtos na alimentação humana e animal, e ao seu valor econômico nos mercados nacional e internacional.

O Brasil foi o segundo maior produtor mundial de soja, com uma produção de 94,50 milhões de toneladas no ano agrícola 2014/2015, e os Estados Unidos foi o maior produtor, produzindo 108,01 milhões de toneladas nesta safra (SEAPA, 2015).

O consumo de soja e sua relação com a saúde humana têm sido amplamente investigados pelas características nutricionais desse alimento, quer pelo elevado teor de proteína com adequada qualidade nutricional, elevado conteúdo de minerais e fibras, ou ainda, pela quantidade reduzida de gordura saturada e a ausência de colesterol (SILVA et al., 2006).

Existe uma associação do consumo de grãos de soja e seus subprodutos com a redução do risco de diversas doenças, tais como câncer de esôfago, pulmão, próstata, mama e cólon/reto, doenças cardiovasculares, osteoporose, diabetes e sintomas da menopausa devido à isoflavona presentes nos grãos de soja (FELIX; CANNIATTI-BRAZACA, 2008; GIORDANO et al., 2015).

As cultivares de soja para consumo humano devem apresentar propriedades químicas, físicas e sensoriais especiais. Dentro desta constituição química, há destaque para adequada fração de proteínas, ácidos graxos (ácidos oléico, linoléico e linolênico) e teor de açúcar, bem como ausência da enzima lipoxigenase. O tempo de cozimento é uma característica tecnológica imprescindível para a aceitabilidade pelo consumidor final, sendo importante a avaliação em fases avançadas nos programas de melhoramento. Os grãos devem ser uniformes, o tegumento e o hilo devem ser da mesma coloração, devem apresentar ausência de derramamento do

hilo, o tegumento não pode apresentar imperfeições como rachaduras, manchas causadas por doenças ou pragas, danos mecânicos, ou ainda tamanho muito diferente ao dos grãos de feijão após o cozimento, características utilizadas como parâmetros de aceitação pelos consumidores (JUHÁSZ et al., 2014). Todas essas características podem ser modificadas por meio do melhoramento genético, a fim de obter genótipos de soja adequados para consumo humano (SILVA; CARRÃO-PANIZZI; PRUDÊNCIO, 2009).

O uso da soja como alimento é tradicional nos países orientais como China, Japão, Coréia e Taiwan e, preferencialmente, devem apresentar maior teor e melhor qualidade de proteína, menor teor e melhor qualidade de óleo, sabor adocicado, alto teor de carboidratos, ausência ou menor quantidade de odores desagradáveis, ausência ou reduzido teor de fatores antinutricionais (OLIVEIRA; SEDIYAMA; SEDIYAMA, 2015). No Brasil, aos poucos, a soja tem sido introduzida na dieta, principalmente na forma de sucos preparados a partir do extrato de soja.

Na produção de grãos de soja tipo alimento, a qualidade dos grãos deve ser superior quando em comparação com os grãos produzidos para a indústria, uma vez que o consumidor final avalia o produto pela sua aparência e sabor. Para atender estas exigências, os tratos culturais devem ser mais rigorosos, evitando-se o aparecimento de pragas e doenças, que danificam a qualidade dos grãos. Porém, mesmo com os tratos culturais adequados alguns problemas fitossanitários podem ocorrer. Com a expansão de áreas agrícolas no Brasil, o desafio é ainda maior. As doenças mais comuns na cultura da soja são causadas por fungos, bactérias, vírus e nematoides.

Mais de 100 espécies de nematoides, envolvendo cerca de 50 gêneros, estão associadas ao cultivo da soja em todo o mundo. Entretanto, no Brasil, os nematoides mais prejudiciais à cultura têm sido os formadores de galhas (*Meloidogyne* spp.), o de cisto (*Heterodera glycines* Ichinohe), o das lesões radiculares (*Pratylenchus brachyurus* Filipjev) e o reniforme (*Rotylenchulus reniformis* Linford e Oliveira) (DIAS et al., 2010). A estratégia mais eficaz e econômica de controle de nematoides em soja continua sendo o uso de cultivares resistentes.

Um dos nematoides de maior importância na cultura da soja é o *Heterodera glycines*, devido à formação de estruturas de resistência (cistos), dificuldades de manejo e sua fácil disseminação nas áreas cultivadas de soja.

Esse fitopatógeno parasita o sistema radicular, diminuindo a absorção de nutrientes e conseqüentemente reduzindo a produtividade da cultura (SANTOS, 2015), além de diminuir o número de nódulos de fixação biológica de nitrogênio (RIGGS; SCHMITT, 1987).

No Brasil Central, em condições de populações muito elevadas, especialmente se associadas com excesso de calagem, as perdas devidas ao nematoide de cisto da soja podem chegar a atingir 100% (DIAS et al., 2007).

O nematoide do cisto da soja (*H. glycines*) foi relatado pela primeira vez no Brasil em 1992, em seis municípios de quatro estados, e atualmente está disseminado nas principais regiões produtoras de soja do País; onde foram identificadas 11 raças 1, 2, 3, 4, 4⁺, 5, 6, 9, 10, 14, 14⁺(EMBRAPA, 2010). No entanto, a raça 3 é a mais presente nas áreas de cultivo, sendo, portanto a de maior importância econômica (ABDELNOOR et al., 2001).

Embora genótipos com estas peculiaridades não sejam adaptados às condições edafoclimáticas brasileiras já há registro da cultivar de soja “Soybean Norin 122”, desenvolvida no Japão, que agrega resistência ao nematoide de cisto da soja (NCS) raça 3, ao vírus do mosaico comum da soja (VMCS) e apresenta ainda características de grãos próprias para o consumo humano (hilo e tegumento amarelos). Esta cultivar apresenta-se descrita como apta ao uso industrial de tofu e possui teor elevado de isoflavona (SHIMADA et al., 2004).

Diante deste fato, e da necessidade de desenvolvimento de genótipos com adaptabilidade e estabilidade às condições de cultivo no Brasil, é importante estudar genótipos de soja tipo alimento, bem como a herança de descritores morfológicos associados a este grupo especial de soja, a herança da resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3, assim como os parâmetros genéticos associados à herança do hospedeiro à resistência, visando o direcionamento de estratégias de melhoramento genético para esta cultura.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Soja tipo alimento

2.1.1 Origem

A utilização da soja na forma de alimento se relaciona com a própria origem do povo chinês, cuja existência é mencionada há mais de 5000 anos (MIYASAKA, 1958) sendo posteriormente sua área expandida para países como Índia, Ceilão e Malásia no século XVII.

Em trabalho de revisão feito por Morse (1950) sobre a história da soja, é relatado que a primeira escrita sobre a planta está contida no livro *Pen Ts'ao Kong Um*, descrevendo a soja da China pelo Imperador Sheng-Nung em 2838 a.C., embora Dong et al. (2004) relatem uso precedente.

A introdução da soja no Brasil, mais especificamente para consumo humano, ocorreu em 1908, com a vinda dos imigrantes japoneses para São Paulo quando ocorreu importação de novas cultivares (OLIVEIRA; SEDIYAMA; SEDIYAMA, 2015).

Os produtos orientais tradicionais, como extrato, tofu, miso, kinako, moyashi e natto são principalmente comercializados em casas especializadas. Em supermercados, os produtos de maior presença são as farinhas e proteínas vegetais texturizadas, concentradas e isoladas empregadas como substitutos de proteína de origem animal, bebidas fermentadas e, recentemente, bebidas à base de extrato de soja, contendo ou não chocolate ou suco de frutas (CASAS-LEAL, 2015).

A farinha integral, farinha desengordurada e proteína texturizada (carne de soja) fazem parte de alguns alimentos como embutidos, hambúrgueres, pães, bolos, biscoitos, chocolates e doces (DESTRO, 1991).

As perspectivas para o mercado interno são promissoras e, tendo em vista o grande crescimento do segmento nos países desenvolvidos, pode-se prever que ingredientes ou produtos funcionais contendo soja ou seus derivados têm grande potencial exportador (CASAS-LEAL, 2015).

2.1.2 Classificação

A soja pode ser classificada em dois grupos principais: tipo grão e tipo alimento (VELLO, 1992). A soja tipo grão apresenta sementes com massa entre 10 e 19 gramas por 100 sementes, cuja finalidade principal é a produção de óleo e farelo, tanto pelas indústrias nacionais como internacionais. Quanto à soja alimento podem ser representadas por duas classes: as de sementes pequenas com massa menor do que 10 gramas por 100 sementes, destinadas ao consumo em forma de brotos e de fermentado (“natto”), e as de sementes grandes, com massa igual ou maior que 20 gramas por 100 sementes. As sementes grandes de soja alimento podem ser utilizadas na forma de vagens imaturas, como soja hortaliça, com os grãos adocicados. As de tegumento amarelo são conhecidas como “vegetable soybean” ou “edamame” e as de tegumento preto, como “kuromame”. Na forma de grãos maduros, a soja com tegumento de coloração clara pode ser consumida como salada, queijo (“tofu”) e leite (“extrato”).

As cultivares para alimentação humana apresentam grande diversidade genética quanto à cor do tegumento das sementes (amarelo, verde, preto e marrom). Nesse tipo de soja, são levados em consideração o sabor característico, o rendimento, a consistência e a aparência do produto a ser desenvolvido, como do tofu e de outros derivados (VELLO, 1992).

Outras classificações podem ser encontradas quanto à finalidade e peculiaridade de consumo (YOKOMIZO, 1999).

2.1.3 Uso na dieta humana

Houve aumento significativo no consumo direto de alimentos de soja no Brasil, devido à oferta de centenas de produtos alimentícios industrializados, onde a soja não é apenas um ingrediente funcional tecnológico, mas é o ingrediente principal da formulação desses alimentos. Resultados sobre os benefícios da soja para a saúde humana também impulsionaram esse mercado a partir do final dos anos 90. A disponibilidade de produtos à base de soja com qualidade tem aumentado muito nos últimos cinco anos e com um crescimento significativo do

mercado brasileiro para vendas de produtos à base de soja. Tecnologias que conferem melhor qualidade aos produtos são responsáveis por este aumento na demanda (MANDARINO; CARRÃO-PANIZZI, 2015).

O sabor da soja tem sido um dos fatores limitantes para o seu consumo natural ou industrializado, principalmente pelos povos ocidentais. O uso de soja na alimentação humana, no Brasil, teve início por volta de 1908, com a chegada dos primeiros imigrantes japoneses a São Paulo (SEDIYAMA; TEIXEIRA; REIS, 2013).

A soja e seus derivados possuem sabor característico, denominado de “feijão verde”, “cru”, “verde”, sabor amargo e adstringente, sendo proveniente da interação de diversos componentes químicos dos grãos (TSUTSUMI, 2000). Uma das principais causas deste sabor é a ação das enzimas lipoxigenase no efeito oxidativo dos lipídios, além da ação catalítica exercida pelas enzimas lipoxigenases sobre os ácidos graxos poli-insaturados, ácido linolênico e linoleico dos grãos de soja, por ser um dos responsáveis pelo aparecimento dos compostos carboxílicos, os quais causam o sabor desagradável (OLIVEIRA; SEDIYAMA; SEDIYAMA, 2015; UTUMI et al., 1998; LANZA, 1995).

A enzima lipoxigenase pode ser inativada por processamento térmico, ou ainda pela ausência destas em cultivares triplo nulas, que ocorre na presença dos alelos recessivos. Esta característica é governada por três genes (L-1, L-2 e L-3) que controlam três enzimas (Lox1, Lox2 e Lox3) (KITAMURA, 1995), sendo que o loco 3 é independente dos locus 1 e 2.

No entanto, nem todas as cultivares para alimentação humana são triplo nulas para a lipoxigenase, mas na sua composição há diferenças que a tornam mais saborosas, comprovadas em análises sensoriais, devido ao maior teor de carboidrato, como ocorre com as cultivares ‘BRSMG 790A’ (tegumento e hilo amarelo) e a ‘BRSMG 800A’ (tegumento e hilo marrom), desenvolvidas pela Embrapa/Epamig/Fundação Triângulo (CHIARELLO, 2002).

A ‘BRSMG 790A’ é uma cultivar de soja convencional com características organolépticas, nutricionais e industriais favoráveis ao consumo humano e à indústria de alimentos. Possui grãos graúdos, tegumento e hilo amarelos, e altas taxas de carboidratos que conferem sabor suave, apesar de não ser livre de lipoxigenase (JUHÁSZ et al., 2014). A cultivar convencional ‘BRSMG 800A’ é a

primeira cultivar brasileira de soja de tegumento e hilo marrom. Após cozimento apresenta características físicas que se assemelham bastante com o feijão do tipo carioca, promovendo melhor aceitabilidade do grão de soja para consumo humano (JUHÁSZ et al., 2014).

Já existem cultivares de soja desenvolvidas geneticamente com ausência da enzima lipoxigenase como as lançadas pela Universidade Federal de Viçosa (UFV): UFVTNK-106, UFVTN-102, UFVTN-103, UFVTN-1-4, UFVTN-105 e UFVTN-106, que são altamente produtivas e adaptadas às condições do Cerrado do Brasil Central (SEDIYAMA et al., 2003).

Há relatos que a soja triplo nula (ausência de lipoxigenase) agregue qualidade funcional e nutricional, principalmente em relação à degradação da vitamina E, vitamina C e luteína (NISHIDA; SUDA, 1998).

Desta forma, a soja possui diversas utilidades na dieta humana, podendo os grãos serem preparados pela dona de casa ou restaurantes, ou pelo uso dos produtos industrializados a base de soja. Independente da demanda, os programas de melhoramento devem dar especial atenção às exigências do mercado consumidor e fazer linhas diferenciadas de pesquisa para atender tais objetivos, pois a qualidade do grão interfere significativamente no produto final.

2.1.4 Composição Nutricional

O uso da soja na alimentação humana é favorecida pela sua composição nutricional, destacando-a também como alimento funcional, principalmente pelo seu elevado teor proteico (aproximadamente 40%), seguido de carboidratos, lipídeos, fibras e cinzas, além de minerais (cálcio, magnésio, manganês, fósforo, ferro, sódio, potássio, cobre e zinco) e as vitaminas (Tiamina, Riboflavina, Piridoxina e C).

Estes teores variam em função dos efeitos ambientais, genéticos e suas interações. Alterações de estimativas de composição química também ocorrem conforme o produto final à base de soja obtido (TACO, 2011). O melhoramento genético de plantas pode apresentar como objetivo a elevação desses compostos químicos em detrimento de outros, conforme a sua finalidade.

Quanto ao teor de proteína e óleo em cultivares, há relatos de teores de proteína variando de 35 a 50% (ALVES et al., 2011; MORAES et al., 2006a; KRISHNAN, 2005; BONATO et al., 2000), enquanto apresenta valores aproximados de óleo em torno de 20% (VIEIRA; CABRAL; PAULA, 1999).

Estes teores são negativamente correlacionados (VIEIRA; CABRAL; PAULA, 1999; BONATO et al., 2000; MORAES et al., 2006a) e há evidência de interação genótipo x ambiente para teores de óleo (ROCHA et al., 2002).

A biodisponibilidade proteica está associada aos aminoácidos essenciais. A soja apresenta teores limitantes de aminoácidos sulfurados (metionina e cistina), o que é uma desvantagem quando comparado à proteína de origem animal. Este entrave pode ser revertido com uso de mutagênese (KRISHNAN, 2005).

O óleo de soja contém aproximadamente, na sua composição, ácidos graxos saturados, monoinsaturado e poli-insaturados. Ácidos graxos saturados: 11% de ácido palmítico e 4% de ácido esteárico; monoinsaturado: 25% de ácido oleico; e poli-insaturados: 52% de ácido linoleico e cerca de 8% de ácido linolênico (FEHR, 2007).

Para melhorar a qualidade do óleo de soja é necessário aumentar sua estabilidade oxidativa, pelo aumento do teor de ácido oleico e redução dos teores dos ácidos linolênico e linoleico, o que já vem sendo desenvolvido por programas de melhoramento (RAY; SHIPE; BRIDGES, 2008).

A identificação de QTL's associados ao conteúdo de ácido oleico pode favorecer a seleção assistida por marcadores moleculares no melhoramento de plantas, para o aumento do teor deste componente do óleo de soja nas cultivares geradas para alimentação humana (MATTA, 2012).

No Brasil a Resolução RDC nº 360, de 23 de dezembro de 2003 da Agência Nacional de Vigilância Sanitária – ANVISA – (BRASIL, 2003), determinou a obrigatoriedade de incluir na rotulagem de alimentos o teor de gordura total (GT) ou lipídios, ácidos graxos saturados (AGS) e trans (AGT), e nos Estados Unidos o U.S. *Food and Drug Administration* fez a mesma exigência. Estas exigências em rotulagem estão relacionadas à importante relação entre a ingestão excessiva de ácidos graxos saturados e trans na dieta, e o aumento do risco de doenças

cardiovasculares, como estratégia de prevenção das doenças crônicas (AUED-PIMENTEL; ZENEBO, 2009).

Em relação aos carboidratos, sabe-se que a soja é constituída de açúcares como glicose, frutose, sacarose e oligossacarídeos, como a rafinose e estaquiose. Altos teores de sacarose são desejáveis em genótipos de soja destinados para a alimentação humana, por melhorar características de sabor e aroma de seus subprodutos, sendo uma característica que pode ser incluída nos programas de melhoramento (TEIXEIRA, 2008).

2.1.5 Usos da soja como alimento funcional

As plantas, entre outros organismos, produzem ampla variedade de compostos que são oriundos dos metabólitos primários, denominados metabólitos secundários. Dentre os metabólitos secundários encontram-se os flavonóides, os ácidos fenólicos, as saponinas, os glicosinolatos, as furanocumarinas e os compostos cianogênicos (SIMÕES et al., 2004). As isoflavonas são as formas mais comuns desses metabólitos, sendo predominantemente encontradas em leguminosas, especialmente na soja.

Vários estudos têm demonstrado os efeitos positivos do consumo de alimentos derivados da soja por possuírem na sua constituição as isoflavonas, que possuem também atividades fitoestrogênicas. Entre os benefícios estão a redução do risco de doenças cardiovasculares devido ao aumento dos níveis de HDL (“bom” colesterol), prevenção de câncer de mama, cólon e próstata (MORAIS; SILVA, 1996), redução dos sintomas da menopausa (como calores ou “hot flashes” e irritabilidade) e osteoporose (auxiliam na deposição de cálcio na matriz óssea, inibem a reabsorção óssea e promovem um balanço de cálcio adequado, prevenindo a perda óssea) (KIM et al., 2012).

Pode ser também utilizada no tratamento de obesidade, empregando-se isolados de soja em dietas hipocalóricas e na hipertensão arterial por apresentar teor relativamente baixo de sódio, em alguns produtos derivados (OLIVEIRA; SEDIYAMA; SEDIYAMA, 2015).

Chiarello (2002) compila outros efeitos benéficos na saúde humana que são associados com os componentes da soja:

- a) Proteína: contribuem para a diminuição do nível de colesterol e auxiliam na diminuição da secreção urinária de cálcio, provavelmente devido ao menor conteúdo de aminoácidos sulfurados;
- b) Fibras: as fibras solúveis auxiliam na diminuição do colesterol e das concentrações de açúcar no sangue, facilitando no controle do diabetes tipo II. As fibras insolúveis auxiliam as funções gastrointestinais, atuando na prevenção ao aparecimento do câncer de cólon. As fibras dietéticas oferecem benefícios adicionais em regimes com dietas hipoenergéticas, pois promovem a sensação de saciedade;
- c) Ácido fítico: auxilia na redução do risco de câncer de cólon e, provavelmente, mama, e na prevenção de doenças cardiovasculares (efeito hipocolesterolêmico e antioxidante) e no controle da diabetes;
- d) Saponinas: são imunoestimulantes, possuem ação antioxidante e causam inibição da reação do HIV “in vitro”;
- e) Inibidor Bowman-Birk: pode prevenir certos tipos de câncer (esôfago, oral);
- f) Oligossacarídeos: promovem o crescimento das bifidobactérias, que contribuem para a saúde do cólon, aumento da longevidade e diminuição do risco de câncer de cólon;
- g) Tocoferol (vitamina E): antioxidante com efeitos na prevenção e tratamento de doenças cardíacas, câncer e envelhecimento;
- h) Esteróis e estenóis: diminuem os níveis de LDL (“mau” colesterol) sem diminuir os de HDL (“bom” colesterol).

2.1.6 Compostos antinutricionais da soja

As leguminosas apresentam, em sua maioria, além da sua porção nutricional, outra porção considerada antinutricional, e quando consumidas principalmente cruas ou inadequadamente processadas, podem provocar efeitos fisiológicos adversos ao homem ou reduzir a biodisponibilidade de determinados nutrientes (RACKIS, 1974).

Essas substâncias compreendem os termolábeis (sensíveis ao calor) como inibidores de tripsina, hemaglutininas, antivitaminas e fitatos e os termorresistentes como isoflavonas, saponinas, fatores de flatulência (oligossacarídeos rafinose, estaquiase e verbascose), lisinoalanina, alergênicos e fitatos (CARDOSO et al., 2007; LIENER, 1994). O inibidor de tripsina Kunitz (KTI) e o inibidor Bowman-Birk (BBI) são os mais conhecidos por afetarem a digestibilidade das proteínas da soja (BRUNE et al., 2010; KRISHNAN, 2001; JOFUKU; SCHIPPER; GOLDBERG, 1989; WOLF; COWAN, 1975).

Os fatores antinutricionais encontrados na soja, lectina e inibidor de tripsina Kunitz, são geralmente inativados por tratamento térmico. No entanto, a atividade residual destes fatores pode ser encontrada em vários tipos de produtos derivados da soja. O tratamento térmico não elimina completamente esses fatores, e, além disso, pode diminuir consideravelmente a solubilidade proteica. A eliminação genética destes fatores antinutricionais pode ser uma alternativa ao tratamento térmico (MORAES et al., 2006b).

Para obtenção de sementes com atividade reduzida do inibidor é necessária a presença dos alelos mutantes recessivos *k_{ti}-k_{ti}* que por meio da alteração do processo de tradução, confere 50% de redução em sua atividade inibidora (JOFUKU; SCHIPPER; GOLDBERG, 1989).

Com finalidade de reduzir custos no processamento de soja e diminuir os fatores antinutricionais, foram desenvolvidas cultivares de soja com baixas atividades de inibidor de tripsina e ausência do inibidor Kunitz (KTI). Tem-se também investigado cultivares com ausência do inibidor de Bowman-Birk e também cultivares livres desses dois inibidores de tripsina (MIURA et al., 2001).

Sendo assim, no melhoramento da soja para alimentação humana, além das características agrônômicas, outros aspectos devem ser considerados, como a redução do sabor desagradável, a aparência do grão (a cor, o tamanho e o aspecto global), a melhoria da composição nutricional do grão (elevar o teor de proteína e de isoflavonas, adequar os teores de ácidos graxos e açúcares), características físicas após o cozimento e aspectos relacionados aos componentes antinutricionais devem ser enfatizados. Essas características podem ser modificadas por meio do

melhoramento genético, a fim de se obter cultivares de soja especiais para o consumo humano.

2.1.7 Programas de melhoramento

A crescente demanda por cultivares de soja destinada à alimentação humana é suprida principalmente em instituições públicas, embora existam nichos específicos que são supridos por empresas privadas. Juhász, Ciaboti e Teixeira (2015) compilaram alguns exemplos das principais instituições e alguns materiais com diferentes finalidades de utilização (Tabela 1).

Tabela 1. Cultivares desenvolvidas por programas de melhoramento com características especiais à alimentação humana.

Instituição	Cultivar	Características
Universidade Federal de Viçosa (UFV)	UFVTN 101 / UFVTN 102 / UFVTN 103 / UFVTN 104 / UFVTN 105	Triplo Nulo.
	UFV TNC 105	Triplo Nulo e baixo conteúdo de ácido linolênico.
	UFVTNKL 105	Triplo Nulo, sem KTI e lectina.
	UFVTN 105AP	Triplo Nulo, alto teor de proteína.
	UFVTNK 106	Triplo nulo e sem KTI.
	UFVTNKC 106	Triplo nulo, sem KTI e baixo teor de ácido linolênico.
	Coodetec e UFV	CD 223 AP
Naturalle ^{1/}	NT 1475 EX	Tegumento preto.
	NT 1482 NA	Grãos miúdos (peso de 100 grãos < 11,5g). Próprio para produção de natto.
	NT12	Próprio para mercado de tofu. Teor de proteína >44%.
	NT4 e NT2	Tegumento e hilo amarelos. Próprio para produção de misô.
	NT 1478 SP	Destinado para bebidas e misô.
Embrapa/Epamig/Fundação Triângulo	BRSMG 800A	Tegumento e hilo marrom.
	BRSMG 790A	Tegumento e hilo amarelo.
	BRSMG 715A	Tegumento e hilo preto.
Embrapa	BRS 267	Grãos grandes, hilo amarelo e sabor superior.
	BRS 213	Triplo nulo.
	BRS 216	Grãos pequenos.
	BRS 232	Alto teor de isoflavona e baixo teor de tripsina.
	BRS 284 e BRS 133	Alto teor de isoflavona.
	BRS 267	Grãos graúdos. Hilo amarelo. Próprio para edamame.

^{1/}Dados cedidos por Naturalle ©

2.1.8 Herança dos descritores morfológicos de sementes de soja

São descritos seis genes principais que interagem entre si e condicionam a expressão da cor de hilo e tegumento em sementes de soja, como apresentado na Tabela 2.

*JUHÁSZ, A. C. P.; CIABOTI, S.; TEIXEIRA, L.C.A.A. (Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG Oeste). Comunicação Pessoal, 2015.

Tabela 2. Principais genes envolvidos com os descritores morfológicos de sementes de soja: cor de tegumento e cor de hilo.

Gene	Descrição
G	Alelo G é dominante e confere fenótipo verde. O alelo g confere pigmento amarelo.
R	Pigmentação preta (R ₋) é dominante sobre o pigmento de cor marrom (rr), além da possibilidade de sementes com presença de estrias pretas sobre pigmentos marrom (r ^m).
I	Série alélica I > i ^k > i ⁱ > i: inibição da pigmentação total de antocianinas e proantocianidinas, na semente (I); pigmentação do hilo e em parte do tegumento em que a pigmentação se estende além dos limites do hilo (i ^k); pigmentação restrita ao hilo (i ⁱ) e; não inibição da pigmentação da semente (i). Exceção para os genótipos I ₋ em genótipos R ₋ T ₋ e R ₋ ttW ₋ em que os hilos apresentam pigmentação cinza.
T	Controla a cor da pubescência (T – pubescência marrom escura; t ^r – pubescência marrom clara e; t – pubescência cinza) e modifica os efeitos da série alélica R. Genótipos R ₋ T ₋ apresentam sementes pretas, rrT ₋ apresentam sementes marrons e rrtt podem apresentar fenótipo marrom–claro.
W	Controla a cor da flor (flor roxa (W ₋) e flor branca (ww)) e modificam os efeitos da série alélica R. Na presença de ttww; os genótipos R ₋ apresentam cor marrom-claro; e na presença de ttW ₋ , os genótipos R ₋ apresentam cor preto imperfeito.
O	Modifica a cor do tegumento marrom em marrom-avermelhado quando em duplo recessivo (rrT ₋ oo) e presença de sementes com tegumento marrom avermelhado com estrias pretas (r ^m ₋ T ₋ oo).

Fonte: Verneti e Verneti Júnior (2009)

2.2 Nematóide de cisto da soja

2.2.1 Biologia, ocorrência e disseminação

O nematóide de cisto da soja (*Heterodera glycines* Ichinohe) é um fitonematóide que causa o “nanismo amarelo da soja” (DHINGRA; MENDONÇA; MACEDO, 2009). O patógeno pertence à ordem *Tylenchida*, família Heteroderidae,

sendo considerado parasita obrigatório que estabelece com o hospedeiro uma relação semi-endoparasita sedentária (WRATHER; ANAND; DROPKIN, 1984).

O ciclo de vida do nematoide de cisto da soja (NCS) compreende aproximadamente 30 dias, podendo ocorrer variações dependentes das condições ambientais, com destaque para a temperatura ambiente e a umidade do solo, como principais limitadores. Temperaturas $<10^{\circ}\text{C}$ e $>34^{\circ}\text{C}$ podem interromper o ciclo vital do nematoide. A umidade do solo próxima à capacidade de campo e fatores químicos como exsudatos radiculares afetam a eclosão dos ovos (YOUNG, 1992).

Por reproduzir-se por anfimixia, apresenta dimorfismo sexual, sendo o macho atraído pela fêmea por intermédio de feromônio. O ciclo de vida do NCS apresentam seis estádios: ovo, quatro estádios larvais e a forma adulta. A forma infectiva é o juvenil de segundo estádio (J2) que penetra na raiz até o cilindro vascular, onde desenvolve estrutura alimentar (ENDO, 1992).

A fêmea, na fase reprodutiva, apresenta o formato de um limão. Nesta estrutura pode abrigar de 100 a 600 ovos (EMBRAPA, 2008; TIHOHOD; SANTOS, 1993). Nas condições brasileiras, a média de número de ovos por cisto está entre 150 a 250 (EMBRAPA, 2011).

Após a morte, a cutícula da fêmea passa por endurecimento das camadas envoltórias do corpo, que protegem os ovos das condições adversas do meio ambiente, e esta estrutura passa a apresentar coloração marrom e é denominada a partir de então de cisto (CAMPOS, 1999).

Esta estrutura de proteção é a grande responsável pela disseminação da doença e persistência em áreas agricultáveis, visto que o cisto pode permanecer em estado "latente" por cerca de 11 anos, mesmo em condições desfavoráveis de umidade, temperatura e aeração (INAGAKI; TSUTSUMI, 1971).

Os cistos (cutícula da fêmea que sofreu transformações químicas) são a principal proteção mecânica dos ovos. Além desta proteção, os ovos dentro do cisto têm proteção adicional proporcionado pela matriz gelatinosa no interior deste, pela membrana do ovo e pela cutícula do nematoide (KONDO; ISHIBASHI, 1975).

Os cistos são disseminados por meio de movimentação do solo infestado, aderidos a maquinário e implementos, presentes em lotes de sementes ou carregados pela água, pelos implementos e pelos ventos (EMBRAPA, 2005).

Devida sua fácil disseminação, o fitonematoide em estudo está amplamente distribuído em áreas agrícolas brasileiras, estando presente em pelo menos 10 estados brasileiros (MG, MT, MS, GO, SP, PR, RS, BA, TO e MA) comprometendo mais de 2,0 milhões de hectares (EMBRAPA, 2008).

Embora haja relatos de que nestas áreas, uma vez infestadas, tornam-se economicamente inviável, levando, portanto, em desvalorização financeira (SILVA, 1998), o correto manejo da doença pode amenizar as perdas econômicas. Medidas preventivas são importantes, pois permitem a continuidade de áreas isentas do patógeno.

2.2.2 Diagnóstico e controle

Os sintomas no campo, que aparecem em forma de reboleiras (FREITAS; OLIVEIRA; FERRAZ, 2004), são descritos como: plantas com enfezamento, folhas cloróticas e com baixa produção, caracterizando o “nanismo amarelo da soja”. Porém, perdas consideráveis de produtividade podem ocorrer sem a visualização de sintomas na parte aérea (LILLEY; ATKINSON; URWING, 2005), o que pode ocorrer em áreas com fertilidade adequada e boa distribuição de chuvas (DIAS et al., 2010).

Durante o diagnóstico da parte radicular, a partir dos 30-40 dias após a semeadura da soja, observam-se minúsculas fêmeas do nematoide, com formato de limão, ligeiramente alongados e com coloração branca. Com o passar do tempo, a coloração vai mudando para amarelo, marrom claro e, finalmente, a fêmea morre e seu corpo se transforma em uma estrutura resistente de coloração escura, denominado cisto, que se desprende da raiz e permanece no solo (DIAS et al., 2010).

O controle de nematoides em culturas extensivas, que possibilitem a redução populacional para tornar viável o cultivo de determinadas culturas, pode ser realizado seguindo o princípio da exclusão (evitar introdução e disseminação), erradicação, regulação (modificação do ambiente e manejo de fertilidade) e imunização (utilização de cultivares resistentes) (TORRES et al., 2008).

O controle é basicamente realizado por meio de rotação de culturas (GARCIA et al., 1999) e uso de cultivares resistentes (EMBRAPA, 2011; DIAS et al., 2009), já que há grande diversidade genética devido à existência de raças fisiológicas (ROSS, 1962). O uso de nematicidas (QING et al., 2005; DEMUNER et al., 2001) é uma alternativa de controle, porém apresenta o entrave de baixo custo/benefício (KOENNING et al., 1998; WRATHER; ANAND, 1988). O controle biológico pode ser realizado tanto com fungos (MEYER et al., 2004; WARRIOR et al., 1999; RIBEIRO et al., 1997; COSTA; CAMPOS, 1997; HARTWIG, 1981) como pela aplicação de feromônio e substâncias análogas, visto a reprodução sexuada da espécie (STERN et al., 1988; MEYER; HUETTEL, 1996). O controle também pode ser feito com o uso de solarização (URAGAMI et al., 2005), extratos vegetais (RODRIGUES; JHAM; OLIVEIRA, 2001) ou resíduos orgânicos (ARAUJO; BETTIOL, 2005).

Estudos preliminares indicam que uma alternativa é o uso de tratamento de sementes, visando à fase inicial de desenvolvimento da cultura, conferindo uma proteção inicial ao sistema radicular. Produtos à base de avermectina (VITTI, 2009), aldicarb (PEDROZO; HENNING; HOMECHIN, 1999), carbofuran, oxamil e fenamifós (TORRES et al., 2008) apresentaram resposta positiva embora ainda não sejam liberados pelo MAPA (Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento) para a cultura.

O método preventivo é a melhor alternativa: sementes livres de patógeno, desinfestação de máquinas, adubação equilibrada (BARBOSA et al., 2010; ROCHA et al., 2007; ROCHA et al., 2006), descompactação (AVENDANÕ; PIERCE; MELAKEBERHAN, 2004), bom manejo de solo, incluindo-se, o uso de sistema de plantio direto (TORRES et al., 2008).

Para nematoides como o do cisto, cuja variabilidade genética é muito grande, também é importante rotacionar os genes de resistência, prolongando a vida útil das cultivares resistentes (MATSUO et al., 2015).

A utilização de resistência genética deve estar associada às diferentes raças fisiológicas. Para tanto são utilizadas cultivares diferenciadoras, sendo a cultivar 'Lee 74' a padrão de suscetibilidade. Inicialmente a primeira série de genótipos de soja utilizada para diferenciar raças de *H. glycines* foi composta pelas fontes de resistências 'Peking', 'Pickett', PI88788 e PI90763 e a cultivar 'Lee 74', incluída

como padrão de suscetibilidade (GOLDEN et al.,1970). Posteriormente, esse esquema foi expandido e permitiu a caracterização de até 16 raças (RIGGS; SCHMITT, 1987). No Brasil, foi identificada, no Estado do Mato Grosso, uma população do NCS com habilidade de parasitar a cultivar norte-americana Hartwig (DIAS et al., 1998). Com isso, Dias et al. (1998) propuseram a inclusão desta cultivar como uma nova diferenciadora e sugeriram que toda vez que a resistência de 'Hartwig' for vencida, o número da raça do NCS deverá vir acompanhado de um sinal positivo (+). Até o momento, no Brasil foram encontradas 11 raças (1, 2, 3, 4, 4⁺, 5, 6, 9, 10, 14, 14⁺) (EMBRAPA, 2010).

O conjunto de cultivares diferenciadoras ideais deve ser representado por uma linhagem suscetível a todas às raças e, as demais, por linhagens portadoras de alelos de resistência em todos os genes. Porém, cada uma, com apenas alelos de resistência em um dos genes (VAN DER PLANK, 1982).

De acordo com as suas características, a resistência genética pode ser do tipo vertical ou horizontal (VAN DER PLANK, 1963). A resistência vertical é do tipo qualitativa, com herança mono-oligogênica, a qual se expressa por genes maiores e é raça específica, em que a sua baixa durabilidade está ligada ao processo evolutivo dos fitopatógenos, além dos mecanismos de variabilidade genética, tais como as mutações e a recombinação (VAN DER PLANK, 1982).

Por sua vez, a resistência horizontal é do tipo quantitativa, com herança poligênica, caracterizando-se por criar meios à baixa penetração e esporulação dos fitopatógenos, o que diminui a taxa média de infecção a uma raça inespecífica e possui alto período de latência (PARLEVLIE; ZADOKS, 1977).

2.2.3 Resistência genética

O mecanismo de defesa de cultivares é relatado como o de resistência por "reação de hipersensibilidade" (SCHMITT; NOEL, 1984). Isto é, os tecidos afetados morrem e o nematoide não completa seu ciclo. A penetração dos juvenis independe da resistência do genótipo, sendo que a penetração de juvenis de segundo estágio ocorre de forma semelhante em cultivares de soja suscetível e resistente. Nas

cultivares resistentes os sincítos (célula multinucleada de transferência da qual a fêmea se alimenta) se necrosam e entram em colapso, resultando na morte dos nematoides antes que atinjam a fase adulta (SCHMITT; NOEL, 1984), sendo que há relatos de que o estabelecimento do sincíto, nas cultivares resistentes, é interrompido com aproximadamente dez dias após a infecção (CARPENTIELI-PIPOLO et al., 2005).

O uso de cultivares resistentes deve ser ponderado evitando-se pressão de seleção nas raças fisiológicas já que há variabilidade patogênica, ocorrendo alteração na frequência alélica, quebra de resistência e aparecimento de novas raças fisiológicas, não contempladas pelos genes de resistência comumente utilizados, comprometendo a vida útil de cultivares, especialmente em condições de monocultivo de soja (BORÉM; MIRANDA, 2013; VITTI, 2009; RIGGS; SCHMITT, 1993; BALDWIN; MUNDO-OCAMPO, 1991).

Um exemplo é um estudo de monitoramento de populações de *H. glycines* em Illinois conduzido entre 1990 e 2005. Observou-se que de uma população inicial com 64% de amostras caracterizadas como raça 3, posteriormente 70% das populações eram capazes de quebrar a resistência proveniente de PI 88788 (TYLKA, 2007).

Genótipos resistentes devem estar inseridos em um programa de rotação de culturas para minimizar essa pressão de seleção, alternando espécies vegetais não hospedeiras (milho, arroz, algodão, sorgo, girassol e mamona) ou antagônicas como a *Crotalaria spectabilis* (TORRES et al., 2008), com variedades resistentes e suscetíveis de soja (SANTOS, 2015; DONG; BARKER; OPPERMAN, 2005). Dentre os hospedeiros, figuram 149 espécies, destacando-se a soja (*Glycine max*), o feijão (*Phaseolus vulgaris*), a ervilha (*Pisum sativum*) e o tremoço (*Lupinus albus*) (DIAS et al., 2009).

A sucessão de culturas na entressafra não mostrou ser uma boa opção para a redução da população de nematoide. A presença de soja voluntária ou de espécies hospedeiras na área durante a entressafra contribui para aumentar o inóculo para a safra seguinte (DIAS et al., 2005).

A utilização de uma cultivar suscetível à raça predominante do nematoide no local de plantio destina-se a reduzir a pressão de seleção, impedindo a seleção de

raças virulentas que estavam em baixa frequência, sobre a frequência gênica da população inicial do patógeno, favorecendo a seleção estabilizadora (FLOR, 1971).

As populações de *H. glycines* são altamente heterozigóticas, mesmo com a limitada atividade migratória do patógeno (DONG; BARKER; OPPERMAN, 2005).

O desenvolvimento de genótipos resistentes é uma busca constante de pesquisadores que se deparam com esses problemas fitossanitários que afetam significativamente a produção da soja. O efeito do uso de cultivares de soja resistente a nematoides também pode ser percebido nos cultivos subsequentes de outras espécies vegetais suscetíveis, que são beneficiadas pela redução populacional do nematoide na área (SANTOS, 2015).

Devido à resistência não ser completa e permitir o desenvolvimento do nematoide no sistema radicular das plantas, mesmo em níveis reduzidos, a caracterização da resposta dos genótipos de soja a *H. glycines* é dado pelo índice de fêmeas (IF). Este é calculado pela divisão do número médio de fêmeas nas raízes da cultivar testada, pelo número médio de fêmeas por planta na variedade sabidamente suscetível, multiplicado por cem. Assim, plantas resistentes apresentam $IF < 10\%$, moderadamente resistentes IF entre 10% e 30% , moderadamente suscetível de 30% a 60% e suscetível $IF > 60\%$ (SCHMITT; SHANNON, 1992).

Niblack et al. (2002) propõe uma medida de variabilidade, classificando as populações de nematoide como HG *types* (Tipos HG – *H. glycines*). Este novo esquema de raças utiliza sete linhas indicadoras com uma ordem fixa, cujos genótipos são: 1. PI548402 ('Peking'), 2. PI 88788, 3. PI 90763, 4. PI 43654, 5. PI 209332, 6. PI 89772 e 7. PI 548316 ('Cloud'). O genótipo 'Lee 74' foi considerado o padrão de suscetibilidade. Para a classificação, utiliza-se o Índice de Fêmeas (IF) que é a razão entre o número médio de fêmeas da soja diferenciadora e o número médio de fêmeas da cultivar 'Lee 74'. $IF < 10\%$ corresponde ao sinal negativo (-) e $IF \geq 10\%$, ao sinal positivo (+). A denominação da população do nematoide apresenta a numeração das posições das diferenciadoras que apresentam o sinal positivo. Quando as sete linhas indicadoras são resistentes, ou seja, apresentam o sinal negativo, a população é classificada com o HG tipo 0 (zero). Ao contrário, se todas as linhas forem suscetíveis, a população será denominada de HG tipo 1.2.3.4.5.6.7.

Plantas resistentes apresentam resistência parcial, ou seja, permitem o desenvolvimento de nematoides em seu sistema radicular. Quando a cultivar, antes resistente, passa a se comportar como suscetível há duas hipóteses: o surgimento de novas raças e mudança populacional de *H. glycines* na área de cultivo (DIAS et al., 2005).

Existem diversas raças que apresentam ação patogênica sobre a cultura da soja. Entende-se por raça a designação de formas intra específicas do NCS. Já foram encontradas 12 raças nos EUA (raças 1 a 10, 14 e 15), e no Brasil já foram encontradas 11 (1, 2, 3, 4, 4+, 5, 6, 9, 10, 14 e 14+). A raça 3 é a mais comum nos EUA e no Brasil, e as raças 1, 2, 9 e 14 vêm se tornando cada vez mais importantes (EMBRAPA, 2007).

Há carência de cultivares de soja resistente ao NCS para todas as regiões de cultivo. Outra dificuldade é encontrar resistência em cultivares precoces, que são priorizadas em virtude do manejo de ferrugem asiática da soja (DIAS et al., 2010).

A maioria das cultivares resistentes ao nematoide de cisto apresentam a mesma fonte de resistência, 'PI 88788'. Com esta fonte de resistência é mais fácil obter genótipos resistentes pelas técnicas tradicionais de melhoramento vegetal (SANTOS, 2015).

A estratégia mais utilizada para incorporação de resistência ao nematoide de cisto tem sido a seleção de linhagens a partir de populações originárias de hibridações entre genótipos adaptados e cultivares norte-americanas resistentes derivadas de 'Peking', 'PI 90763' e 'PI 437654', como 'Hartwig', 'Pickett', 'Peking', 'Centennial', 'Forrest', 'Padre', 'Sharkey', 'Bryan', 'Gordon', 'Bedford', 'Epps', 'Nathan', 'Foster', 'Carver', 'Stonewall', 'Cornell' e 'Thomas'. A estratégia é a realização de cruzamentos simples e múltiplos (retrocruzamento modificado) envolvendo diferentes fontes e variedades adaptadas (DIAS et al., 2009).

A coleta e caracterização genética de novas fontes de resistência devem ser atividades constantes, uma vez que o patógeno pode facilmente superar a resistência das cultivares desenvolvidas, em função de sua elevada variabilidade genética (DIAS et al., 2009).

Assim, além da variabilidade dos genótipos obtidos, outro problema crucial das doenças em plantas é a variabilidade fitopatogênica, ou seja, a capacidade de

produção de novas raças fisiológicas do patógeno, depois de um trabalho exaustivo dos melhoristas na obtenção de cultivares resistentes à raça ou raças prevalentes (BUENO; MENDES; CARVALHO, 2006). Raça fisiológica (patótipo) é definida como patógenos de mesma espécie, morfologicamente semelhantes e com mesma virulência, porém com variabilidade genotípica quanto à patogenicidade em diferentes cultivares hospedeiras diferenciadoras. A variação genética das raças é que obriga o melhorista estar constantemente descobrindo novas fontes de resistência.

Dias et al. (2009) relataram, com base em vários trabalhos científicos, que a base genética da resistência em soja a *H. glycines* é complexa e que necessita de mais estudos para ser completamente entendida. Isto porque, tem sido verificado o envolvimento de blocos de genes de resistência ou poucos genes com vários alelos, alelos de resistência em diferentes fontes e ligação entre alelos de resistência às diferentes raças com o gene *I/i* (responsável pela cor do tegumento da semente). Há uma ligação dos alelos de resistência com o loco gênico responsável pela cor preta das sementes de soja, sendo necessária a adoção de estratégias de obtenção de cultivares que apresentem resistência moderada.

A identificação de marcadores moleculares ligados a alelos de resistência a NCS é muito desejável, pois a avaliação do fenótipo é complexa e geralmente, requer a destruição da planta de soja (LANZA; GUIMARÃES; SCHUSTER, 2000).

Validação de marcadores moleculares RFLP (*Restriction Fragment Length Polymorphism*), RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), SSR (*Simple Sequence Repeats*) ou microssatélites e AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) ligados a alelos de resistência da soja a raças de *H. glycines* estão disponíveis.

Para estudo da resistência à raça 3, trabalhos com RFLP (MAHALINGAM; SKORUPSKA, 1995; QIU; SLEPER; RAO-ARELLI, 1997), RAPD (CARVALHO, 1999), SSR (MAURO et al., 2004; SILVA et al., 2007, WU et al., 2009) e AFLP (MEKSEM et al., 2001) são relatados.

O uso de SNP (*Single Nucleotide Polimorphism*) auxiliou na determinação da sequência do alelo *rhg1* (LI et al., 2009). Estes autores identificaram dois SNPs associados com a resistência ao nematoide na PI88788.

Para o NCS, a Seleção Assistida por Marcadores é realizada normalmente para a região do gene *rhg1*, presente em quase todas as fontes de resistência e com grande efeito para a maioria das raças. A aplicabilidade do conhecimento acerca de marcadores moleculares permite a utilização de seleção assistida por marcadores, como a realizada por Santana et al. (2014) que conseguiram selecionar, com sucesso, genótipos resistentes e moderadamente resistentes à nematoide de cisto de soja por meio de marcadores microssatélites localizados no grupo de ligação G da soja. Para outro gene importante, o gene *Rhg4*, Concibido, Diers e Arelli (2004) descrevem-no localizado no grupo de ligação A2. Diversos autores relatam eficiência com a seleção assistida por marcadores moleculares (MAURO et al., 2004; SCHUSTER et al., 2001; MUDGE et al., 1997).

O uso de marcadores moleculares como ferramenta em seleção de cultivares resistente é um respaldo importante, visto que a utilização de genótipos com fonte de resistência é uma alternativa menos onerosa e que não causa danos à saúde dos seres.

Assim, é muito importante incentivar os investimentos em pesquisa visando à obtenção de cultivares melhoradas e especificamente, o melhoramento de plantas visando resistência à doença.

Há consenso que o melhoramento visando à resistência à doença deve ser um processo contínuo devido à variabilidade dinâmica dos patógenos que não permite que uma cultivar permaneça resistente indefinidamente, o que se aplica principalmente quando se usa a resistência vertical.

O lançamento de cultivares resistentes ao nematoide de cisto da soja no Brasil é recente. Em 1997, a cultivar 'BRSMG Renascença' foi pioneira (ARANTES; KIIHL; ALMEIDA, 1999). No Brasil, há relato de predomínio de lançamento de cultivares resistentes às raças 1, 3, 4 e 14, sendo a alternativa para as demais raças o uso de cultivares moderadamente resistentes (DIAS, 2003).

A obtenção de cultivares resistentes adaptadas possibilitou vencer um entrave, visto que, na obtenção de cultivares por hibridação com fontes exóticas, são transferidos alelos deletérios de fontes exóticas para cultivares elite devido a existência de ligação em blocos gênicos (KABELKA; CARLSON; DIERS, 2006).

A diversidade na habilidade parasitária do nematoide, que permite sua reprodução nas cultivares resistentes, advém da enzima *H. glycines* “chorismate” mutase-1 (Hg-CM-1), que tem o potencial de supressão dos compostos de defesa da planta hospedeira (LAMBERT et al., 2005). Estas habilidades parasitárias dependem da herdabilidade deste caráter no pool gênico de uma população.

Assim, o sistema patógeno x hospedeiro aqui envolvido (nematoide de cisto da soja x soja) deve ser melhor compreendido a fim de auxiliar no manejo do problema, conhecendo-se a biologia do patógeno, seu comportamento e adotar medidas que promovam a redução populacional do fitonematoide. Exemplos de estudos genéticos são encontrados para diferentes raças.

Em trabalho realizado com a população proveniente do cruzamento entre BR 90-4722 e FT-Cristalina, observou-se que a resistência genética da soja à raça três, era de natureza qualitativa e governada por três genes, sendo um dominante e dois recessivos (MAURO; OLIVEIRA; MAURO, 1999).

Em trabalho realizado por Silva et al. (2007) em avaliação de uma linhagem endogâmica recombinante derivada de ‘Hartwig x Y23’, foram identificados quatro genes que condicionam resistência à raça 14 e três genes para a resistência às raças 3 e 9. A falta de um dos genes proporcionou resistência moderada em ambas as situações.

Os mesmos autores avaliaram a resistência da população $F_{2:3}$ [(M-SOY8001 (resistente) x MG/BR-46 (suscetível))] para a raça 3. Neste cruzamento a resistência é governada por dois genes recessivos. Para resistência moderada foi identificado apenas um gene recessivo.

Já para Moura et al. (2008) a herança de NCS à raça 1 definiu-se como poligênica, utilizando-se de uma população envolvendo os genitores Hartwig e EMGOPA-316.

Em contrapartida, Arelli e Wang (2008) propuseram que a resistência à raça 1 seria controlada por dois genes e por três genes para as raças 3 e 5, utilizando progênies $F_{2:3}$ derivadas do cruzamento entre PI 494182 x Skylla.

Essa divergência ocorre porque no caso deste nematoide em específico, o número de fatores efetivos, ou denominado de número de genes, depende da população em que foram feitos os cruzamentos. Assim, há a necessidade de

determinação de controle genético para a raça de interesse, utilizando diferentes gerações para estudo (RAMALHO et al., 2012) bem como em esquema de cruzamentos específicos.

3 REFERÊNCIAS

ABDELNOOR, R. V.; DIAS, W. P.; SILVA, J. F. V.; MARIN, S. R. R.; KIIHL, R. A. D. S. Caracterização molecular de populações do nematoide-de-cisto-da-soja com diferentes índices de parasitismo na cultivar Hartwig. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, p. 331-337, 2001.

ALVES, F.P.; OLIVEIRA, M.A.; MANDARINO, J.M.G.; BENASSI, V.T.; LEITE, R.S.; SEIBEL, N.F. **Composição centesimal de grãos de soja de oito diferentes cultivares**. In: VI JORNADA ACADÊMICA DA EMBRAPA SOJA, 2011, Londrina. Embrapa-Soja, 2011. Documentos 328.

ARANTES, N.E.; KIIHL, R.A.S.; ALMEIDA, L.A. O nematoide de cisto da soja: a experiência brasileira/ Melhoramento Genético Visando à Resistência. In: **Sociedade Brasileira de Nematologia SBN – Sociedade Brasileira de Nematologia**. Jaboticabal: Artsigner Editores, 1999. P.105-117.

ARAUJO, F.F. de; BETTIOL, W. Supressividade de nematoide *Meloidogyne javanica* e *Heterodera glycines* em soja pela incorporação de lodo de esgoto no solo. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, n. 4, p. 806-812, 2005.

ARELLI, P.R.; WANG, D. Inheritance of cyst nematode resistance in a new genetic source, *Glycine max* PI 494182. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, Seoul, v.11, n.3, p. 177-181, 2008.

AUED-PIMENTEL, S.; ZENEBO, O. Lipídios totais e ácidos graxos na informação nutricional do rótulo dos alimentos embalados: aspectos sobre legislação e quantificação. **Revista Instituto Adolfo Lutz**, São Paulo, v. 2, n. 68, p.167-81, 2009.

AVENDANÕ, F.; PIERCE, F.J.; MELAKEBERHAN, H. Spatial analysis of soybean yield in relation to soil texture, soil fertility and soybean cyst nematode. **Nemathology**, Leiden, v. 6, n. 4, p. 527-546, 2004.

BALDWIN, J.G.; MUNDO-OCAMPO, M. Heteroderinae, cyst and non-cyst-forming nematodes. In: NICKLE, W.R. (Ed.). **Manual of agricultural nematology**. New York: Marcel Dekker, 1991, p. 275-362.

BARBOSA, K.A.G.; GARCIA, R.A.; SANTOS, L.C.; TEIXEIRA, R.A.; ARAUJO, F.G.; ROCHA, M.R.; LIMA, F.S.O. Avaliação da adubação potássica sobre populações de *Heterodera glycines* em cultivares de soja resistente e suscetível. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v. 34, n. 3, p.150-158, 2010.

BONATO, E.R.; BERTAGNOLLI, P.F.; LANGR, C.E.; RUBIN, S.A.L. Teor de óleo e proteína em genótipos de soja desenvolvidos após 1990. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 35, n. 12, p. 2391-2398, 2000.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de plantas**. 6. ed. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2013. 523 p.

BRASIL. Ministério da Saúde. Secretaria de Vigilância Sanitária. Resolução RDC nº 360, de 23 de dezembro de 2003. Dispõe sobre o Regulamento Técnico sobre Rotulagem Nutricional de Alimentos Embalados. Diário Oficial da República Federativa do Brasil, Brasília, DF, p.33-4, 26 de dez. 2003. Seção 1.

BRUNE, M. F. S. S.; PINTO, M. O.; PELUZIO, M. C. G.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Avaliação bioquímico-nutricional de uma linhagem de soja livre do inibidor de tripsina Kunitz e de lectinas. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 30, n. 3, p. 657-663, 2010.

BUENO, L.C.S.; MENDES, A.N.G.; CARVALHO, S.P. **Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos**. 2. ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2006. 319 p.

CAMPOS, V.P. **Manejo de doenças causadas por fitonematoides**. Lavras: UFLA/FAEPE, 1999. 124p.

CARDOSO, L.; OLIVEIRA, M.G.A.; MENDES, F.G.; PIRES, C.V.; RIBEIRO, F.R.; SANTANA, R.C.O.; MOREIRA, M.A. Atividade de inibidores de proteases em linhagens de soja geneticamente melhoradas. **Alimento e Nutrição**, Araraquara, v. 18, n. 1, p. 19-26. 2007.

CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; KIIHL, T.A.M.; DIAS, W.P.; SOUZA, A. de; FELICI, P.H.N. Desenvolvimento de *Heterodera glycines* em cultivares resistentes e suscetível de soja. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 26, n. 4, p. 485-488, 2005.

CARVALHO, V. de P. **Identificação de marcadores moleculares para a resistência ao Nematóide de Cisto da Soja [*Heterodera glycines* (Ichinohe), raça 3]**. 1999. 75 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 1999.

CASAS-LEAL, N.E. **Adaptabilidade e estabilidade de progênies de soja tipo hortaliça nos estádios R₆ e R₈ em gerações avançadas de endogamia**. 2015. 176 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de plantas). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

CHIARELLO, M.D. Soja e os alimentos funcionais. In: ENCONTRO FRANCO BRASILEIRO DE BIOCÊNCIA E BIOTECNOLOGIA - ALIMENTOS FUNCIONAIS E NUTRACÊUTICOS, 2002, Brasília. **Resumos das Palestras...** Campinas: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2002. Disponível em: <<http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/180287//1/doc085.pdf>> Acesso em: 20 dez. 2015. 15p.

CONCIBIDO, V.C.; DIERS, B.W.; ARELLI, P.R. A decade of QTL mapping for cyst nematode resistance in soybean. **Crop Science**, Madison, v. 44, n. 4, p. 1121-1131, 2004.

COSTA, S. B.; CAMPOS, V. P. Obtenção de Fêmeas de *Heterodera glycines* em hidroponia e testes de patogenicidade de fungos isolados de cistos a fêmeas de *H. glycines* e de *Meloidogyne* spp. **Summa Phytopathologica**, Piracicaba, v. 23, p. 239-243, 1997.

DEMUNER, A.J.; LONGUE FILHO, M.; BARBOSA, L.C. de A.; SANTOS, M.A. dos. Síntese e avaliação da atividade nematicida de derivados de piperazina. **Eclética Química**, Marília, v. 26, p. 11-24, 2001.

DESTRO, D. **Capacidade de combinação de genótipos de soja [*Glycine max* (L.) Merrill] apropriado para o consumo humano**. 1991. 157 p. Tese (Doutorado em Agronomia). Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1991.

DHINGRA, O.D.; MENDONÇA, H.L.; MACEDO, D.M. Doenças e seu controle. In: SEDIYAMA, T. (Ed.). **Tecnologias de produção e usos da soja**. Londrina: Mecenas, p. 133-155, 2009.

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; KIIHL, R.A.S.; HIROMOTO, D.M.; ABDELNOOR, R.V. Quebra da resistência da cv. Hartwig por população de campo do nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, n. 33, p. 971-973, 1998.

DIAS, W.P. **Genética da resistência da soja à raça 4+ do nematoide de cisto, *Heterodera glycines***. 2003. 83p. Tese (Doutorado em Fitopatologia) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2003.

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; GARCIA, A.; CARNEIRO, G.E.S. Distribuição das raças de *Heterodera glycines* no Brasil. In: **Resumos da XXVII Reunião da Pesquisa de Soja da Região Central do Brasil**. Cornélio Procópio: Embrapa Soja, 2005, p. 365-366. (Documento 257).

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; GARCIA, A.; CARNEIRO, G.E.S. **Nematoide de importância para a soja no Brasil**. Rondonópolis, FUNDAÇÃO MT- Fundação de Apoio à Pesquisa Agropecuária de Mato Grosso, p.173-183, 2007. (Boletim de Pesquisa de Soja 2007)

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; CARNEIRO, G.E.S.; GARCIA, A.; ARIAS, C.A.A. Nematoide de cisto da soja: biologia e manejo pelo uso da resistência genética. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v. 33, n. 1, p.1 – 16, 2009.

DIAS, W.P.; GARCIA, A.; SILVA, J.F.V.; CARNEIRO, G.E.S. **Nematoides em soja: Identificação e Controle**. Londrina: Embrapa Soja, 2010. 8p. (Circular Técnica 76).

DONG, K.; BARKER, K.R.; OPPERMAN, C.H. Virulence genes in *Heterodera glycines*: allele frequencies and Ror gene groups among Field isolates and inbred lines. **Phytopathology**, Lancaster, v. 95, n. 2, p. 189-191, 2005.

DONG, Y.S.; ZHAO, L.M.; WANG, Z.W.; JIN, Z.Q.; SUN, H. The genetic diversity of cultivated soybean grown in China. **Theoretical Applied Genetics**, New York, v. 108, p. 931-936, 2004.

EMBRAPA- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Manual de identificação de doenças da soja**. Londrina: Embrapa Soja, 72 p., 2005.

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **O complexo agroindustrial da soja brasileira**. Londrina, Embrapa – Soja. 2007. 12 p. (Circular Técnica 43).

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Tecnologias de produção de soja – Região Central do Brasil – 2009 e 2010**. Londrina: Embrapa Soja: Embrapa Cerrados: Embrapa Agropecuária Oeste, 262 p, 2008.

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Tecnologia de produção de soja – Região Central do Brasil – 2011**. Londrina: Embrapa Soja, 2010, 255 p.

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Tecnologias de Produção de Soja Região Central do Brasil 2012 e 2013**. Londrina, Embrapa - Soja, 2011. 262 p.

ENDO, B.Y. Cellular responses to infection. In: RIGGS, R.D.; WRATHER, J.A. (Eds.). **Biology and management of the soybean cyst nematode**. St. Paul: APS Press, 1992, p. 37-49.

FEHR, W.R. Breeding for Modified Fatty Acid Composition in Soybean. **Crop Science**, Madison, v. 3, n. 47, p. 72–87, 2007.

FELIX, M.A.; CANNIATTI-BRAZACA, S.G. Disponibilidade de ferro in vitro de grãos de soja tostados por diferentes tratamentos. **Ciência e Tecnologia de Alimentos**, Campinas, v. 28, p. 78-83, 2008.

FLOR, H.H. Current status of the gene-for-gene concept. **Annual Revision of Phytopathology**, Palo Alto, v. 9, p. 275-296, 1971.

FREITAS, L.G.; OLIVEIRA, R.D.L.; FERRAZ, S. **Introdução à nematologia**. Viçosa: Editora FV, 2004. 84 p.

GARCIA, A.; SILVA, J.F.V.; PEREIRA, J.E.; DIAS, W.P. Rotação de culturas e manejo do solo para controle do nematoide de cisto da soja. In: **Sociedade**

Brasileira de Nematologia. O nematoide de cisto da soja: a experiência brasileira/SBN – Sociedade Brasileira de Nematologia. Jaboticabal: Artsigner Editores, 1999. p. 55-63.

GIORDANO, E.; DÁVALOS, A.; CRESPO, M.C.; TOMÉ-CARNEIRO, J.; GÓMEZ-CORONADO, D.; VISIOLI, F. Soy Isoflavones in Nutritionally Relevant Amounts Have Varied Nutrigenomic Effects on Adipose Tissue. **Molecules**, Switzerland, v. 20, n. 2, p. 2310-2322, 2015.

GOLDEN, A.M.; EPPS, J.M.; RIGGS, R.D.; DUCLOS, L.A.; FOX, J.A.; BERNARD, R.L. Terminology and identity of infraespecific forms of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). **Plant Disease Reporter**, Beltsville, v. 54, n. 7, p. 544-546, 1970.

HARTWIG, E.E. Breeding productive soybean cultivar resistant to the soybean cyst nematode for the Southern United State. **Plant Disease**, St. Paul, v. 65, n. 4, p. 303-307, 1981.

INAGAKI, K.; TSUTSUMI, M. Survival of the soybean cyst nematode *Heterodera glycines* Ichinohe (Tylenchida-Heteroderidae) under certain storage conditions. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 6, p. 156-162, 1971.

JOFUKU, K.D.; SCHIPPER, R.D.; GOLDBERG, R.B. A frameshift mutation prevents Kunitz trypsin inhibitor mRNA accumulation in soybean embryos. **The Plant Cell**, Rockville, v. 1, p. 427-435, Abril 1989.

JUHÁSZ, A.C.P.; CIABOTTI, S.; PÁDUA, G.P.; FAVORETO, L.; JESUS, A.M.S.; FRONZA, V. Melhoramento de Soja para Alimentação Humana. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 35, p.39-45, 2014.

KABELKA, E.A.; CARLSON, S.R.; DIERS, B.W. *Glycine soja* PI 468916 SCN resistance loci's associated effects on soybean seed yield and other agronomic traits. **Crop Science**, Madison, v. 46, n. 2, p. 622-629, 2006.

KIM, E.; RO, H.; KIM, S.; KIM, H.; CHUNG, I. Analysis of Isoflavone, Phenolic, Soyasapogenol, and Tocopherol Compounds in Soybean [*Glycine max* (L.)Merrill] Germplasms of Different Seed Weights and Origins. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Freising, v. 60, p. 6045-6055, 2012.

KITAMURA, K. Breeding trials for improving the food-processing quality of soybeans. **Trends in food science and technology**, London, v. 4, p. 64-67, 1995.

KOENNING, S.R.; COBLE, H.D.; BRADLEY, J.R.; BARKER, K.R.; SCHMITT, D.P. Effects of a low rate of aldicarb on soybean and associated pest interactions in fields infested with *Heterodera glycines*. **Nematropica**, Gainesville, v. 28, n. 2, p. 205-211, 1998.

KONDO, E.; ISHIBASHI, N. Ultrastructural changes associated with the tanning process in the cyst wall of the soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 10, p. 247-253, 1975.

KRISHNAN, H.B. Characterization of a soybean [*Glycine Max* (L.) Merrill] mutant with reduced levels of Kunitz trypsin inhibitor. **Plant Science**, Detroit, v. 160, p. 979-986. 2001.

KRISHNAN, H.B. Engineering Soybean for Enhanced Sulfur Amino Acid Content. **Crop Science**, Madison, v. 45, p. 454 – 461, 2005.

LAMBERT, K.N.; BEKAL, S.; DOMIER, L.L.; NIBLACK, T.L.; NOEL, G.E.; SMITH, C.A. Selection of *Heterodera glycines* chorismate mutase-1 alleles on nematode-resistant soybean. **Molecular Plant Microbe Interactions**, St. Paul, v. 18, n. 6, p. 593-601, 2005.

LANZA, M.A. **Marcadores moleculares RAPD na introgressão de genes para ausência de lipoxigenases e da protein A5A4B3 em soja (*Glycine max* (L.) Merrill)**. 1995. 57 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1995.

LANZA, M.A.; GUIMARÃES, C.T.; SCHUSTER, I. Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 21, p. 97-108. 2000.

LI, Y.H.; ZHANG, C.; GAO, Z.S.; SMULDERS, M.J.M.; MA, Z.; LIU, Z.X.; NAN, H.Y.; CHANG, R.Z.; QIU, L.J. Development of SNP markers and haplotype analysis of the candidate gene for *rhg1*, which confers resistance to soybean cyst nematode in soybean. **Molecular Breeding**, Lleida, v.24, p.63-76, 2009.

LIENER, I. E. Implications of antinutritional components in soybean foods. **Critical Reviews in Food Science and Nutrition**, Boca Raton, v. 34, n. 1, p. 31-67, Jan 1994.

LILLEY, C.J.; ATKINSON, H.J.; URWING, P.E. Absence of interactive responses of early soybean (*Glycine max*) growth to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*), postemergence herbicides, and soil pH and texture. **Molecular Plant Pathology**, Bristol, v. 6, n. 6, p. 577-588, 2005.

MAHALINGAM, R.; SKORUPSKA, H.T. DNA markers for resistance to *Heterodera glycines* I. race 3 soybean cultivar Peking. **Breeding Science**, Tsukuba, v.45, p. 435-443, 1995.

MANDARINO, J. M. G.; CARRÃO-PANIZZI, M. C. **Programa para incentivo de utilização da soja na alimentação humana**. Brasília, DF, 2015. Disponível em: < <https://www.agencia.cnptia.embrapa.br/gestor/soja/arvore/CONT000fzyb8ypx02wx5ok0q43a0rch91zqd.html> >. Acesso em: 17 Dez 2015.

MATSUO, E.; SEDIYAMA, T.; DIAS, W. P.; GLASENAPP, J. S. Resistência aos nematoides. In: SEDIYAMA, T. (Ed). **Melhoramento genético da soja**. Londrina: Mecenias, 2015. p. 211 – 238.

MATTA, L.B. **Mapeamento de QTL para conteúdo de ácido oleico em soja utilizando marcadores SNP**. 2012. 69f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, UFV, 2012.

MAURO, A.O.; OLIVEIRA, A.L.; MAURO, S.M. Genetics of resistance to soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe (race 3), in a Brazilian soybean crossing. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 2, n. 22, p. 257-260, 1999.

MAURO, A.O.; UNÊDA-TREVISOLI, S.H.; MAURO, S.M.Z.; COSTA, M.M.; OLIVEIRA, R.C.; ARANTES, N.E. Efficiency of microsatellite markers in assisted selection for resistance to soybean cyst nematode (race 3). **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v. 4, n.1, p. 28-34, 2004.

MEKSEM, K.; RUBEN, E.; HYTEN, D.; TRIWITAYAKORN, K.; LIGHTFOOT, D. Conversion of AFLP bands into high-throughput DNA markers. **Molecular Genetics and Genomics**, v. 265, p.207-214, 2001.

MEYER, S.L.F.; HUETTEL, R.N. Application of a sex pheromone, pheromone analogs, and *Verticillium lecanii* for management of *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 28, p. 36-42, 1996.

MEYER, S.L.F.; HUETTEL, R.N.; LIU, X.Z.; HUMBER, R.A.; JUBA, J.; NITAO, J.K. Activity of fungal culture filtrates against soybean cyst nematode and root-knot nematode egg hatch and juvenile motility. **Nematology**, Leiden, v. 6, p. 23-32, 2004.

MIURA, E.M.Y.; BINITTI, M.A.R.; CAMARGO, D.S.; MIZUBITO, I.Y.; IDA, E.I. Avaliação biológica de soja com baixas atividades de inibidores de tripsina e ausência do inibidor Kunitz. **Archivos Latino americanos de Nutricion**, Caracas, v. 51, n. 2, p. 195-198, 2001.

MIYASAKA, S. **Contribuição para o melhoramento da soja no Estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Agronomia). 1958. 47 p. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1958.

MORAES, R.M.A.; JOSÉ, I.C.; RAMOS, F.G.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Caracterização bioquímica de linhagens de soja com alto teor de proteína. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 5, p. 727-729, 2006a.

MORAES, R.M.A.; SOARES, T.C.B.; COLOMBO, L.R.; SALLA, M.F.S.; BARROS, J. G.A.; PIOVESAN, N.D.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Assisted selection by specific DNA markers for genetic elimination of the kunitz trypsin inhibitor and lectin in soybean seeds. **Euphytica**, Dordrecht, v. 149, n. 1-2, p. 221-226, 2006b.

MORAIS, A.C.C.; SILVA, A.L. Usos. In: MORAIS, A.C.C.; SILVA, A.L. (eds.). **Soja, suas aplicações**. Rio de Janeiro, Editora Médica e Científica Ltda., 1996. p.125-134.

MORSE, W.J. History of soybean production. In: MARKLEY, K.S. (Ed.). **Soybeans and soybean products**. Interscience Publishers Inc., New York, p. 3-59. 1950.

MOURA, M.F.; VENCOVSKY, R.; SILVA, J.F.V.; MORAIS, L.K.; MOURA, N.F.; PINHEIRO, J.B. Parâmetros genéticos da resistência da soja ao nematoide de cisto raça 1. **Bragantia**, Campinas, v. 67, n. 1, p.119-125, 2008.

MUDGE, J.; CREGAN, P.B.; KENWORTHY, J.P.; KENWORTHY, J.W.; ORF, J.H.; YOUNG, N.D. Two microsatellite markers that flank the major soybean cyst nematode resistance locus. **Crop Science**, Madison, v. 37, n. 3, p. 1611-1615, 1997.

NIBLACK, T.L.; ARELLI, P.R.; NOEL, G.R.; OPPERMAN, C.H.; ORF, J.H.; SCHMITT, D.P.; SHANNON J.G.; TYLKA, G.L. A revised classification scheme for genetically diverse crossings of *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 34, p. 279-288, 2002.

NISHIDA, Y.; SUDA, I. Degradation of vitamin E, vitamin C, and luteinin soybean homogenate: a comparison of normal and lipoxigenase-lacking (triple-null) soybean. **Journal of Agriculture and Food Chemistry**, Freising, v. 46, n.9, p. 3708-3712. 1998.

OLIVEIRA, R.C.R.; SEDIYAMA, H.A.; SEDIYAMA, T. Alimentação humana. In: SEDIYAMA, T. (Ed.). **Melhoramento Genético de soja**. Londrina: Mecenias, 2015. p. 33-56.

PAIVA, B.M. de; ALVES, R.M.; HELENO, N.M. Aspectos socioeconômicos da soja. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 27, n. 230, p. 7 – 14, jan/fev. 2006.

PARLEVLIET, J.E.; ZADOKS, J.C. The integrated concept of disease resistance: a new view including horizontal and vertical resistance in plants. **Euphytica**, Dordrecht, v.26, n.1, p.5-21, 1977.

PEDROZO, I.B.O.; HENNING, A.A.; HOMECHIN, M. Controle químico do nematoide de cisto da soja *Heterodera glycines* em casa-de-vegetação. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 20, n. 1, p. 59-63, 1999.

QING, Y.; RONG, T.; CHIBA, M.; POTTER, J. Selective nematicidal activity of allyl isothiocyanate. **Journal of Food, Agriculture and Environment**, Helsinki, v.3, n.2, p. 218-221, 2005.

QIU, B.X.; SLEPER, D.A.; RAO-ARELLI, A.P. Genetic and molecular characterization of resistance to *Heterodera glycines* race isolates 1, 3 e 5 in Peking. **Euphytica**, Dordrecht, v.96, p.225-231, 1997.

RACKIS, J. J. Biological and physiological factors in soybeans. **Journal of the American oil Chemists Society**, v. 51, n. 1, p. 161A-174A, 1974.

RAMALHO, M.P.; SANTOS, J.B.D.; PINTO, C.A.B.P.; SOUZA, E.A.; GONÇALVES, F.M.A.; SOUZA, J.C.D. **Genética na agropecuária**. 5. ed. revisada. Lavras, MG: Editora UFLA, 2012. 566 p.

RAY, C.L.; SHIPE, E.R.; BRIDGES, W.C. Planting Date Influence on Soybean Agronomic Traits and Seed Composition in Modified Fatty Acid Breeding Lines. **Crop Science**, Madison, v. 48, 2008.

RIBEIRO, R.C.F.; FERRAZ, S.; MENEZES, M.; LIMA, R.D. Detecção e isolamento de fungos parasitas de ovos de *Heterodera glycines* em diferentes regiões produtoras de soja. In: ANAIS DO XX CONGRESSO BRASILEIRO DE NEMATOLOGIA, 1997, Gramado. **Anais...Gramado**: SBN, 1997. p. 69.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Nematodes. In: WILCOX, J.R. (ed). Soybeans: Improvement, Production and uses. **American Society of Agronomy**. Madison: WI, 1987, p. 757-778.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 20, n. 3, p. 392-395, 1988.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Soybean cyst nematode. In: SINCLAIR, J.G.; BACKMAN, P.A. (Eds.). **Compendium of soybean disease**. St. Paul: The American Phytopathological Society, 1993, p.65-67.

ROCHA, M.M; VELLO, N.A.; MAIA, M.C.C.; LOPES, A.C.A. Magnitude da interação genótipos x ambientes para o caráter teor de óleo em linhagens de soja. **Revista Brasileira de Oleaginosas e Fibrosas**, Campina Grande, v. 6, n. 3, p. 617-625, 2002.

ROCHA, M.R.; CARVALO, Y.; CORRÊA, G.C.; CATTINI, G.P.; RAGAGNIN, O. Efeito da textura do solo sobre populações de *Heterodera glycines*. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v. 30, n. 1, p.11-15, 2006.

ROCHA, M.R.; CARVALHO, Y.; CORRÊA, G.C.; CUNHA, M.G.; CHAVES, L.J. Efeito da calagem e da adubação potássica sobre o nematoide *Heterodera glycines* (Ichinohe, 1952). **Agrociência**, Carretera, v. XI, n. 2, p. 31-38, 2007.

RODRIGUES, A.C.; JHAM, G.N.; OLIVEIRA, R.D. Mortality of the soybean cyst nematode in aqueous extracts of neem plant parts. **Nematologia mediterrânea**, Bari, v. 29, n. 2, p. 173-175, 2001.

ROSS, J.P. Crop rotation effects on the soybean cyst nematode crossings and soybean yields. **Phytopathology**, St. Paul, v. 52, n. 8, p.815-818, 1962.

SANTANA, F.A. ; SILVA, M.F.; GUIMARAES, J.K.F.; FERREIRA, M.F.S.; DIAS, W. P.; PIOVESAN, N.D.; BARROS, E.G. Marker-assisted selection strategies for developing resistant soybean plants to cyst nematode. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 14, n. 3, p. 180-186, 2014.

SANTOS, M.A. Fitonematoides. In: LEMES, E.; CASTRO, L.; ASSIS, R. (Eds). **Doenças da soja: melhoramento genético e técnicas de manejo**. Campinas, SP: Millennium Editora, 2015. p.107-117.

SCHMITT, D.P.; NOEL, G.R. Nematodes parasites of soybean. In: NICKLE, W.R. (Ed.). **Plant and insect nematodes**. New York: Marcel Dekker, 1984, p.13-59.

SCHMITT, D.P.; SHANNON, G. Differentiating soybean responses to *Heterodera glycines* races. **Crop Science**, Madison, v. 32, p. 275-277, 1992.

SCHUSTER, I.; ABDELNOOR, R.V.; MARIN. S.R.R.; CARVALHO, V.P.; KIIHL, R.A.S.; SILVA, J.F.V.; SEDIYAMA, C.S.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Identification of a new major QTL associated with resistance to soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 102, n. 1, p. 91-96, 2001.

SEAPA. Secretaria de Estado de Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Soja**. Belo Horizonte, MG, Subsecretaria do Agronegócio, Janeiro, 2015. 25p.

SEDIYAMA, H.A.; MIRANDA, G.S.; GUIMARÃES, E.M.V.; TEIXEIRA, R.C.; SEDIYAMA, T. Evolução do uso da soja na alimentação humana. In: SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, E.C.A. (Eds.). **A soja UFV em Mato Grosso**. Biogen Sementes: Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, p.45-48. 2003.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R.C.; REIS, M.S. Melhoramento de soja. In: BOREM, A. (Ed.). **Melhoramento de Espécies Cultivadas**. Viçosa: Editora UFV, 2013. p.553-603.

SHIMADA, S.; TAKADA, Y.; SAKAI, T.; KONO, Y. A new soybean cultivar, "Fukuibuki", with high isoflavone content and superior agronomic characteristics for Japan. 2004. In: PROCEEDINGS OF THE 4TH INTERNATIONAL CROP SCIENCE CONGRESS, 2004, Austrália. **Anais...** Austrália, 2004.

SILVA, J.A.L. **Identificação de raças fisiológicas de *Heterodera glycines* Ichinohe e a avaliação da resistência de genótipos de soja [*Glycine max* (L.) Merrill].** 1998. 58f. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 1998.

SILVA, J.B.D.; CARRÃO-PANIZZI, M.C.; PRUDÊNCIO, S.H. Chemical and physical composition of grain-type and food-type soybean for food processing. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 44, n. 7, p. 777-784, 2009.

SILVA, M.S.; NAVES, M.M.V.; OLIVEIRA, R.B.D.; LEITE, O.D.S.M. Composição química e valor protéico do resíduo de soja em relação ao grão de soja. **Food Science and Technology**, Campinas, v. 26, p. 571-576, 2006.

SILVA, M.F.; SCHUSTER, I.; CERVIGNI, G.D.L.; SILVA, J.F.V.; DIAS, W.P.; FERREIRA, A.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance of resistance to soybean cyst nematode races 3 and 14 in soybean RIL and F₂ crossing. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 12, p. 1735-1740, 2007.

SIMÕES, C.M.O.; SCHENKEL, E.P.; GOSMANN, G.; MELLO, J.C.P.; MENTZ, L.A.; PETROVICK, P.R. **Farmacognosia: da planta ao medicamento.** 5.ed. Porto Alegre/Florianópolis: UFRGS/ UFSC, 2004. p. 1102.

STERN, S.; JAFFE, H.; MILO, A.; HUETTL, R.N. Disruption of mate finding in soybean cyst nematodes with analogs of the nematode sex attractant. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 20, n. 4, p. 661-661, 1988.

TACO - **TABELA BRASILEIRA DE COMPOSIÇÃO DE ALIMENTOS.** UNICAMP: NEPA, 2011. 161 p.

TEIXEIRA, A.I. **Desenvolvimento de método enzimático para determinação de sacarose e correlações entre o conteúdo de açúcares solúveis e proteína em soja.** 2008. 79 f. Tese (Doutorado em Bioquímica Agrícola) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.

TIHOHOD, D.; SANTOS, J.M. ***Heterodera glycines*: novo nematoide da soja no Brasil. Detecção e medidas preventivas.** Jaboticabal, CEMIP-Centro de Manejo Integrado de Pragas, 23p., 1993. (Boletim 4).

TORRES, R.G.; RIBEIRO, N.R.; BOER, C.A.; FERNANDES, O.; FIGUEIREDO, A.G.; NETO, A.F. **Manejo integrado de nematoides em sistema de plantio direto no cerrado.** Boletim técnico. 2008.

TSUTSUMI, C.Y. **Caracterização agronômica de cruzamentos de soja tipo alimento com tipo grãos.** 2000. 159f. Tese (Doutorado em Agronomia- Genética e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.

TYLKA, G.L. Use of resistance for SCN management. In: 4TH NATIONAL SOYBEAN CYST NEMATODE CONFERENCE, 2007. **Anais...**p 11-14, 2007.

URAGAMI, A.; MORISHITA, M.; HIROKANE, H.; SATO, F.; TOKUDA, S.; HIGALHIO, H. Control of soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*) in vegetable soybean cultivation using a high soil temperature and cultivation of resistant cultivar, 'Peking'. **Horticultural Research Japan**, Kyoto, v. 4, n. 2, p. 219-223, 2005.

UTUMI, M.M.; BARROS, E.G.; OLIVEIRA, M.G.A.; SEDIYAMA, C.S.; MOREIRA, M.A. Efeito da eliminação genética de lipoxigenases e de polipeptídeos de reserva na qualidade da proteína de soja. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 10, n. 3, p.203-212, 1998.

VAN DER PLANK, J.E. **Plant Diseases: Epidemics and Control.** Academic Press, New York. 1963.

VAN DER PLANK, J.E. **Host pathogen interaction in plant disease.** New York: Academic, 1982.

VELLO, N.A. Ampliação da base genética do germoplasma e melhoramento da soja na ESALQ-USP. In: SIMPÓSIO SOBRE A CULTURA E PRODUTIVIDADE DA SOJA, Piracicaba. **Anais...** FEALQ, p.60-81,1992.

VERNETTI, F. de J.; VERNETTI JÚNIOR, F. de J. V. **Genética da soja**: caracteres qualitativos e diversidade genética. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009. 221 p.

VIEIRA, C.R.; CABRAL, L.C.; PAULA, A.C.O. Composição centesimal e conteúdo de aminoácidos, ácidos graxos e minerais de seis cultivares de soja destinadas à alimentação humana. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, n. 7, p. 1277-1283, jul. 1999.

VITTI, A.J. **Tratamento de sementes de soja (*Glycine max* (L.) Merrill) com abamectina, tiabendazol e acibenzolar-S-metil no manejo de nematoides**. 2009. 120 p. Tese (Doutorado em Agronomia: Produção Vegetal) – Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2009.

WARRIOR, P.; REHBERGER, L.A.; BEACH, M.; GRAU, P.A.; KIRFMAN, G.W.; CONLEY, J.M. Commercial development and introduction of DiTera TM , a new nematicide. **Pest Management Science**, Brighton, v. 55, p. 376-379, 1999.

WOLF, W.J.; COWAN, J.C. **Soybean as a food source**. Cleveland: CRC press, 1975.

WRATHER, J.A.; ANAND, S.C.; DROPKIN, V.H. Soybean cyst nematode control. **Plant Disease**, St. Paul, v. 68, n. 9, p. 929-833, 1984.

WRATHER, J.A.; ANAND, S.C. Relationship between time of infection with *Heterodera glycines* and soybean yield. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 20, n. 3, p. 439-442, 1988.

WU, X.; BLAKE, S.; SLEPER, D.A.; SHONNON, G.; CREGAN, P.; NGUYEN, H.T. QTL, additive and epistatic effects for SCN resistance in PI 437654. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 118, p. 1093-1105, 2009.

YOKOMIZO, G.K. **Interação genótipo x ambientes em topocruzamento de soja alimento com tipo grão**. 1999. 170p. Tese (Doutorado). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba. 1999.

YOUNG, L.D. Epiphytology and life cycle. In: RIGGS, R.D.; WRATHER, J.A. **Biology and management of the soybean cyst nematode**. St. Paul: APS Press, 1992, p. 27-36.

CAPÍTULO 2 – HERANÇA DE DESCRITORES MORFOLÓGICOS DE SOJA ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO GRÃO x TIPO ALIMENTO

RESUMO - O estudo do controle genético da pigmentação do tegumento e do hilo em populações de soja destinadas ao uso direto na alimentação humana é necessário devido à relação intrínseca destes caracteres com a aceitabilidade do produto pelo mercado consumidor. Sendo assim, o objetivo da presente proposta consistiu em determinar a herança da cor do tegumento, cor do hilo e expressão da característica derramamento de hilo em populações $F_{2:3}$ provenientes de hibridações realizadas entre genótipos de soja tipo grão ('BRSMG 810C': tegumento amarelo, hilo preto, pubescência cinza, presença de derramamento no hilo (cor do hilo extrapola para o tegumento no formato de uma "sela invertida") e flor branca) com genótipos tipo alimento ('BRSMG 790A': tegumento amarelo, hilo amarelo, pubescência marrom, ausência de derramamento de hilo e flor roxa; 'BRSMG 800A': tegumento marrom, hilo marrom, pubescência marrom, ausência de derramamento de hilo e flor roxa). Foram avaliadas 317 plantas do cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A') e 357 plantas do cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'). Os resultados observados da descendência se ajustam à proporção esperada, considerando a existência de quatro genes (R/I/W/T) controlando a expressão da cor do tegumento e cor do hilo para ambos os cruzamentos. No cruzamento B, genótipos ii impediram a expressão dos alelos W e T na pigmentação da semente. Ocorreu variação na expressividade do fenótipo presença de derramamento de hilo, que apresentou herança monogênica, com dominância completa para o fenótipo ausência de derramamento de hilo. Há ligação dos genes que conferem derramamento de hilo com o genótipo T₋ (pubescência marrom). O processo de hibridação foi eficiente na obtenção de variabilidade genética nestes cruzamentos.

Palavras-chave: aspecto de hilo, controle genético, expressividade, *Glycine max*, tegumento.

CHAPTER 2 – SOYBEAN MORPHOLOGICAL DESCRIPTORS HERITAGE BY GRAIN TYPE x FEED TYPE TOPOCROSSES

ABSTRACT – The study of seed coat pigmentation and hilum genetic control in soybean crossings, driven to human feed, is necessary due to the intrinsic relation between these characters and the acceptability of it by the market. Thus, this propose aims to evaluate the seed coat color heritage in addition to the color and expression of the characteristic hilum shedding in F_{2:3} crossings from hybridization done among soybean genotypes grain-type ('BRSMG 810C': yellow coat, black hilum, gray pubescence, spread hilum (hilum color extrapolates to the integument in an " inverted saddle " format) and white flower) with feed-type genotypes ('BRSMG 790A': yellow coat, yellow hilum, brown pubescence, no-spread hilum and purple flower; ' BRSMG 800A ': brown seed coat, brown hilum, brown pubescence, pouring absence in hilum and purple flower). We evaluated 317 plants of crossing A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A') and 357 plants from crossing B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'). The results observed of descendent were adjusted to the expected proportion, considering that there were four genes (R/I/W/T) controlling the expression coat and hilum color to both crossings. At crossing B, the genotypic ii owners hindered the expression of alleles W and T at seed pigmentation. There was variation in the expression of spread hilum phenotypic, presenting monogenic heritage and dominance for the phenotype absence spread-hillum. There are genes binding spread hilum with T_ genotype (brown pubescence). The hybridization process was efficient to obtain genetic variability in this crossing.

Keywords: hilum aspect, genetic control, expressiveness, *Glycine max*, seed coat.

1 INTRODUÇÃO

A soja [*Glycine max* (L.) Merrill] pertence à família *fabaceae* (leguminosa). É uma cultura anual e seus grãos são utilizados para diferentes finalidades. Há um crescimento referente ao seu consumo direto na alimentação humana, devido às suas propriedades nutracêuticas. Para tanto, há necessidade de obtenção de genótipos superiores convencionais com características específicas relacionadas ao aspecto do grão, quanto à pigmentação do tegumento e hilo, que favoreçam a aceitabilidade pelo mercado consumidor, agregado às características tecnológicas favoráveis tais como tempo adequado de cozimento, adaptação do sabor da soja ao paladar e melhoria da composição química dos grãos (JUHÁSZ et al., 2014).

A aparência visual da semente de soja foi alterada como resultado de domesticação durante a transição da soja *Glycine* spp. para a atual *Glycine max* cultivada. Como consequência do processo seletivo, cultivares comerciais modernas de *Glycine max* de alta qualidade possuem sementes de tegumentos amarelos com uma gama de cores do hilo (marrom, preto, preto imperfeito, cinza e amarelo) (CARPENTIERI-PIPOLO; ALMEIDA; KIIHL, 2015; SENDA et al., 2012). Características morfológicas como cor de hilo e tegumento não influenciam a utilização pela indústria, porém há exigência de que a cor do tegumento acompanhe a cor do hilo quando a demanda é para suprir o consumo direto na alimentação humana. A presença de derramamento em sementes de soja não foi um caráter morfológico considerado depreciativo na seleção de genótipos para a indústria, embora seja relevante para o consumo humano.

A aceitabilidade pelo mercado consumidor também é relevante quanto à pigmentação de tegumento e hilo em outras leguminosas, como o feijão (TOMAZ et al., 2007).

A caracterização de cultivares de soja apresenta-se alicerçada na Lei de Proteção de Cultivares, em que a pigmentação do hilo e tegumento são descritores morfológicos obrigatórios para a proteção de novos eventos genéticos junto ao Serviço Nacional de Proteção de Cultivares do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (SNPC/MAPA), obedecendo aos critérios de distinguibilidade, homogeneidade e estabilidade.

Embora classificada como uma característica qualitativa, portanto de herança simples, o controle genético da formação da cor do hilo e tegumento em soja apresenta interações alélicas com os genes envolvidos no controle da cor da pubescência e cor da flor (NOGUEIRA et al., 2015; VERNETTI; VERNETTI JÚNIOR, 2009).

As variações fenotípicas encontradas na cor de hilo podem estar associadas à influência ambiental, como relatado por Moreira et al. (1999) devido às alterações de temperatura e umidade durante o desenvolvimento das sementes. Marcadores moleculares podem auxiliar na determinação genética de sementes de soja quanto à coloração do hilo, visto que caracterizações fenotípicas podem apresentar influência ambiental (RABEL et al., 2010).

São descritos seis genes principais que interagem entre si e condicionam a expressão da cor de hilo e tegumento em sementes de soja:

1) gene G, em que o alelo G é dominante e confere fenótipo verde. O alelo g confere pigmento amarelo (TERAO, 1918);

2) gene R, em que pigmentação preta (R_) é dominante sobre o pigmento de cor marrom (rr) (NAGAI, 1921; WOODWORTH, 1921), além da possibilidade de sementes com presença de estrias pretas sobre pigmentos marrom (r^m) (WEISS, 1970; NAGAI; SALTO, 1923). Estudos recentes sugerem que a perda da função do gene R2R3 MYB é responsável pela expressão da cor marrom em sementes de soja (GILLMANN et al., 2011). A herança dos pigmentos preto e marrom são ditos como independentes dos pigmentos verde e amarelo (YANG et al., 2010).

3) gene I, com alelos que podem, na ordem de dominância da séria alélica apresentada ($I > i^k > i^i > i$): inibir a pigmentação total de antocianinas e proantocianidinas na semente (I); permitir a pigmentação do hilo e em parte do tegumento em que a pigmentação se estende além dos limites do hilo (i^k); pigmentação restrita ao hilo (i^i) e; não inibição da pigmentação da semente (i). Assim na presença do alelo I, as sementes apresentam hilo e tegumento totalmente amarelos, exceto nos genótipos R_T_ e R_ttW_ em que os hilos apresentam pigmentação cinza (BHATT; TORRIE, 1968; MAHMUD; PROBST, 1953; WILLIAMS, 1952; MORSE; CARTTER, 1937; OWEN, 1927; WOODWORTH, 1921; NAGAI, 1921). A inibição da pigmentação das sementes de soja pelos alelos I e i^i são

descritos por Tuteja e Vodkin (2008), como processo de silenciamento gênico do RNA mensageiro da enzima chalcona sintase (CHS), sendo esta via enzimática responsável pela biossíntese dos pigmentos antocianina e proantocianidinas;

4) gene T: controla a cor da pubescência (T – pubescência marrom escura, t^f – pubescência marrom clara e, t – pubescência cinza) e modifica os efeitos da série alélica R (WOODWORTH, 1921). Assim genótipos R_T_ apresentam sementes pretas; rrT_ apresentam sementes marrons. Genótipos rrtt podem apresentar fenótipo marrom-claro (NAGAI, 1921; WOODWORTH, 1921);

5) gene W, que controla a cor da flor [flor roxa (W_) e flor branca (ww)], que também modificam os efeitos da série alélica R. Na presença de ttww; os genótipos R_ apresentam cor marrom-claro; e na presença de ttW_, os genótipos R_ apresentam cor preto imperfeito. Alelos condicionantes à cor da flor em soja foram mapeados no grupo de ligação B2 (YANG et al., 2010); e

6) gene O, que modifica a cor do tegumento marrom em marrom-avermelhado quando em duplo recessivo (rrT_oo) e presença de sementes com tegumento marrom avermelhado com estrias pretas (r^m_T_oo) (NAGAI, 1921; WOODWORTH, 1921; MAHMUD; PROBST, 1953).

Apesar da interação e ação gênica para caracteres morfológicos nas sementes de soja ser descrita como de controle genético relativamente simples, há necessidade de melhor compreensão em populações específicas, como em programas de melhoramento para alimentação humana, onde a variabilidade genética para pigmentação de tegumento e hilo é aumentada por meio de hibridação entre topocruzamentos tipo grão com tipo alimento, com o intuito de agregar caracteres agrônômicos de interesse a estas populações geradas.

Mediante o exposto, o objetivo do trabalho foi determinar a herança da pigmentação do tegumento, pigmentação de hilo de sementes de soja e derramamento de hilo em dois cruzamentos oriundos de topocruzamentos tipo alimento x tipo grão.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de condução experimental

As hibridações dos genitores, a condução das gerações F_1 e F_2 foram efetuadas em casa de vegetação climatizada pertencente à Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (Epamig Oeste) – Uberaba – MG, situada a 850 metros de altitude, latitude $19^\circ 44'$ Sul e longitude $47^\circ 57'$ Oeste. Segundo Koppen (1948), o clima da região é do tipo Aw, tropical quente úmido, com inverno frio e seco.

O experimento para obtenção dos genótipos $F_{2:3}$ foi realizado em área experimental da mesma instituição (Epamig Oeste – Uberaba – MG).

2.2 Genótipos utilizados

Foram utilizados genótipos contrastantes para derramamento de hilo e cor de hilo (Cruzamento A) e genótipos contrastantes para derramamento de hilo, cor de hilo e cor de tegumento (Cruzamento B) (Figura 1).

Utilizaram-se as cultivares 'BRSMG 790A', 'BRSMG 810C' e 'BRSMG 800A'. Ambas foram desenvolvidas pela parceria Embrapa/Epamig/Fundação Triângulo. O sufixo "A" das cultivares 'BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A' designam cultivares desenvolvidas com características especiais para a alimentação humana.

A 'BRSMG 790A' é uma cultivar de soja convencional com características organolépticas, nutricionais e industriais favoráveis ao consumo humano e à indústria de alimentos. Possui grãos graúdos, tegumento amarelo, hilo amarelo, ausência de derramamento de hilo e altas taxas de carboidratos que conferem sabor suave, apesar de não ser livre de enzimas lipoxigenases (JUHÁSZ et al., 2014).

A cultivar convencional 'BRSMG 800A' é a primeira cultivar brasileira de soja de tegumento marrom, hilo marrom e ausência de derramamento de hilo. Após cozimento apresenta características físicas que se assemelham bastante com o feijão do tipo carioca, promovendo melhor aceitabilidade do grão de soja para consumo humano (JUHÁSZ et al., 2014).



(A)

(B)

(C)

Figura 1. Grãos de soja provenientes das cultivares utilizadas para obtenção das gerações avaliadas. (A) 'BRSMG 790A', (B) 'BRSMG 800A', (C) 'BRSMG 810C'. Fonte: Arquivo pessoal.

A cultivar 'BRSMG 810C' apresenta como principal fenótipo de interesse a resistência às raças 1 e 3 do nematoide de cisto da soja (NCS). Morfologicamente os grãos desta cultivar apresentam tegumento amarelo e hilo preto com presença de derramamento de hilo (cor do hilo extrapola para o tegumento no formato de uma "sela invertida"). Apresenta resistência a outros patógenos, incluindo a pústula bacteriana e cancro da haste. Também merece destaque o seu alto teor proteico (41,66%) (ARANTES et al., 2010).

2.3 Obtenção das gerações

Foram realizadas hibridações entre a cultivar tipo grão, com resistência ao NCS e as duas cultivares especiais para alimentação humana, porém suscetíveis ao NCS. Foram originados dois cruzamentos: cruzamento A - 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' e cruzamento B - 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

Foram realizadas hibridações artificiais, no período compreendido entre novembro de 2012 a fevereiro de 2013, para obtenção da geração F₁ seguindo os procedimentos descritos por Borém e Miranda (2005). Para sincronizar o florescimento entre o genitor tardio ('BRSMG 810C'), utilizado como genitor feminino, com os genitores semi-tardios ('BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A'), utilizados como

genitores masculinos, foram realizados plantios escalonados dos genitores, com intervalo de 3 dias.

Para multiplicar as sementes obtidas por hibridação, estas foram semeadas em vasos com capacidade de 20 litros, preenchidos com substrato composto por uma mistura de latossolo e esterco de curral peneirado, em setembro de 2013. Foram cultivadas três plantas F_1 por vaso, para obtenção das sementes F_2 . A confirmação da hibridação foi realizada após a emergência das sementes F_1 , utilizando-se a cor do hipocótilo como marcador morfológico. A cor do hipocótilo indica com antecipação a cor da flor, em razão de apresentar ligação gênica com o loco W. Portanto, plantas com hipocótilo pigmentado de antocianina terão flores roxas, e o hipocótilo de cor verde, flores brancas, sendo a pigmentação roxa dominante sobre a branca (BRANDÃO, 1961).

A confirmação da hibridação por intermédio do hipocótilo foi possível por meio do contraste entre os genitores de cor de flor branca e hipocótilo verde ('BRSMG 810C'), e os de cor de flor roxa e hipocótilo roxo ('BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A') nos esquemas de cruzamento, sendo o genótipo com expressão fenotípica hipocótilo roxo dominante sobre a expressão fenotípica hipocótilo verde. A cultivar 'BRSMG 810C' foi utilizada como genitor feminino em ambos os esquemas de cruzamento.

As gerações $F_{2:3}$ foram avaliadas no ano agrícola 2013/2014, cuja semeadura ocorreu em 3 dezembro de 2013, em área experimental da Epamig Oeste, Uberaba – MG. Foram avaliados 317 plantas $F_{2:3}$ do cruzamento A e 357 plantas $F_{2:3}$ do cruzamento B. As sementes foram dispostas em 8 linhas de 5 metros, espaçadas de 0,50 metros. Os genitores foram incluídos na área experimental, de modo a permitir as predições das variações ambientais, para avaliação da expressão dos caracteres em estudo.

Para a semeadura foi utilizada uma semeadora de parcela. Utilizou-se densidade populacional de 20 plantas.metro⁻¹. O manejo da cultura foi o normalmente adotado na região (EMBRAPA, 2011).

A colheita foi realizada em 10 de abril de 2014 quando as plantas apresentavam-se em estágio fenológico R_8 , ou seja, maturação plena (95% das vagens com coloração madura) (FEHR; CAVINESS, 1977). Após a colheita, os

grãos das sementes $F_{2:3}$ foram trilhados e limpos, sendo acondicionados em embalagens de papel com capacidade aproximada de 100 gramas, posteriormente armazenados em câmara fria, para posterior fenotipagem.

2.4 Avaliação individual

Foram utilizados os seguintes descritores morfológicos para a avaliação das plantas $F_{2:3}$ em estudo: cor de tegumento, cor de pubescência, cor de hilo e derramamento de hilo. A fenotipagem foi realizada utilizando-se avaliação visual, por critérios do SNPC/MAPA.

Primeiramente foi realizada a fenotipagem do tegumento nas diferentes classes fenotípicas e, em seguida, houve a fenotipagem para a cor e aspecto do hilo. Assim, foram formados subgrupos dentro da fenotipagem do tegumento, relacionados à cor e aspecto do hilo.

O tegumento foi classificado em amarelo, marrom claro, marrom médio, marrom escuro e preto. Fenótipos marrom claro, marrom médio e marrom escuro foram agrupados na classe fenotípica marrom para realização das análises de segregação.

Para a cor do hilo foram consideradas as seguintes pigmentações: cinza, amarelo, marrom claro, marrom, preto e preto imperfeito. Após a fenotipagem, os grãos com coloração marrom claro e marrom foram agrupados na classe fenotípica marrom, e grãos com coloração preto e preto imperfeito foram agrupados na classe fenotípica preta.

Quanto ao aspecto do hilo, houve a fenotipagem do derramamento de hilo em presente ou ausente.

Realizou-se a fenotipagem da cor da pubescência como marrom ou cinza para todas as gerações.

A cor de flor dos genótipos F_1 e genitores foi classificada como branca ou roxa, para efeito de confirmação de hibridação.

Após agrupamento em classes fenotípicas dos genótipos das gerações F_1 , F_2 e genitores, as frequências observadas para cada caráter em estudo foram confrontadas por frequências esperadas pelo teste de qui-quadrado (χ^2) para

verificação do ajuste para os modelos de genes propostos. O X^2 foi estimado pela expressão, utilizando-se o software Genes (CRUZ, 2013):

$$X^2 = \sum_{i=1}^r \frac{(o_i - e_i)^2}{e_i}$$

Em que: 'r' é o número de classes fenotípicas; 'o_i' é a frequência observada de indivíduos na i-ésima classe fenotípica; e, 'e_i' é a frequência esperada de indivíduos na i-ésima classe fenotípica.

Para os testes das hipóteses foram considerados os genes R, I, T e W para a expressão do caráter cor de hilo e tegumento; gene W para expressão da cor da flor e gene T para a cor da pubescência. Uma hipótese monogênica foi testada para presença do derramamento de hilo.

A aceitação da hipótese de nulidade implica na obtenção de segregações esperadas iguais ou muito próximas às observadas, a 5% de probabilidade.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Todas as sementes provenientes de plantas F₁, em cada cruzamento, apresentaram fenotipagem semelhante para os diferentes descritores morfológicos em estudo (Tabela 1), o que indica que os genitores apresentam os alelos dos genes dos caracteres em estudo em homozigose ($X^2 = 0,000$; P = 100%).

Tabela 1. Cor de flor, cor de tegumento, cor de hilo, derramamento de hilo e cor da pubescência dos genitores 'BRSMG 790A' (Genitor 1 – P₁), 'BRSMG 800A' (Genitor 2 – P₂) e 'BRSMG 810C' (Genitor 3 – P₃) e das gerações F₁ do cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790 A') e cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800 A') em sementes de soja.

Cruzamento	Genótipos	Constituição Genética	Fenótipo					X ² *	P(%)**	
			Cor de flor	Cor de tegumento	Cor de hilo	Derramamento de hilo	Cor da pubescência			
Genitores	P ₁ (♀)	rrlITWW	Roxa	Amarelo	Amarelo	Ausente	Cinza	0	100	
	P ₂ (♀)	rriiTTWW	Roxa	Marrom	Marrom	Ausente	Cinza	0	100	
	P ₃ (♂)	RRi ⁱ ttww	Branca	Amarelo	Preto	Presente	Marrom	0	100	
A	F ₁	P ₃ x P ₁	Rrli ⁱ TtWw	Roxa	Amarelo	Cinza	Ausente	Marrom	0	100
B	F ₁	P ₃ x P ₂	rrliTtWw	Roxa	Amarelo	Preto	Ausente	Marrom	0	100

*Teste de Qui-quadrado. ** Probabilidade.

Considerando o cruzamento B, que apresenta genitores contrastantes para o caráter derramamento de hilo, a herança do derramamento do hilo em sementes de soja também apresentou padrão de segregação monogênica com dominância completa do fenótipo ausência de derramamento de hilo sobre a presença de derramamento de hilo (3:1) (Tabela 2). Tal resultado é semelhante ao apresentado por Carpentieri-Pipolo et al. (2007).

A determinação da herança relacionada ao derramamento de hilo foi realizada somente com as sementes de soja de tegumento amarelo, devido a sua fácil visualização. As sementes de tegumento coloridas (pigmentadas) foram agrupadas em classe fenotípica distinta e as seguintes proporções fenotípicas pelo teste do Qui-quadrado foram obtidas: sementes amarelas e ausência de derramamento de hilo: sementes amarelas e presença de derramamento de hilo: sementes pigmentadas (9:3:4). A estimativa de χ^2 apresentou valor de 1,341 (P=51,14%), demonstrando que os resultados observados se ajustam à proporção hipotética em estudo. Essa hipótese também foi confirmada por Souza (2007) que encontrou valor de χ^2 de 0,01025 (P=91,93%) para população proveniente de genitores contrastantes para este caráter [T48 (presença de derramamento de hilo) x Bragg (ausência de derramamento de hilo)].

Para a população $F_{2:3}$ derivada de 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A' foi observada diferença pronunciada na expressividade do caráter para os genótipos portadores do gene duplo recessivo que confere derramamento do hilo, porém, a existência de um controle genético mais complexo foi descartada devido a não rejeição da hipótese monogênica.

A expressividade é descrita por Ramalho et al. (2012) como o modo de expressão do alelo, que pode ser uniforme ou variável, ou seja, a expressão do alelo resulta no aparecimento de vários padrões de fenótipos ou graus de expressão. Esta é uma dificuldade para o melhorista, pois, à primeira vista, parece tratar-se de caracteres com controle genético mais complexo, quando na verdade, trata-se de um caráter em que um alelo apresenta expressões variadas.

Tabela 2. Segregação fenotípica da geração F_{2:3} no cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790 A') e no cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800 A') para o estudo da herança do caráter derramamento de hilo e cor da pubescência em soja.

Cruzamento	Genótipos	Cor do Tegumento				X ²	P(%)	Cor da Pubescência			
		Amarelo		Pigmentado	Marrom (Genótipos T ₋)			Cinza (Genótipos tt)	X ²	P(%)	
		Derramamento do hilo presente	Derramamento do hilo ausente								
A	Observados	0	317	0	0	100	249	68	2,129	14,45	
	Esperados	0	(317)	0	-	-	(237,80)	(79,25)	-	-	
B	Observados	71	190	96	1,341	51,14	270	86	0,135	71,35	
	Esperados	(66,93)	200,80	(89,24)	-	-	(267,00)	(89,00)	-	-	

Verificou-se ligação do gene T, que controla a cor da pubescência, com a expressão do derramamento de hilo. Dessa forma, somente genótipos com pubescência marrom (T_) apresentaram presença de derramamento de hilo. Conseqüentemente, plantas com fenótipo de pubescência caracterizado como cinza (tt) não apresentaram fenótipo presença de derramamento de hilo. Carpentieri-Pipolo et al. (2007) também observaram esta relação gênica entre os caracteres cor de pubescência e derramamento de hilo, embora tenham enfatizado a existência de pleiotropia.

Não foi observada segregação na população F_{2:3} derivada de 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' para o caráter derramamento de hilo, o que pode estar relacionado à presença de genes inibidores. Esta hipótese deve ser confirmada em outros estudos devido à importância do derramamento de hilo para a aceitabilidade do grão pelos consumidores.

A cor da pubescência é governada por um gene com dominância completa (3 marrom : 1 cinza), tanto no cruzamento A ($X^2=2,129$; $P=14,45\%$) quanto no cruzamento B ($X^2=0,135$; $P=71,35\%$) (Tabela 2).

Em ambos os cruzamentos a ação de quatro genes independentes (R/I/W/T) foi a que melhor se ajustou às proporções observadas de cor de tegumento e cor de hilo (Tabela 3).

Houve variabilidade fenotípica para a cor de hilo no cruzamento A, evidenciada pelo número de classes fenotípicas encontradas, uma vez que os genitores eram contrastantes: 'BRSMG 810C', de hilo preto e 'BRSMG 790A', de hilo amarelo.

Considerando-se todas as interações para controle genético de hilo testou-se a seguinte proporção fenotípica no cruzamento A: 178,30 hilo cinza: 59,48 hilo amarelo: 55,72 hilo preto: 23,50 hilo marrom. Com estas proporções fenotípicas observadas na geração F_{2:3}, a herança conferida pela ação de quatro genes é a que melhor se adequa para explicar a herança da cor do hilo ($X^2 = 7,184$; $P=20,73\%$) (Tabela 3).

Para o estudo do controle genético para cor de tegumento e hilo no cruzamento B ('BRSMG 810C', de tegumento amarelo e hilo preto x 'BRSMG 800A', de tegumento e hilo marrom), testou-se a hipótese da ação dos genes R/I/T/W como

descrito anteriormente, porém não houve ajuste das classes fenotípicas à hipótese testada ($\chi^2 = 17,64$; $P=0,50\%$) (Tabela 3).

Considerando-se todas as interações para controle genético de cor de tegumento e hilo, e, a inibição dos genes W e T em genótipos ii no cruzamento B, testou-se a hipótese com a seguinte proporção fenotípica: 200,25 tegumento amarelo e hilo preto: 66,75 tegumento amarelo e hilo marrom: 61,19 tegumento e hilo preto: 27,81 tegumento e hilo marrom. O teste de hipótese considerando a inibição dos genes modificadores W/T em genótipos ii proporcionou a obtenção de frequências fenotípicas da geração $F_{2:3}$ conforme o esperado ($\chi^2 = 2,626$; $P=45,29\%$). Assim, para o cruzamento B, a herança da cor do hilo e tegumento é conferida pela ação de quatro genes, na qual há inibição os genes modificadores W/T em genótipos ii.

Tabela 3. Segregação fenotípica da geração F_{2:3} no cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A') para o estudo da herança da cor do hilo em soja e; no cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A') para o estudo da herança da cor do hilo e cor do tegumento em soja.

Genótipos	Cor do Hilo				Cor do tegumento									
	Cinza ⁽¹⁾	Amarelo	Preto	Marrom	X ²	P(%)	Cor do Hilo				X ²	P(%)		
							Amarelo		Preto				Marrom	
							Preto	Marrom	Preto	Marrom			Preto	Marrom
'BRSMG 810C'	0	0	55	0	0	100	55	0	0	0	0	100		
'BRSMG 790A'	0	65	0	0	0	100	-	-	-	-	-	-		
'BRSMG 800A'	-	-	-	-	-	-	0	0	0	70	0	100		
F _{2:3} - Observados	178	56	50	33	-	-	196	65	59	36	-	-		
(F _{2:3} -Esperados) ⁽²⁾	(178,30)	(59,48)	(55,72)	(23,50)	7,18	20,73	(200,25)	(66,75)	(61,19)	(27,81)	2,626	45,29		
(F _{2:3} - Esperados) ⁽³⁾	-	-	-	-	-	-	(167)	(78)	(84)	(28)	17,64	0,50		

⁽¹⁾Genótipos : I₁R₁T₁__ e I₁R₁ttW₁ apresentam hilo cinza; I₁rrT₁, I₁rrtt, I₁R₁ttww apresentam hilo amarelo; i₁i₁R₁T₁ apresentam hilo preto; i₁i₁R₁ttW₁ apresentam hilo preto imperfeito; i₁i₁rrT₁ apresentam hilo marrom; i₁i₁rrtt e i₁i₁R₁ttww apresentam hilo marrom claro. ⁽²⁾ Ação gênica dos locus R/I/T/W considerando ação do gene i como bloqueador da ação dos genes T e W na expressão da cor do hilo e tegumento para o cruzamento B. ⁽³⁾ Ação gênica dos locus R/I/T/W considerando ação do gene i não bloqueando a ação dos genes T e W na expressão da cor do hilo e tegumento.

4 CONCLUSÕES

1. A característica derramamento de hilo apresenta controle genético monogênico com dominância completa da ausência sobre a presença do derramamento de hilo. Genótipos duplo recessivos, e, portanto, com presença de derramamento de hilo, apresentam expressividade variável. Existem alguns genes inibidores do fenótipo presença de derramamento de hilo no cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A';

2. A pubescência marrom em sementes de soja é determinada pelo genótipo T₁, que é ligado à presença derramamento de hilo;

3. Para ambos os cruzamentos, a ação gênica de quatro genes (R/I/T/W) permite o ajustamento às proporções observadas para o caráter qualitativo cor do hilo e cor de tegumento, porém a presença do genótipo ii inibe a ação dos locos modificadores T e W na expressão da pigmentação do hilo e tegumento em sementes de soja.

4. Os cruzamentos estudados são promissores, visto que a hibridação gerou variabilidade genética suficiente para a seleção de grãos de soja com diferentes cores de tegumento e hilo, característica essencial a ser selecionada em programas de melhoramento de soja para a alimentação humana.

5 REFERÊNCIAS

ARANTES, N.E.; ZITO, R.K.; ZANETTI, A.L.; FRONZA, V.; SÁ, M.E.L. **Cultivares de soja: Minas Gerais e Região Central do Brasil – Safra 2010/2011**. Londrina: EMBRAPA SOJA, 2010. 47 p.

BHATT, G.M.; TORRIE, J.H. Inheritance of pigment color in the soybean. **Crop Science**, Madison, v. 8, p. 617-619, 1968.

BORÉM, A.; MIRANDA, G.V. **Melhoramento de plantas**. Viçosa: UFV, 2005. 525p.

BRANDÃO, S.S. **Contribuição ao estudo de variedades de soja**. 1961. 113p. Tese (Doutorado em Agricultura Especial e Melhoramento de Plantas) - Escola Superior de Agricultura da UREMG, Viçosa, 1961.

CARPENTIERI-PÍPOLO, V.; SOUZA, A.; ALMEIDA, L.A.; KIIHL, R.A.S.; PÍPOLO, A.E. Herança de hilo esparramado em sementes de soja. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.42, p. 127-129, 2007.

CARPENTIERI-PIPOLO, V.; ALMEIDA, L.A. de; KIIHL, R.A.S. Inheritance of R Locus expressing Brown hilum on Black seed coat in soybean. **American Journal of Plant Sciences**, Detroit, v. 6, p.1857-1861, 2015.

CRUZ, C.D. GENES: A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.

EMBRAPA, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Tecnologias de Produção de Soja Região Central do Brasil 2012 e 2013**. Londrina: Embrapa - Soja, 2011. 262 p. (Embrapa Soja. Sistemas de Produção, 15).

GILLMAN, J.D.; TETLOW, A.; LEE, J.D.; SHANNON, J.G.; BILYEU, K. Loss-of-Function Mutations Affecting a Specific *Glycine max* R2R3 MYB Transcription Factor Result in Brown Hilum and Brown Seed Coats. **BMC Plant Biology**, London, v. 11, p.155-167, 2011.

FEHR, W.R.; CANIVESS, C.E. **Stages of soybean development**. Ames: Iowa State University of Science and Technology, 1977. 12p.

JUHÁSZ, A.C.P.; CIABOTTI, S.; PÁDUA, G.P.; FAVORETO, L.; JESUS, A.M.S.; FRONZA, V. Melhoramento de soja para alimentação humana. In: **Informe Agropecuário: Inovações, tecnologias e sociedade: 40 anos EPAMIG**. Belo Horizonte: Epamig, 2014. p. 39-45.

KOPPEN, W. **Climatologia: conunestudio de los climas de latierra**. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. 479 p.

MAHMUD, I.; PROBST, A.H. Inheritance of gray hilum color in soybeans. **Agronomy Journal**, Madison, v.45, p.59-61, 1953.

MOREIRA, C.T.; SOUZA, P.I.M.; FARIAS NETO, A.L.; ALMEIDA, L.A. **Ocorrência de variações na coloração do hilo de sementes de cultivares de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1999. 4p. (Comunicado técnico).

MORSE, W.J.; CARTTER, J.L. Improvement in soybeans. In: **Yearbook of agriculture**, Washington: USDA, 1937. p.1154-1189.

NAGAI, J.A. Genetic physiological study on the formation of anthocyanin and brown pigments in plants. **Tokyo University College of Agricultural Journal**, v.8, p.1-92, 1921.

NAGAI, J.A.; SALTO, S. Linked factors in soybeans. **Japanese Journal of Botany**, v.1, p.121-136, 1923.

NOGUEIRA, A.P.O.; SEDIYAMA, T.; OLIVEIRA, R.C.T.; GLASENAPP, J.S. Caracteres Qualitativos. In: SEDIYAMA, T. (Ed.). **Melhoramento Genético de soja**. Londrina: Mecenias, 2015. p. 33-56.

OWEN, F.V. Inheritance studies in soybeans. II Glabousness color of pubescence, time of maturity, and linkage relations. **Genetics**, Bethesdam, v. 12, p.519-529, 1927.

RABEL, M.; VIEIRA, E.S.N.; LANA, U.G.P.; PAIVA, E.; SEHNEM, M.A.S.; SCHUSTER, I. Marcadores Moleculares microssatélites na avaliação de sementes de soja com variação na coloração do hilo. **Revista Brasileira de Sementes**, Londrina, v. 32, p. 19-25, 2010.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.A.B.P.; SOUZA, E.A.; GONÇALVES, F.M.A.; SOUZA, J.C. **Genética na agropecuária**. Lavras: UFLA, 2012. 565 p.

SENDA, M.; KURAUCHI, T.; KASAI, A.; OHNISHI, S. Suppressive Mechanism of Seed Coat Pigmentation in Yellow Soybean. **Breeding Science**, Kyoto, v. 61, p. 523-530, 2012.

SOUZA, A. de. **Herança da cor do hilo em soja: I – Padrão de hilo esparramado, II – Presença de hilo marrom em sementes pretas**. 2007. 37p. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2007.

TERAO, H. Maternal inheritance in the soybean. **American Naturalist**, v. 52, p. 51-56, 1918.

TOMAZ, J.P.; MODA-CIRINO, V.; FONSECA JUNIOR, N. S.; RUAS, P.M. Genetic control of orange hilum corona of carioca beans (*Phaseolus vulgaris*). **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 594-598, 2007.

TUTEJA, J.H.; VODKIN, L.O. Structural features of the endogenous CHS silencing and target loci in the soybean genome. **Crop Science**, Madison, v. 48, p. 49 – 68, 2008.

VERNETTI, F.J.; VERNETTI JÚNIOR, F.J.V. **Genética da soja**: caracteres qualitativos e diversidade genética. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009. 221 p.

WEISS, M.G. Genetic linkage in soybeans. Linkage groups II and III. **Crop Science**, Madison, v.10, p.300-303, 1970.

WILLIAMS, L.F. The inheritance of certain black and brow pigments in the soybean. **Genetics**, Bethesdam, v.37, p.208-215, 1952.

WOODWORTH, C.M. Inheritance of cotyledons, seed-coat, hilum and pubescence colors in soy-bean. **Genetics**, Bethesdam, v. 6, p. 487-553, 1921.

YANG, K.; JEONG, N.; MOON, J.K.; LEE, Y.H.; LEE, S.H.; KIM, H.M.; WANG, C.H.; BACK, K.; PALMER, R.G.; JEONG, S.C. Genetic Analysis of Genes Controlling Natural Variation of Seed Coat and Flower Colors in Soybean. **Journal of Heredity**, Oxford, v. 101, p. 757-768, 2010.

CAPÍTULO 3 – HERANÇA DA RESISTÊNCIA AO NEMATOIDE DE CISTO DA SOJA RAÇA 3 EM POPULAÇÕES DE SOJA ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO GRÃO x TIPO ALIMENTO

RESUMO – O uso de cultivares especiais destinadas à alimentação humana demanda incorporação de resistência genética aos principais fitopatógenos, visando um produto mais sustentável e de melhor qualidade. Neste sentido, podemos destacar o nematoide de cisto da soja raça 3 (NCS-3), como um dos agentes causadores de maiores danos econômicos. A presente proposta possui como principal objetivo a determinação da herança da resistência ao NCS-3 (*Heterodera glycines* Ichinohe) em dois cruzamentos originados de topocruzamentos tipo grão - portador de resistência ('BRSMG 810C') x tipo alimento - suscetível ('BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A'). Os genótipos foram inoculados com a raça 3 do NCS: Cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'): 31 plantas do genitor resistente (P₁), 29 plantas do genitor suscetível (P₂), 30 plantas F₁, 239 plantas F₂, 55 plantas do retrocruzamento suscetível (RC_s) e 66 plantas do retrocruzamento resistente (RC_r); Cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'): 31 plantas P₁, 33 plantas P₂, 53 plantas F₁, 252 plantas F₂, 50 plantas RC_s e 60 plantas RC_r. Para a avaliação de resistência, utilizou-se o critério de Índice de Fêmeas, avaliado pelo teste do qui-quadrado (X²). Observou-se que os cruzamentos apresentaram os mesmos padrões de segregação. As plantas representantes da geração F₁ e as plantas do RC_s foram caracterizadas como suscetíveis. As plantas F₂ apresentaram dois padrões de segregação não significativos (resistente: suscetível): 1:15 (dois genes recessivos complementares) e 3:61 (um gene dominante e dois recessivos complementares). A herança foi confirmada utilizando-se as plantas do RC_r, que segregaram na proporção de 1:7, padrão esperado para herança condicionada por três genes. A hipótese de segregação 1:3 (dois genes) foi rejeitada em RC_r. A falta de um dos genes recessivos proporcionou resistência moderada ao NCS-3 aceitando-se a hipótese de moderadamente resistente: suscetível na proporção de 3:13 (um gene dominante e um gene recessivo). Assim, nestes cruzamentos, a resistência moderada ao NCS-3 é condicionada por dois genes (um dominante e um recessivo) e o acúmulo de um terceiro gene recessivo confere resistência completa em relação ao fitonematoide em estudo.

Palavras-chave: estudo da herança, *Glycine max*, *Heterodera glycines*, teste qui-quadrado.

**CHARPTER 3 – RACE 3 OF SOYBEAN CYST NEMATODE RESISTENCE
HERITANCE IN SOYBEAN CROSSINGS FROM TOPCROSSES
GRAIN TYPE x FEED TYPE**

ABSTRACT – The use of special cultivars driven to human feed demands incorporation of genetic resistance to the main phytopathogens, aiming a product more sustainable and with a better quality. This way, we can highlight the soybean cyst nematode, race 3 (NCS-3), as one of the worse agent of economic damage. This proposal has as aim to study the resistance heritance to NCS-3 (*Heterodera glycines* Ichinohe) in two crossings from topcrosses grain type - resistance carrier ('BRSMG 810C') x feed type -susceptibility ('BRSMG 790A' and 'BRSMG 800A'). The genotypes were inoculated with the race-3 of NCS: Crossing A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'): 31 plants from resistant genitor (P_1), 29 plants from susceptible genitor (P_2), 30 F_1 plants, 239 F_2 plants, 66 plants from the resistant backcross (BC_r), 55 plants from the susceptible backcross (BC_s); Crossing B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'): 31 P_1 plants, 33 P_2 plants, 53 F_1 plants, 252 F_2 plants, 50 BC_s plants and 60 BC_r plants. To evaluate the resistance, we used the Female Index criteria, evaluated by the chi-square test (X^2). We observed that the crossings presented the same segregation pattern. The F_1 and BC_s plants were characterized as susceptible. The F_2 plants presented two no-significant segregation patterns (resistant: susceptible) 1:15 (two complementary recessive genes) and 3:61 (one dominant gene and two complementary recessive genes). The heritability was confirmed using the BC_r plants, which segregated at 1:7 proportion. Such proportion is expected in heritance conditioned to three genes. The 1:3 segregation hypothesis (two genes) was rejected in BC_r . The lack of one of recessive gene provided moderate resistance to NCS-3, accepting the hypothesis of moderately resistant: susceptible at 3:13 proportion (one dominant and one recessive). Thus, in these crossings, the moderate resistance to NCS-3 is conditioned by two independent genes (one dominant and one recessive) and the accumulation of a third recessive gene provides full resistance to the phytonematodes evaluated in this article.

Keywords: study of heritability, *Glycine max*, *Heterodera glycines*, chi-square study.

1 INTRODUÇÃO

A crescente demanda de cultivares de soja destinada para utilização na alimentação humana motiva esforços e investimentos no melhoramento genético da cultura para este fim. Atualmente, existe a demanda de cultivares de soja com esta destinação aliada à resistência a inúmeros patógenos e pragas, de modo a adequar o cultivo a uma forma mais sustentável de modelo agrícola, visto que os grãos produzidos visam o consumo humano e não o processamento industrial. Com relação aos fitopatógenos, uma das principais preocupações nos cultivos comerciais atuais é o nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines* Ichinohe) (NCS) que causa expressiva perda na produtividade em áreas comerciais, além de ser de difícil controle.

No Brasil Central, em condições de populações muito elevadas, especialmente se associadas com excesso de calagem, as perdas devidas ao nematoide de cisto da soja podem chegar a atingir 100% (DIAS et al., 2007).

O NCS apresenta-se como comprometedor de produtividade visto que, ao parasitar as raízes de plantas de soja, o fitonematoide dificulta a absorção de água e de nutrientes, retardando o crescimento, além de inibir a nodulação do *Bradyrhizobium japonicum* (Kirchner) Buchanan, causando redução do porte e do número de vagens (RIGGS; SCHMITT, 1987).

Este fitonematoide, denominado “nanico amarelo” ou “nanismo amarelo da soja”, foi observado pela primeira vez no Japão, em 1915 (DHINGRA; MENDONÇA; MACEDO, 2009). Sua detecção pela primeira vez no Brasil ocorreu no ano agrícola 1991/92 (LIMA; FERRAZ; SANTOS, 1992). Atualmente está presente em mais de 100 municípios de dez Estados brasileiros (BA, GO, MA, MT, MS, MG, PR, SP, RS, TO) (EMBRAPA, 2010).

Como técnicas de manejo de nematoides, destacam-se: a rotação de cultura com espécie não hospedeira, medidas preventivas e utilização de cultivares resistentes. O modo de controle do NCS mais seguro, econômico e com maior aceitação pelo sojicultor é o uso de cultivares resistentes, associado à rotação com culturas não hospedeiras, e, no caso de nematoide de cisto da soja, cuja variabilidade genética é muito grande, deve-se também rotacionar as cultivares com

os genes de resistência, evitando-se selecionar novas raças do nematoide virulento, e, desta forma, prolongar a vida útil da cultivar resistente (MATSUO et al., 2015). A possibilidade de utilização de multilinhas não deve ser descartada como alternativa de controle (BUENO; MENDES; CARVALHO, 2006).

O grande entrave relativo aos mecanismos de defesa se deve ao fato de que após a morte da fêmea, seu corpo transforma-se em uma estrutura rígida e resistente denominada cisto, que se desprende das raízes e pode permanecer viável no solo, na ausência de planta hospedeira, por mais de oito anos. O cisto, por ser muito leve e resistente à deterioração e à dessecação, permite a disseminação rápida do nematoide entre lavouras e, também, entre regiões distantes (DHINGRA; MENDONÇA; MACEDO, 2009; DIAS et al., 2009; EMBRAPA, 2010).

A expansão da área cultivada de soja é um dos motivos de fomento de programas de melhoramento relacionados à obtenção de cultivares resistentes. A estimativa é de crescimento na área cultivada com a oleaginosa entre 2,1 e 3,8% (671,3 a 1.244,4 mil hectares) (CONAB, 2014).

A elevada variabilidade genética existente neste fitonematoide é devido à existência de raças fisiológicas, que aumenta sua patogenicidade (NIBLACK; LAMBERT; TYLKA, 2006), o que reforça a necessidade de maiores esforços para a obtenção de genótipos com fonte de resistência.

A classificação de *H. glycines* em raças fisiológicas é realizada por meio de linhagens diferenciadoras (GOLDEN et al., 1970; RIGGS; SCHMITT, 1987; DIAS et al., 1998). Por sua vez, Niblack et al. (2002) propuseram a classificação das populações do NCS em tipos (HG type), ao invés de utilizar o conceito de raça.

Até o momento, no Brasil há relato de 11 raças (1, 2, 3, 4, 4+, 5, 6, 9, 10, 14, 14+), dentre estas, a raça 3 é a mais comum no país, sendo a única encontrada no estado do Paraná e em São Paulo (EMBRAPA, 2010).

Dependendo da fonte de resistência para a raça 3 do NCS, o controle genético da resistência pode variar de um a quatro genes, dominantes ou recessivos (Tabela 1), o que deve ser analisado pelo melhorista para a realização de hibridações controladas.

A herança ao NCS é complexa, envolvendo bloco de genes de resistência ou poucos genes com vários alelos, interações epistáticas, ligação alélica de resistência

às diferentes raças e forte ligação dos alelos de resistência com genes relacionados ao gene I, que é responsável pela pigmentação do tegumento e hilo de sementes de soja. Além disto, ações gênicas variam de uma fonte de resistência para outra, bem como o número de genes de resistência presentes nas diferentes fontes. Alguns trabalhos têm apresentado diferentes resultados da herança do caráter em estudo (MATSUO et al., 2015).

Tabela 1. Estudos de herança genética para nematoide de cisto da soja (raça 3) proveniente de diferentes fontes de resistência.

Fonte de Resistência	Genes identificados	Referência
Peking	1 dominante (Rhg 4)	Matson e Williams (1965)
Peking	rhg1, rhg2 e Rhg4	Rao-Arelli, Anand e Wrather (1992)
PI 88788	1 dominante e 1 recessivo	Rao-Arelli e Anand (1988)
PI 88788	rhg2, Rhg4 e Rhg5	Rao-Arelli, Anand e Wrather (1992)
PI 90763	rhg 1, rhg 2 e Rhg4	Rao-Arelli, Anand e Wrather (1992)
Hartwig	1 recessivo e 1 dominante	Faghihi et al. (1995)
PI 438489B	2 recessivos	Rao-Arelli (1994)
PI 438489B	2 dominantes	Rao-Arelli e Anand (1988)
PI 89772	1 dominante e 1 recessivo	Rao-Arelli (1994)
PI 209332	1 dominante e 1 recessivo	Rao-Arelli (1994)
M-SOY 8001	2 recessivos	Silva et al. (2007)
BR 90-4722	1 dominante e 2 recessivos	Mauro, Oliveira e Mauro (1999)
Hartwig	4 genes	Cervigni et al. (2007)
PI 494182	2 dominantes e 1 recessivo	Arelli e Wang (2008)

Para o estudo do controle genético de caracteres, é necessário que os genitores sejam puros, ou seja, que não estejam segregando e apresentem reação contrastante para o caráter de interesse. São obtidas as gerações F_1 , F_2 , (podendo-se inserir demais gerações avançadas) e os retrocruzamentos (RC_r e RC_s). Posteriormente, toda a população obtida, incluindo os genitores, são avaliados para o caráter de interesse para verificar a segregação fenotípica. Para caracteres com distribuição discreta, as hipóteses de segregação são testadas pelo teste de qui-quadrado, que verifica se os desvios entre as frequências observadas e esperadas são significativos, em determinado nível de probabilidade (RAMALHO et al., 2012).

Nos programas de melhoramento para a incorporação de resistência genética, é importante a realização do estudo da herança da resistência para a população que se deseja melhorar e a raça específica, devido ao controle genético da resistência ser diferenciado em relação à fonte utilizada. Assim, visa-se traçar a melhor estratégia para que a resistência seja durável face à natureza dinâmica das populações patogênicas.

Sendo assim, o presente trabalho teve por objetivo determinar a herança da resistência ao NCS raça 3 em populações obtidas dos cruzamentos entre soja tipo grão x soja tipo alimento: Cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A') e Cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A').

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de condução experimental

As hibridações dos genitores para obtenção da geração F_1 e retrocruzamentos foram conduzidas em casa de vegetação climatizada pertencente à Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (Epamig Oeste) – Uberaba – MG, situada a 850 metros de altitude, latitude 19° 44' Sul e longitude 47° 57' Oeste. Segundo Koppen (1948), o clima da região é do tipo Aw, tropical quente úmido, com inverno frio e seco.

Para fenotipagem das populações, estas foram conduzidas em casa de vegetação da Epamig Oeste, Uberaba - MG, sendo as análises nematológicas realizadas no Laboratório de Nematologia na mesma instituição de pesquisa.

2.2 Genótipos utilizados

Foram utilizados os genitores 'BRSMG 810C', 'BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A' desenvolvidos pela parceria Embrapa/Epamig/Fundação Triângulo, para a obtenção de dois cruzamentos.

A cultivar 'BRSMG 810C', tipo grão, apresenta resistência às raças 1 e 3 do NCS derivada do genótipo 'Peking' (Sharkey). Estudos sobre diversidade genética

indicaram a cultivar 'Peking', juntamente com as PIs PI 89772 e PI 437654 e a cultivar 'Hartwig', como as que possuem maior potencial de uso em programas de melhoramento (MATSUO et al., 2012). Morfologicamente seus grãos apresentam: tegumento amarelo, hilo preto e presença de derramamento de hilo.

As cultivares específicas para alimentação humana são suscetíveis à raça 3 do NCS, e possuem diferentes cores de tegumento: A 'BRSMG 790A' é de tegumento e hilo amarelo e a 'BRSMG 800A' é de tegumento e hilo marrom. Ambas apresentam ausência de derramamento de hilo.

2.3 Obtenção das gerações

Para obtenção da geração F_1 do Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' e Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A' foram realizadas hibridações artificiais, no período compreendido entre novembro de 2012 a fevereiro de 2013, seguindo os procedimentos descritos por Borém, Almeida e Kiihl (1999).

Para multiplicar as sementes F_1 obtidas por hibridação, estas foram semeadas em vasos com capacidade de 20 L, preenchidos com substrato formado por uma mistura de latossolo e esterco de curral peneirado, em setembro de 2013. Foram cultivadas três plantas F_1 por vaso, para obtenção das sementes F_2 . Neste mesmo período, foram conduzidos os genitores, para a hibridação entre estes e a geração F_1 , para a obtenção dos retrocruzamentos resistentes (RC_r) (F_1 x 'BRSMG 810C') e suscetíveis (RC_s) (F_1 x 'BRSMG 790A' e, F_1 x 'BRSMG 800A').

Após a obtenção das sementes e germinação destas, o Cruzamento A foi composto por 450 plantas e o Cruzamento B por 479 plantas, das seguintes gerações:

- a) Cruzamento A: 31 plantas do P_1 ('BRSMG 810C'), 29 plantas de P_2 ('BRSMG 790A'), 30 plantas F_1 , 239 plantas F_2 , 55 plantas RC_s e 66 plantas RC_r ;
- b) Cruzamento B: 31 plantas do P_1 ('BRSMG 810C'), 33 plantas do P_2 ('BRSMG 800A'), 53 plantas F_1 , 252 plantas F_2 , 50 plantas RC_s e 60 plantas RC_r .

2.4 Obtenção do inóculo

A população de NCS foi obtida no município de Londrina, Paraná, pela empresa GDM Seeds ®. Para identificação da raça 3, foram utilizadas cultivares diferenciadoras padronizadas por Riggs e Schmitt (1988) acrescida da cultivar Hartwig (DIAS et al., 1998).

Vasos de cerâmica foram preenchidos com solo contendo cistos previamente identificados como *Heterodera glycines* raça 3 (RIGGS; SCHMITT, 1988). Para multiplicação do inóculo foi utilizada uma cultivar de soja padrão de suscetibilidade [MG/BR 46 ('Conquista')], que foi semeada nos vasos em casa de vegetação.

Após 30 dias, o sistema radicular das plantas infestadas com as fêmeas do nematoide de cisto da soja foram lavadas sequencialmente em peneiras de malha de 200 mesh e 500 mesh (0,074 mm e 0,025 mm, respectivamente). As fêmeas retidas na peneira de 200 mesh foram rompidas na própria peneira por fricção, utilizando-se a extremidade oval de uma borracha em bastão. Os ovos e juvenis provenientes de fêmeas foram liberados e retidos na peneira de 500 mesh.

Em seguida, foram recolhidos em suspensão aquosa, em um béquer de 100 mL, e retirada uma alíquota de 1mL para determinação da concentração de ovos e juvenis, com auxílio de uma câmara de Peters. Após a contagem, a concentração da suspensão foi ajustada para aproximadamente 4000 ovos e juvenis, para inoculação do experimento.

2.5 Avaliação das populações

O delineamento experimental foi o de blocos ao acaso com testemunhas intercalares. Foram instalados sete blocos experimentais (Tabela 2), que eram compostos por igual número de plantas de cada geração (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_r e RC_s). A unidade experimental foi composta por uma planta, conduzida individualmente em vasos, e aleatorizada dentro do bloco experimental. Como testemunha suscetível intercalar, utilizou-se a cultivar de soja MG/BR 46 ('Conquista'). Foram avaliadas sete testemunhas intercalares por bloco, juntamente às demais gerações de avaliação.

Tabela 2. Data de semeadura, data de inoculação, data de avaliação e dias após inoculação para cada bloco experimental de experimento de nematoide de cisto da soja raça 3 em populações provenientes de topocruzamentos tipo grão x tipo alimento.

Bloco Experimental	Data semeadura	Data inoculação	Data avaliação	Dias após inoculação (DAI)
1	14/02/2014	24/02/2014	26/03/2014	31
2	21/08/2014	04/09/2014	07/10/2014	33
3	21/08/2014	04/09/2014	07/10/2014	33
4	03/09/2014	21/09/2014	17/10/2014	26
5	31/10/2014	10/11/2014	10/12/2014	30
6	03/11/2014	13/11/2014	12/12/2014	29
7	05/11/2014	15/11/2014	15/12/2014	30

As seis gerações (P_1 : genitor resistente; P_2 : genitor suscetível; F_1 , F_2 , RC_r e RC_s) dos dois cruzamentos foram semeadas em vasos de cerâmica com 0,300 L de capacidade (11 cm de altura, 6 cm base menor e 9 cm base maior) preenchidos com uma mistura de solo e areia autoclavada, na proporção de 1:1. Os vasos foram parcialmente enterrados em caixas de poliestireno (250 cm x 100 cm), com bordas elevadas de 7cm, com areia lavada e mantida úmida, para propiciar menor oscilação de temperatura no interior dos vasos. As caixas de poliestireno foram mantidas sobre bancadas elevadas.

Após aproximadamente sete dias da emergência, foi realizada a inoculação da suspensão de NCS raça 3, por meio de um orifício aberto, ao lado do colo de cada planta, com o auxílio de uma pistola automática, seguida de irrigação leve, com o objetivo de evitar o ressecamento dos ovos e juvenis do nematoide.

Os vasos foram mantidos em casa de vegetação, com o objetivo de minimizar variações ambientais, tais como temperatura e umidade, por um período de aproximadamente 30 dias após a inoculação, quando foi realizada a avaliação de resistência ao NCS raça 3 (Tabela 2). Evitou-se a instalação dos blocos em épocas com possibilidade de coincidência com temperaturas baixas, o que poderia comprometer a multiplicação do nematoide.

As fêmeas de cada raiz foram extraídas, sob jato forte de água, sobre um conjunto de peneiras de 20 e 60 mesh (TIHOHOD, 2000). O material retido na peneira de 20 mesh foi descartado e o retido na peneira de 60 mesh foi transferido

para uma placa de petri quadriculada e levado ao estereoscópio (lupa) para contagem do número de fêmeas com auxílio de contador manual.

Foi estimado o Índice de Fêmea (IF), que é calculado pela razão do número de fêmeas de cada indivíduo, dividido pela média do número de fêmeas do padrão suscetível (Conquista) em cada bloco, multiplicado por 100. Os genótipos foram classificados conforme especificado na Tabela 3.

Tabela 3. Classificação de genótipos de soja quanto à resistência ao nematoide de cisto da soja quanto ao Índice de Fêmeas (IF).

Estimativa de IF	Classificação do genótipo
IF <10%	Resistente (R)
10% ≤IF<30%	Moderadamente Resistente (MR)
30% ≤IF<60%	Moderadamente Suscetível (MS)
IF ≥60%	Suscetível (S)

Para a avaliação da herança de resistência da soja ao NCS foram feitas duas análises: uma considerando o padrão de resistência moderada, com todos os indivíduos com IF<30% e uma segunda considerando o padrão de resistência para os genótipos classificados com IF<10%.

A fim de verificar a segregação fenotípica para resistência e suscetibilidade das plantas das populações, foi utilizado o teste qui-quadrado (χ^2), com o auxílio do programa Genes (CRUZ, 2013).

O χ^2 calculado foi estimado por meio da expressão:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^r \frac{(o_i - e_i)^2}{e_i}$$

Em que:

- r: número de classes fenotípicas;
- o_i : frequência observada de indivíduos na i-ésima classe fenotípica;
- e_i : frequência esperada de indivíduos na i-ésima classe fenotípica.

Para a população F_2 foram testadas as proporções fenotípicas esperadas para um gene, dois genes e três genes (Tabela 4), e confirmadas para um gene

(1:1), dois genes (1:3) e três genes (1:7) na população de retrocruzamento resistente.

Procurou-se detectar, entre as proporções esperadas, aquelas que melhor explicavam as frequências de classes fenotípicas observadas. Assim, aceitar a hipótese de nulidade implicou a obtenção de segregações esperadas iguais ou maiores às observadas, a 5% de probabilidade.

Tabela 4. Proporções fenotípicas esperadas para um, dois e três genes envolvidos para a segregação da característica, em uma população F_2 .

Número de genes	Proporção (Resistente: Suscetível)
Um gene dominante	3:1
Um gene recessivo	1:3
Dois genes dominantes	15:1
Um gene dominante e outro recessivo	13:3
Dois genes recessivos	7:9
Dois genes dominantes complementares	9:7
Um gene dominante e outro recessivo complementares	3:13
Dois genes recessivos complementares	1:15
Três genes dominantes	63:1
Dois genes dominantes e um recessivo	61:3
Um gene dominante e dois recessivos	55:9
Três genes recessivos	37:27
Três genes dominantes complementares	27:37
Dois genes dominantes e um recessivo complementares	9:55
Um gene dominante e dois recessivos complementares	3:61
Três genes recessivos complementares	1:63
Um gene dominante independente e dois dominantes complementares	57:7
Um gene dominante independente e um dominante e outro recessivo complementares	51:13
Um gene dominante independente e dois recessivos complementares	49:15
Um gene recessivo independente e dois dominantes complementares	43:21
Um gene recessivo independente e um dominante e outro recessivo complementares	25:39
Um gene recessivo independente e dois recessivos complementares	19:45

Fonte: Pestana (2010)

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os genitores apresentaram padrão fenotípico contrastante para resistência ao NCS raça 3 para ambos os cruzamentos em estudo (Tabela 5). Para o cruzamento A, o genitor resistente apresentou média de 6,00 fêmeas, enquanto foi verificada uma média de 173,28 fêmeas para o genitor suscetível. Estimativas de número de fêmeas para o cruzamento B foram de 7,00 para o genitor resistente e de 207,03 para o genitor suscetível.

Tabela 5. Média de número de fêmeas nos genitores, F₁, F₂, RC_r e RC_s em cada geração dos dois cruzamentos: Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' e Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

Geração	Cruzamento A	Cruzamento B
Genitor Resistente	6,00 (0-22) ^{1/}	7,00 (0-22)
Genitor Suscetível	173,28 (100-458)	207,03 (89-728)
F ₁	168,50 (134-512)	170,02 (112-634)
F ₂	162,10 (0-899)	159,39 (1-783)
RC _r	114,32 (1-508)	135,78 (0-567)
RC _s	259,84 (45-948)	180,12 (56-768)

^{1/} Amplitude de número de fêmeas nas diferentes gerações (valores mínimo e máximo).

As plantas representantes da geração F₁ foram suscetíveis ($\chi^2 = 0,00$; P(%)=100%), com número de fêmeas médio de 168,50 para o cruzamento A e 170,02 para o cruzamento B. Nenhuma das plantas da geração RC_s foram resistentes, com número de fêmeas médio de 259,84 (Cruzamento A) e 180,12 (Cruzamento B) (Tabela 5).

A geração F₂ apresentou segregação transgressiva para suscetibilidade em ambos os cruzamentos. Neste caso, a segregação transgressiva não é interessante para o trabalho do melhorista, já que esta se manifestou no sentido contrário à resistência, porém há possibilidade de obtenção de plantas F₂ resistentes, ou seja, com IF<10 (Figura 1).

A variabilidade fenotípica em F₂ pode ser observada pela amplitude em ambos os cruzamentos para o Índice de Fêmeas (Figura 1).

Em ambos os cruzamentos, grande porcentagem de plantas F_2 foram classificadas nas classes fenotípicas intermediárias (MR e MS), provavelmente devido às interações alélicas envolvidas no fenótipo em estudo, evidenciando interação alélica e/ou gênica presentes no caráter. No entanto, não se pode descartar a influência ambiental na manifestação do caráter, como já relatado por Matsuo et al. (2015).

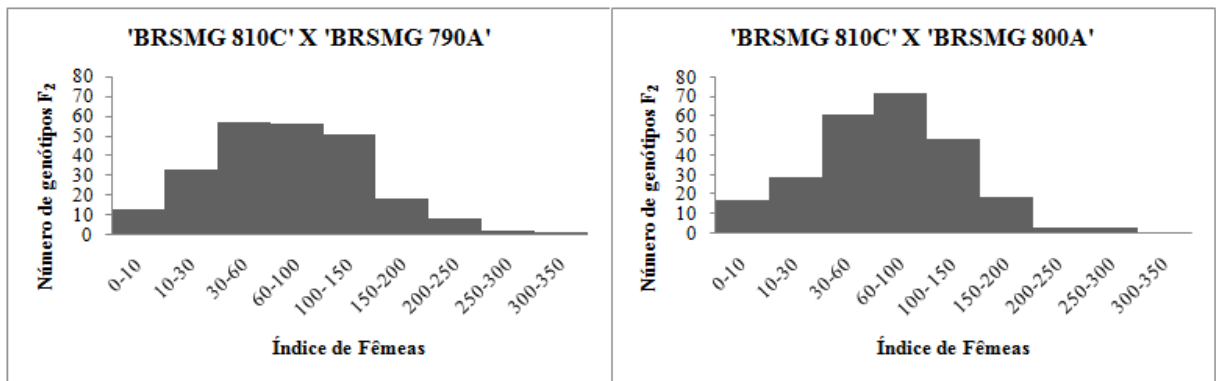


Figura 1. Número de genótipos F_2 em classes fenotípicas observadas quanto ao Índice de Fêmeas em relação ao Nematóide de Cisto da Soja raça 3, provenientes de dois cruzamentos originários de topocruzamentos tipo grão x tipo alimento: 'BRSMG 810C X BRSMG 790A' e 'BRSMG 810C X BRSMG 800A'.

O número de genótipos em cada classe fenotípica e em cada geração em estudo é apresentado na Tabela 6.

Das 239 plantas F_2 avaliadas no cruzamento A, 13 foram classificadas como resistentes (5,14%), 33 como moderadamente resistentes (21,88%), 57 como moderadamente suscetíveis (45,55%) e 136 como suscetíveis (56,90%). No cruzamento B, em que foram avaliadas 252 plantas F_2 , 17 foram classificadas como resistentes (6,75%), 29 como moderadamente resistentes (11,51%), 61 como moderadamente suscetíveis (24,21%) e 145 como suscetíveis (57,54%) (Tabela 6).

Tabela 6. Número de plantas (NP) e média de Índice de Fêmeas (MIF), obtida para diferentes gerações [P_1 (genitor resistente), P_2 (genitor suscetível), F_1 , F_2 , RC_r (retrocruzamento resistente) e RC_s (retrocruzamento suscetível)]: resistente - R (IF<10%); moderadamente resistente - MR ($10\% \leq IF < 30\%$); moderadamente suscetível - MS ($30\% \leq IF < 60\%$) e suscetível - S (IF $\geq 60\%$).

Cruzamento	Geração	R		MR		MS		S		Total de Plantas
		NP	MIF	NP	MIF	NP	MIF	NP	MIF	
A	P_1^1	31	3,19	-	-	-	-	-	-	31
	P_2^2	-	-	-	-	-	-	29	108,95	29
	F_1	-	-	-	-	-	-	30	81,34	30
	F_2	13	4,79	33	21,88	57	45,55	136	119,82	239
	RC_r	9	4,76	13	17,55	14	38,53	30	104,19	66
	RC_s	0	0,00	5	20,21	6	42,09	44	132,63	55
B	P_1^1	31	3,40	-	-	-	-	-	-	31
	P_2^3	-	-	-	-	-	-	33	109,08	33
	F_1	-	-	-	-	-	-	53	91,97	53
	F_2	17	5,29	29	22,46	61	45,41	145	113,22	252
	RC_r	7	5,27	13	19,94	15	40,37	25	125,03	60
	RC_s	0	0,00	8	20,26	12	46,47	30	150,38	50

¹ 'BRSMG 810C', ² 'BRSMG 790A', ³ 'BRSMG 800A'

Com base nestes dados fenotípicos encontrados das plantas da geração F_2 , foram testadas as 22 hipóteses de segregação esperadas para um, dois e três genes, sugeridos por Pestana (2010).

Ambos os cruzamentos apresentaram os mesmos padrões de segregação para as gerações F_1 , F_2 , RC_r e RC_s (Tabela 7).

Duas proporções de segregação foram aceitas pelo teste de qui-quadrado a 5% de significância, na geração F_2 . A primeira indica que a resistência é governada por dois genes recessivos complementares (1R:15S; P = 59,38% e 79,61%, para o cruzamento A e B respectivamente) e a segunda, que é governada por três genes, sendo um gene dominante e dois recessivos complementares (3R:61S; P = 53,70% e 13,91% para o cruzamento A e B, respectivamente (Tabela 7)).

Tabela 7. Proporção observada de plantas F₂, F₁, RC_s (retrocruzamento suscetível) e RC_r (retrocruzamento resistente) testada pelo método de χ^2 quanto à reação ao nematoide de cisto da soja raça 3, derivadas de dois cruzamentos: Cruzamento A ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A') e Cruzamento B ('BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A').

Cruzamento	Geração	Avaliação (IF em %)	Proporção Observada		Hipótese		* χ^2	**P(%)	Total
			R ²	S ³	NG ⁴	SG ⁵			
A	F ₂	IF ¹ <30 (MR)	46	193	2	3:13 ^c	0,027	86,86	239
		IF<10 (R)	13	226	2	1:15 ^d	0,28	59,38	
					3	3:61 ^e	0,38	53,70	
	F ₁	IF<10 (R)	0	30	-	0:1	0,00	100	30
	RC _s ^a	IF<10 (R)	0	55	-	0:1	0,00	100	55
B	F ₂	IF<30 (MR)	46	206	2	3:13 ^c	0,026	87,15	252
		IF<10 (R)	17	235	2	1:15 ^d	0,067	79,61	
					3	3:61 ^e	2,188	13,91	
	F ₁	IF<10 (R)	0	53	-	0:1	0,00	100	53
	RC _s ^a	IF<10 (R)	0	50	-	0:1	0,00	100	50
	RC _r ^b	IF<10 (R)	7	53	2	1:3 ^f	5,69	1,71	60
				3	1:7 ^g	0,144	70,41		

¹IF: Índice de Fêmeas; ²R: número de indivíduos resistentes; ³S: número de indivíduos suscetíveis; ⁴NG: número de genes; ⁵SG: Segregação; *Teste de Qui-quadrado; **P(%): Probabilidade.

^aRetrocruzamento suscetível; ^bRetrocruzamento resistente; ^chipótese de segregação de dois genes (um dominante e um recessivo complementares); ^dhipótese de segregação de dois genes (dois genes recessivos complementares); ^ehipótese de segregação de três genes (um gene dominante e dois genes recessivos complementares); ^fhipótese de segregação de dois genes em RC_r; ^ghipótese de segregação de três genes em RC_r.

A herança foi confirmada pela inoculação das plantas do RC_r, em que não houve diferença significativa, no teste de χ^2 a 5% de probabilidade, entre as frequências observadas e as frequências esperadas na proporção de segregação 1R:7S. Esta proporção é o padrão esperado para herança condicionada por três genes [χ^2 de 1,28 (P(%) de 25,79) e 0,144 (P(%) de 70,41)] para o cruzamento A e B, respectivamente. A hipótese de segregação 1R:3S para dois genes foi rejeitada [$\chi^2=4,04$ (P(%) = 4,44) e $\chi^2= 5,69$ (P(%) = 1,71)] para o cruzamento A e B,

respectivamente), o que confirma que a segregação 3R: 61S seja a mais adequada (Tabela 7).

Para a resistência parcial (plantas moderadamente resistentes), a hipótese aceita é a de 3R:13S (um gene dominante e um gene recessivo), o que indica que a falta de um dos genes recessivos proporcionou resistência moderada à raça 3 em ambos os cruzamentos ($P(\%) = 86,86$ para o cruzamento A e $P(\%) = 87,15$ para o cruzamento B).

A reação ao nematoide de cisto da soja raça 3 é controlada por três locos. O genótipo resistente é portador de um alelo dominante em um loco e homozigose recessiva nos demais.

Utilizando como fonte de resistência à raça 3 de NCS a cultivar 'Peking', Rao-Arelli, Anand e Wrather (1992) propuseram também a existência de 3 genes condicionando a resistência, sendo um dominante e 2 genes recessivos, designados rhg1, rhg2 e Rhg4. Matson e Williams (1965) encontraram um único gene (dominante) condicionando a resistência (Rhg4).

Utilizando-se a cultivar M-SOY 8001 com fonte de resistência derivada de 'Peking' (Coker 6738), Silva et al. (2007) identificaram um gene recessivo condicionando a resistência moderada ao nematoide em estudo, e, dois genes recessivos condicionando a resistência completa.

Mauro, Oliveira e Mauro (1999) classificaram a herança do NCS raça 3 como qualitativa, utilizando como fonte de resistência a cultivar MR 90-4722 e também identificaram que os genótipos resistentes se devem a um gene dominante homozigoto e dois recessivos.

A cultivar 'BRSMG 810C' deve ser utilizada nos blocos de cruzamentos para obtenção de genótipos com resistência ao nematoide de cisto raça 3, e no caso do programa de melhoramento de soja para a alimentação humana, é necessário agregar a resistência com características especiais para atender os padrões de cultivares para este objetivo.

A metodologia utilizada para classificação dos genótipos se mostrou eficiente quanto à discriminação e quanto à viabilidade de execução. A forma de avaliação permitiu melhor uniformidade comparativamente às avaliações realizadas em campo

experimental, que são comumente adotadas, podendo ser adaptada em programas de melhoramento com esta finalidade.

Nestes cruzamentos a herança da resistência ao nematoide de cisto raça 3 foi classificada de natureza qualitativa, o que facilita a inserção da resistência em programas de melhoramento genético para obtenção de cultivares com características especiais para alimentação humana.

4 CONCLUSÕES

1. A resistência moderada ao nematoide de cisto da soja raça 3 é condicionada por dois genes (um dominante e um recessivo)

2. O acúmulo de um terceiro gene recessivo confere resistência completa em relação ao fitonematoide em estudo. Assim, três locos condicionam a resistência completa ao nematoide de cisto da soja raça 3. O genótipo resistente é portador de um alelo dominante em um loco e homozigose recessiva nos demais.

5 REFERÊNCIAS

ARELLI, P.R.; WANG, D. Inheritance of cyst nematode resistance in a new genetic source, *Glycine max* PI 494182. **Journal of Crop Science and Biotechnology**, Seoul, v. 11, n. 3, p. 177-181, 2008.

BORÉM, A.; ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A. S. **Hibridação em soja**. In: BORÉM, A. Hibridação artificial de plantas. Viçosa: UFV. 1999. p. 443 – 462.

BUENO, L.C.S.; MENDES, A.N.G.; CARVALHO, S.P. **Melhoramento genético de plantas: princípios e procedimentos**. 2. ed. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2006. 319 p.

CERVIGNI, G.D.L.; SCHUSTER, I.; SEDIYAMA, C.S.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance pattern and selection criteria for resistance to soybean cyst nematode races 3 and 9. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.42, n.10, p.1413- 141, 2007.

CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento de safra brasileira (grão)** – safra 2013/2014, décimo segundo levantamento, 2014. Brasília: Conab, 2014. 127p.

CRUZ, C.D. GENES: A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.

DHINGRA, O.D.; MENDONÇA, H.L.; MACEDO, D.M. Doenças e seu controle. In: SEDIYAMA, T. (Ed.). **Tecnologias de produção e usos da soja**. Londrina: Mecenias, 2009. p. 133-155.

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; KIIHL, R.A.S.; HIROMOTO, D.M.; ABDELNOOR, R.V. Quebra de resistência da cv. Hartwig por população de campo do nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 6, p.971-974, 1998.

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; GARCIA, A.; CARNEIRO, G.E.S. **Nematoide de importância para a soja no Brasil**. Rondonópolis, FUNDAÇÃO MT- Fundação de Apoio à Pesquisa Agropecuária de Mato Grosso, p.173-183, 2007. (Boletim de Pesquisa de Soja 2007)

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; CARNEIRO, G.E.S.; GARCIA, A.; ARIAS, C.A.A. Nematoide de cisto da soja: biologia e manejo pelo uso da resistência genética. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v. 33, n. p.1 – 16, 2009.

EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. **Tecnologia de produção de soja – Região Central do Brasil – 2011**. Londrina: Editora Embrapa Soja. 2010. 255p.

FAGHIHI, J.; VIERLING, R.A.; HALBRENDT, J.M.; FERRIS, V.R.; FERRIS, J.M. Resistance genes in a 'Williams 82' x 'Hartwig' soybean cross to an inbred line of *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v.27, p.418-421, 1995.

GOLDEN, A.M.; EPPS, J.M.; RIGGS, R.D.; DUCLOS, L.A.; FOX, J.A.; BERNARD, R.L. Terminology and identity of infra specific forms of the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). **Plant Disease Report**, Beltsville, v.54, n.7, p.544-546, 1970.

KOPPEN, W. **Climatologia**: conunestudio de los climas de latierra. México: Fondo de Cultura Econômica, 1948. 479p.

LIMA, R.D.; FERRAZ, S.; SANTOS, J.M. Ocorrência de *Heterodera* sp em soja no Triângulo Mineiro. **Nematologia Brasileira**, Piracicaba, v. 16, n.1, p. 101-102, 1992.

MATSON, A.L.; WILLIAMS, L.F. Evidence of a fourth gene for resistance to the soybeans cyst nematode. **Crop Science**, Madison, v. 5, n. 5, p. 477, 1965.

MATSUO, E.; SEDIYAMA, T.; OLIVEIRA, R.D.L.; CRUZ, C.D.; OLIVEIRA, R.C.T. Characterization of typo and genetic diversity among soybean cyst nematode differentiators. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.69, n. 2, p.147 – 151, 2012.

MATSUO, E.; SEDIYAMA, T.; DIAS, W. P.; GLASENAPP, J. S. Resistência aos nematoides. In: SEDIYAMA, T. (Ed). **Melhoramento genético da soja**. Londrina: Mecenas, 2015. p. 211 – 238.

MAURO, A.O.; OLIVEIRA, A.L.; MAURO, S.M. Genetics of resistance to soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe (race 3), in a Brazilian soybean crossing. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 2, n. 22, p. 257-260, 1999.

NIBLACK, T.L.; ARELLI, P.R.; NOEL, G.R.; OPPERMAN, C.H.; ORF, J.H.; SCHMITT, D.P.; SHANNON, J.G.; TYLKA, G.L. A revised classification scheme for genetically diverse crossings of *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 34, p. 279-288, 2002.

NIBLACK, T.L.; LAMBERT, K.N.; TYLKA, G.L. A model plant pathogen from the Kingdom Animal: *Heterodera glycines*, the Soybean Cyst Nematode. **Annual Review Phytopathology**, Palo Alto, v. 44, p. 283-303, 2006.

PESTANA, K.N. **Caracterização fenotípica e molecular da resistência do cafeeiro híbrido de timor a *Hemileia vastatrix***. 2010. 60p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2010.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B.; SOUZA, E. A.; GONÇALVES, F. M. A.; SOUZA, J. C. **Genética na agropecuária**. 5. ed. Lavras: UFLA, 2012. 565p.

RAO-ARELLI, A.P.; ANAND, S.C. Genetic relationships among soybean plant introductions for resistance to race 3 of the soybean cyst nematode. **Crop Science**, Madison, v. 28, p.650-652, 1988.

RAO-ARELLI, A.P.; ANAND, S.C.; WRATHER, A. Soybean resistance to soybean cyst nematode race 3 is conditioned by an additional dominant gene. **Crop Science**, Madison, v. 28, p.650-652, 1992.

RAO-ARELLI, A.P. Inheritance of resistance to *Heterodera glycines* race 3 in soybean accessions. **Plant disease**, St. Paul, v. 78. n. 9, p. 898 – 900, 1994.

RIGGS, R. D.; SCHMITT, D.P. Nematodes. In: WILCOX, J.R. (ed). Soybeans: Improvement, Production and uses. **American Society of Agronomy**. Madison: WI, 1987, p. 757-778.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 20, n. 3, p. 392-395, 1988.

SILVA, M.F.; SCHUSTER, I.; CERVIGNI, G.D.L.; SILVA, J.F.V.; DIAS, W.P.; FERREIRA, A.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance of resistance to soybean cyst nematode races 3 and 14 in soybean RIL and F₂ crossing. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n.12, p. 1735-1740, 2007.

TIHOHOD, D. **Nematologia agrícola aplicada**. 2 ed, Jaboticabal: Funep, 2000. 473 p.

CAPÍTULO 4 - PARÂMETROS GENÉTICOS ASSOCIADOS À RESISTÊNCIA AO NEMATOIDE DE CISTO DA SOJA EM POPULAÇÕES DE SOJA VISANDO ALIMENTAÇÃO HUMANA

RESUMO – Na procura de melhor compreensão da resistência ao nematoide de cisto da soja (NCS) raça 3 (*Heterodera glycines*), objetivou-se verificar, com uma abordagem quantitativa, a adequação da variabilidade para resistência ao NCS raça 3 a um modelo aditivo-dominante, assim como estimativa de parâmetros genéticos em dois cruzamentos oriundos de topocruzamentos entre cultivar do tipo grão - portador de resistência ao NCS ('BRSMG 810C') x cultivar tipo alimento - suscetível ao nematoide em estudo ('BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A'). O experimento foi conduzido no delineamento de blocos casualizados, com 7 blocos e seis gerações de estudo (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_r e RC_s). As populações foram inoculadas com a raça 3 do NCS. Foram avaliadas plantas individuais aproximadamente 30 dias após a inoculação, utilizando como critério o Índice de Fêmeas (IF). Com o IF foram estimados componentes de média (por meio do método dos mínimos quadrados ponderados), variâncias e parâmetros genéticos associados. O modelo aditivo-dominante foi suficiente para explicar o caráter, sendo o efeito genético aditivo o mais importante na determinação do caráter IF relacionado à resistência à *H. glycines* raça 3. Observou-se que existe segregação transgressiva na geração F_2 para suscetibilidade à *Heterodera glycines*. Os resultados evidenciam que ambos os cruzamentos apresentam acentuada variabilidade genética em F_2 . A resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3 teve grande influência ambiental. De acordo com os resultados obtidos, existe evidência de ganho com seleção em processo seletivo. A herdabilidade no sentido restrito de baixa magnitude indica ponderação na pressão de seleção, fato que prioriza a realização de seleção em fase avançada dos programas de melhoramento, como no teste de progênies, para obter cultivares especiais para a alimentação humana e homocigotas para resistência a este fitonematoide.

Palavras-chave: componentes de variância, *Glycine max*, herança da resistência, herdabilidade, *Heterodera glycines*.

CHAPTER 4 – GENETIC PARAMETERS ASSOCIATED TO CYST NEMATODE RESISTANCE IN SOYBEAN CROSSINGS AIMING HUMAN FEED

ABSTRACT – Searching a better understanding of soybean cyst nematode (NCS) race 3 (*Heterodera glycines*) resistance, aimed to verify, with a quantitative approach, the adequacy of variability for resistance to soybean cyst nematode race 3 to an additive-dominant model, as well as estimates of genetic parameters from topcrosses between grain type - NCS resistance carrier ('BRSMG 810C') x feed type - susceptible to this nematode ('BRSMG 790A' and 'BRSMG 800A'). The experiment was carried out in a randomized block design, with seven blocks and six generations (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , BC_r and BC_s). Both crossings were inoculated with the NCS race 3. Individual plants were evaluated at 30 days after inoculation, using the Female Index criteria (IF). Having in hands the IF, we estimated the average components (through the weighted least squares method), variances, and associated genetic parameters. The additive-dominance model was enough to explain the character in such crossings, where the additive genetic effect the most important to determine the IF character related to *H. glycines* race 3 resistance. We observed that there is a transgressive segregation in the F_2 generation to *H. glycines* susceptibility. The results highlight that both crossings have high genetic variability in the F_2 . The soybean cyst nematode race 3 resistance had a great environmental influence. According to the obtained results, there is an evidence of gain with selection in the selective process. The heritability in the narrow sense of low magnitude indicates a probable weighting in the selection pressure. This fact prioritizes the selection conduction in a more advanced phase of breeding program, like in the progenies test, to obtain special cultivars to feed humans, and in the homozygote to resist to this phytonematode.

Keywords: components of variance, *Glycine max*, heritage of resistance, heritability, *Heterodera glycines*.

1 INTRODUÇÃO

O nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines* Ichinohe) é de grande importância para a cultura da soja, por causar perdas significativas de produção, além de ser de difícil controle e fácil disseminação. Entre os métodos de controle, destaca-se o uso de cultivares resistentes, por sua maior eficiência e menor custo.

Geralmente, para o estudo do controle genético da reação ao nematoide de cisto da soja (NCS) raça 3, são utilizadas metodologias para caracteres qualitativos (distribuição discreta), sobretudo quando se considera a resistência específica a raças ou resistência vertical (VAN DER PLANK, 1968). Vários trabalhos têm sido realizados a esse respeito, como apresentado por Matsuo et al. (2015).

No entanto, a variabilidade patogênica permite inferir que exista ligação gênica e alelismo múltiplo (RAO-ARELLI, 1994), assim como a existência de genes de menor efeito ou modificadores, com influência do ambiente, o que fornece ao caráter aspecto de caracteres quantitativos. Algumas evidências indicam que mais genes estejam envolvidos no controle genético do caráter (MOURA et al., 2008; YUE; ARELLI; SLEPER, 2001).

A partir desta suposição, modelos de genética quantitativa, como componentes genéticos de média, variância e covariância podem ser utilizados (RAMALHO; FERREIRA; OLIVEIRA, 2005; CRUZ; VIANA; CARNEIRO, 2004; MATHER; JINKS, 1984; ROWE; ALEXANDER, 1980).

Para componentes de média, normalmente obtidas por meio dos quadrados mínimos ponderados (CRUZ; VIANA; CARNEIRO, 2004, RAMALHO; SANTOS; ZIMMERMANN, 1993) estimam-se a média fenotípica entre genótipos homocigotos (m), o afastamento do valor fenotípico dos genitores em relação à média (a) e o afastamento do valor fenotípico do heterocigoto em relação à média (d). Estas estimativas permitem o fornecimento do grau de dominância (gd) para o loco, sendo estimado pela razão entre o valor fenotípico dos genitores em relação à média e o afastamento do valor fenotípico do heterocigoto em relação à média (BERNARDO, 2002), embora alternativas de cálculo possam ser empregadas (CRUZ, 2013).

Quando se consideram vários locos, tem-se o somatório dos respectivos desvios (d e a), o que pode culminar com pequena estimativa de g_d (MATHER; JINKS, 1984).

Já os componentes de variância eliminam esta desvantagem, já que os efeitos individuais dos locos são elevados ao quadrado, sendo uma estatística de segunda ordem, embora erros associados elevados possam ser encontrados devido à elevação ao quadrado dos desvios (RAMALHO et al., 2012).

As estimativas de variância genética aditiva e de dominância permitem a obtenção da herdabilidade (h^2), que é definida como a proporção da variância genética presente na variância total. É a confiabilidade do valor fenotípico como indicador de valor reprodutivo (RAMALHO et al., 2012, LANA; CARDOSO; CRUZ, 2003).

A h^2 é frequentemente utilizada nas expressões relacionadas com a predição de ganhos seletivos durante a condução do programa de melhoramento. As estimativas de h^2 auxiliam os melhoristas na tomada de decisões. A h^2 pode ser expressa no sentido amplo (h_a^2) ou restrito (h_r^2). No primeiro caso, o numerador da expressão envolve a parte da variância genética total, já no segundo caso, o numerador da expressão envolve a variância genética aditiva, sendo este último caso, a estimativa usada na seleção. Observa-se que tanto as estimativas de h_a^2 como h_r^2 variam amplamente (RAMALHO et al., 2012).

Visando melhor compreensão dos atributos genéticos envolvidos nesta fitonematologia e otimizar a seleção nas populações geradas, objetivou-se com este trabalho testar a adequação da variabilidade de populações de soja à resistência ao NCS raça 3 a um modelo aditivo-dominante, estimação de parâmetros genéticos e do progresso na seleção em dois cruzamentos provenientes da hibridação entre uma cultivar portadora de resistência ao NCS raça 3 e duas cultivares utilizadas em programas de melhoramento genético com características especiais para alimentação humana.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de condução experimental

As hibridações dos parentais para obtenção da geração F₁ foram conduzidas em casa de vegetação climatizada pertencente à Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (Epamig Oeste) – Uberaba – MG, situada a 850 metros de altitude, latitude 19° 44' Sul e longitude 47° 57' Oeste. Segundo Koppen (1948), o clima da região é do tipo Aw, tropical quente úmido, com inverno frio e seco.

Para fenotipagem das populações, estas foram conduzidas em casa de vegetação da Epamig Oeste, Uberaba, MG e as análises nematológicas foram realizadas no Laboratório de Nematologia na mesma instituição de pesquisa.

2.2 Genótipos utilizados

Foram utilizados os genitores 'BRSMG 810C', 'BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A' desenvolvidos pela parceria Embrapa/Epamig/Fundação Triângulo, para a obtenção de dois cruzamentos.

A cultivar 'BRSMG 810C', tipo grão, apresenta resistência às raças 1 e 3 do NCS derivado do genótipo 'Peking' (Sharkey). Estudos sobre diversidade genética indicaram a cultivar 'Peking', juntamente com as PIs PI 89772 e PI 437654 e a cultivar 'Hartwig' como as que apresentam maior potencial de uso em programas de melhoramento (MATSUO et al., 2012). Morfologicamente apresenta grãos com: tegumento amarelo, hilo preto e presença de derramamento de hilo (ARANTES et al., 2010).

As cultivares específicas para alimentação humana utilizadas são suscetíveis à raça 3 do NCS e possuem diferentes cores de tegumento: A 'BRSMG 790A' é de tegumento e hilo amarelo, e a 'BRSMG 800A' é de tegumento e hilo marrom. Ambas apresentam ausência de derramamento de hilo (JUHÁSZ et al., 2014).

2.3 Obtenção das gerações

Para obtenção do cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' e cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A' foram realizadas hibridações artificiais, no período compreendido entre novembro de 2012 a fevereiro de 2013, seguindo os procedimentos descritos por Borém, Almeida e Kiihl (1999).

Para multiplicar as sementes F_1 obtidas por hibridação, estas foram semeadas em vasos com capacidade de 20 L, preenchidos com substrato formado por uma mistura de latossolo e esterco de curral peneirado, em setembro de 2013. Foram cultivadas três plantas F_1 por vaso, para obtenção das sementes F_2 . Neste mesmo período foram conduzidos os genitores, para a hibridação entre estes e seus híbridos, para a obtenção dos retrocruzamentos resistentes (RC_r) (F_1 x 'BRSMG 810C') e suscetíveis (RC_s) (F_1 x 'BRSMG 790A' e F_1 x 'BRSMG 800A').

Após a obtenção das sementes e germinação destas, o cruzamento A foi composto por 450 plantas e o cruzamento B por 479 plantas, das seguintes gerações:

- a) Cruzamento A: 31 plantas do P_1 ('BRSMG 810C'), 29 plantas de P_2 ('BRSMG 790A'), 30 plantas F_1 , 239 plantas F_2 , 55 plantas RC_s e 66 plantas RC_r ;
- b) Cruzamento B: 31 plantas do P_1 ('BRSMG 810C'), 33 plantas do P_2 ('BRSMG 800A'), 53 plantas F_1 , 252 plantas F_2 , 50 plantas RC_s e 60 plantas RC_r .

2.4 Obtenção do Inóculo

A população de NCS foi obtida no município de Londrina, Paraná, pela empresa GDM Seeds ®. Para identificação da raça 3, foram utilizadas cultivares diferenciadoras padronizadas por Riggs e Schmitt (1998) acrescida da cultivar Hartwig (DIAS et al., 1998).

Vasos de cerâmica foram preenchidos com solo contendo cistos previamente identificados como *Heterodera glycines* raça 3 (RIGGS; SCHMITT, 1988). Para

multiplicação do inóculo, a cultivar de soja suscetível MG/BR 46 ('Conquista') foi semeada em vasos na casa de vegetação.

Após 30 dias, o sistema radicular das plantas infestadas com as fêmeas do nematoide de cisto da soja foram lavadas sequencialmente em peneiras de malha de 200 mesh e 500 mesh (0,074 mm e 0,025 mm, respectivamente). Os cistos retidos na peneira de 200 mesh foram rompidas na própria peneira por fricção, utilizando-se a extremidade oval de uma borracha em bastão. Os ovos e juvenis provenientes de fêmeas foram liberados dos cistos e retidos na peneira de 500 mesh.

Em seguida, foram recolhidos em suspensão aquosa, em um béquer de 100 mL, e retirada uma alíquota de 1mL para determinação da concentração de ovos e juvenis, com auxílio de uma câmara de Peters. Após a contagem, a concentração da suspensão foi ajustada para aproximadamente 4000 ovos e juvenis, a ser utilizado para inocular o experimento para obtenção de parâmetros genéticos associados à resistência ao NCS raça 3.

2.5 Avaliação das populações

O delineamento experimental foi o de blocos ao acaso com testemunhas intercalares. Foram instalados sete blocos experimentais (Tabela 1), que eram compostos por igual número de plantas de cada geração (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_r e RC_s). A unidade experimental foi composta por uma planta, conduzida individualmente em vasos, e aleatorizada dentro do bloco experimental. Como testemunha suscetível intercalar, utilizou-se a cultivar de soja MG/BR 46 ('Conquista'). Foram avaliadas sete testemunhas intercalares por bloco.

Ramalho, Santos e Zimmermann (1993) comentam que, a respeito da disposição das populações no campo para o estudo de controle genético, é aconselhável conduzir o trabalho com repetições e também proceder à estratificação das parcelas, de modo a permitir a obtenção de melhores estimativas, principalmente da variância ambiental. Desta forma deve-se distribuir os genitores e as gerações por toda a repetição, como realizado neste experimento.

Tabela 1. Data de semeadura, data de inoculação, data de avaliação e dias após inoculação para cada bloco experimental de experimento de nematoide de cisto da soja raça 3 em populações provenientes de topocruzamentos tipo grão x tipo alimento.

Bloco Experimental	Data semeadura	Data inoculação	Data avaliação	Dias após inoculação (DAI)
1	14/02/2014	24/02/2014	26/03/2014	31
2	21/08/2014	04/09/2014	07/10/2014	33
3	21/08/2014	04/09/2014	07/10/2014	33
4	03/09/2014	21/09/2014	17/10/2014	26
5	31/10/2014	10/11/2014	10/12/2014	30
6	03/11/2014	13/11/2014	12/12/2014	29
7	05/11/2014	15/11/2014	15/12/2014	30

As seis gerações (P_1 : genitor resistente, P_2 : genitor suscetível, F_1 , F_2 , RC_r e RC_s) dos cruzamentos foram semeadas em vasos de cerâmica com 0,300 L de capacidade (11 cm de altura, 6 cm base menor e 9 cm base maior) preenchidos com uma mistura de solo e areia autoclavada, na proporção de 1:1. Os vasos foram parcialmente enterrados em caixas de poliestireno (250 cm x 100 cm), com bordas elevadas de 7 cm, com areia lavada e mantida úmida, para propiciar menor oscilação de temperatura no interior dos vasos. As caixas de poliestireno foram mantidas sobre bancadas elevadas.

Após aproximadamente sete dias da emergência, foi realizada a inoculação da suspensão de NCS raça 3, por meio de um orifício aberto, ao lado do colo de cada planta, com o auxílio de uma pistola automática, seguida de irrigação leve, com o objetivo de evitar o ressecamento dos ovos e juvenis do nematoide.

Os vasos foram mantidos em casa de vegetação, com o objetivo de minimizar variações ambientais, tais como temperatura e umidade, por um período de aproximadamente 30 dias após a inoculação, quando foi realizada a avaliação de resistência ao NCS raça 3 (Tabela 1). Evitou-se a instalação dos blocos em épocas com possibilidade de coincidência com temperaturas baixas, o que poderia comprometer a multiplicação do nematoide.

As fêmeas de cada raiz foram extraídas, sob jato forte de água, sobre um conjunto de peneiras de 20 e 60 mesh (TIHOHOD, 2000). O material retido na

peneira de 20 mesh foi descartado e o retido na peneira de 60 mesh foi transferido para uma placa de petri quadriculada e levado ao estereoscópio (lupa) para contagem do número de fêmeas com auxílio de contador manual.

Foi estimado o Índice de Fêmeas (IF), que é calculado pela razão do número de fêmeas de cada indivíduo dividido pela média do número de fêmeas do padrão suscetível ('Conquista') em cada bloco, multiplicado por 100.

A análise das médias das gerações foi realizada pelo modelo aditivo-dominante, em que as variações nas médias foram atribuídas apenas aos efeitos da média dos homozigotos (m), do efeito aditivo (a) e do desvio de dominância (d).

O modelo considerando a média dos homozigotos e o desvio dos genótipos homozigotos e heterozigotos em relação à média, desconsiderando a existência de epistasia (modelo aditivo-dominante) foi testado pelo teste de escala conjunta por meio dos quadrados mínimos ponderados (MATHER; JINKS, 1984). O método consiste em estimar os parâmetros do modelo (m, [a], [d]) a partir de todos os tipos de famílias disponíveis. Com estas estimativas foram obtidos valores esperados para as médias. Posteriormente, os valores esperados e observados foram comparados pelo teste de X^2 . Nesta análise, se o teste for não significativo, indica que o modelo proposto foi suficiente para explicar o que está contido no valor fenotípico médio de cada geração.

O método dos quadrados mínimos ponderados utiliza a seguinte expressão:

$\beta = (C'NS^{-1}C)^{-1} (C'NS^{-1}Y)$, em que o vetor β é o vetor dos estimadores, ou seja:

$$\beta = \begin{bmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{bmatrix},$$

sendo \hat{m} o estimador da média, \hat{a} o estimador dos desvios do homozigoto em relação à média e \hat{d} o estimador do desvio do heterozigoto em relação à média.

C é a matriz do modelo que, na presente situação, corresponde a:

$$C = \begin{vmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0,5 \\ 1 & 0,5 & 0,5 \\ 1 & -0,5 & 0,5 \end{vmatrix}$$

N a matriz associada ao número de plantas avaliadas, dada por:

$$N = \begin{vmatrix} n_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & n_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_{F_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_{F_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & n_{RC_r} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_{RC_s} \end{vmatrix},$$

sendo a diagonal ocupada pelo número de plantas das gerações P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_r e RC_s .

S é a matriz de variâncias associadas às populações, ou seja:

$$S = \begin{vmatrix} \sigma^2_{P_1} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \sigma^2_{P_2} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \sigma^2_{F_1} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \sigma^2_{F_2} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma^2_{RC_r} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \sigma^2_{RC_s} \end{vmatrix}$$

Segundo Mather e Jinks (1984) as várias gerações não são obtidas com a mesma precisão, por isso, os dados devem ser ponderados.

Y o vetor dos valores médios observados:

$$Y = \begin{vmatrix} \bar{P}_1 \\ \bar{P}_2 \\ \bar{F}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \overline{RC_r} \\ \overline{RC_s} \end{vmatrix}$$

A partir da análise das variâncias das gerações foram obtidas as seguintes estimativas (CRUZ; VIANA; CARNEIRO, 2004):

$$\text{a) Variância ambiental } (\hat{\sigma}_e^2): \hat{\sigma}_e^2 = \frac{\sigma_{F_1}^2 + \sigma_{P_1}^2 + \sigma_{P_2}^2}{3}$$

$$\text{b) Variância fenotípica } (\hat{\sigma}_f^2): \hat{\sigma}_f^2 = \hat{\sigma}_{F_2}^2$$

$$\text{c) Variância genotípica } (\hat{\sigma}_g^2): \hat{\sigma}_g^2 = \hat{\sigma}_{F_2}^2 - \hat{\sigma}_e^2$$

$$\text{d) Variância aditiva } (\hat{\sigma}_a^2): \hat{\sigma}_a^2 = 2 \hat{\sigma}_{F_2}^2 - (\hat{\sigma}_{RC_r}^2 + \hat{\sigma}_{RC_s}^2)$$

$$\text{e) Variância devido aos desvios de dominância } (\hat{\sigma}_d^2): \hat{\sigma}_d^2 = \hat{\sigma}_g^2 - \hat{\sigma}_a^2$$

$$\text{f) Herdabilidade no sentido amplo } (h_a^2): \frac{\sigma_g^2}{\sigma_{F_2}^2} = \frac{\sigma_f^2 - \sigma_e^2}{\sigma_{F_2}^2}$$

g) Erro associado à estimativa da herdabilidade no sentido amplo:

$$s(h_a^2) = \left\{ \left(\frac{2}{9} \left[\left(\frac{1}{(\sigma_{F_2}^2)^2} \right) \left(\frac{(\sigma_{P_1}^2)^2}{n_1 + 2} + \frac{(\sigma_{P_2}^2)^2}{n_2 + 2} + \frac{(\sigma_{F_1}^2)^2}{n_3 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) (3 - h_a^2) \right] \right) \right\}^{1/2}$$

$$\text{h) Herdabilidade no sentido restrito } (h_r^2): \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2}$$

i) Erro associado à estimativa da herdabilidade no sentido restrito:

$$s(h_r^2) = \left\{ 2 \left[\left(\frac{1}{(\sigma_{F_2}^2)^2} \right) \left(\frac{(\sigma_{RC_r}^2)^2}{n_5 + 2} + \frac{(\sigma_{RC_s}^2)^2}{n_6 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) (2 - h_r^2)^2 \right] \right\}^{1/2},$$

sendo: $\hat{\sigma}_{P_1}^2$ a variância do genitor resistente, $\hat{\sigma}_{P_2}^2$ a variância do genitor suscetível, $\hat{\sigma}_{F_1}^2$ a variância de F_1 , $\hat{\sigma}_{F_2}^2$ a variância em F_2 , $\hat{\sigma}_{RC_r}^2$ a variância no retrocruzamento resistente e $\hat{\sigma}_{RC_s}^2$ a variância no retrocruzamento suscetível. $n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6$ são o número de indivíduos do genitor resistente, genitor suscetível, geração F_1, F_2, RC_r e RC_s , respectivamente.

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

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

Os procedimentos estatísticos envolveram a realização de contrastes que permitiram verificar a existência de divergência genética entre os parentais e inferir se a herança dos caracteres é do tipo aditivo ou dominante. A herança genética do tipo dominante engloba a dominância parcial, dominância completa e sobredominância.

A partir da variância genética e a média do caráter foram estimados os coeficientes de variação genética (CVg), em porcentagem, de acordo com a seguinte expressão:

$$\text{CVg} = \frac{\sqrt{\sigma_g^2}}{\bar{x}} \cdot 100$$

A significância das estimativas dos efeitos genéticos foi verificada pela aplicação do teste t, com $n-2$ graus de liberdade (BEIGULMAN, 2006), por meio da seguinte expressão:

$$t = r \cdot \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}}$$

Em que:

r: é o coeficiente de correlação fenotípica;

n: é o número de pares de dados utilizados na estimativa de r.

A significância é testada com base numa hipótese de nulidade ($H_0: \rho=0$) contra uma hipótese alternativa ($H_a: \rho \neq 0$).

As estimativas genéticas foram realizadas por meio do programa Genes (CRUZ, 2013).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Houve variabilidade genética quanto ao comportamento das gerações em relação à resistência ao nematoide de cisto raça 3, sendo este um pré-requisito para estudo de controle genético, permitindo a estimação de parâmetros genéticos nas populações em estudo (Tabela 2).

Pela análise das médias de Índice de Fêmeas (IF) obtidas na avaliação dos cruzamentos e as suas respectivas gerações, observou-se que os genitores diferiram com relação à resistência e confirmaram suas reações conhecidas.

A variância da geração F_2 foi superior à variância observada nos genitores (Tabela 2), o que é explicado pela recombinação gênica, criando variabilidade genética, que contribuiu para o aumento da variabilidade fenotípica. Nesta geração a variabilidade fenotípica foi atribuída aos efeitos da variância ambiental, variância aditiva e variância de dominância.

As médias de F_1 foram intermediárias com tendência de dominância no sentido da suscetibilidade, no cruzamento A e B. As médias dos retrocruzamentos estavam dentro do esperado, considerando o genitor utilizado como recorrente (Tabela 2).

Em ambos os cruzamentos, em todas as gerações as médias de Índice de Fêmeas foram menores do que nos genitores suscetíveis ('BRSMG 800A' e 'BRSMG 790A'). Há tendência de dominância no sentido da suscetibilidade na determinação da resistência ao nematoide de cisto raça 3 (Tabela 2).

Observaram-se maiores variâncias nas gerações RC_s e F_2 . Essa maior variância, comparada com as demais gerações, pode ser atribuída à maior segregação dos genes, ou seja, variância genética atribuída à recombinação gênica que não ocorre em P_1 , P_2 e F_1 .

Tabela 2. Resumo da análise de variância dos valores por planta, do índice de fêmeas (IF) para o nematoide de cisto da soja, em diferentes gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s) com seus respectivos grau de liberdade (GL), quadrado médio (QM), média e esperanças do quadrado médio [E(QM)] em dois cruzamentos.

FV	Cruzamento A*			Cruzamento B**			E(QM)
	GL	QM	Médias	GL	QM	Médias	
Blocos	6	11341,57	-	6	128219,61	-	-
Gerações	5	65689,88**	-	5	336073,17**	-	-
Erro	30	2704,15	-	30	61198,40	-	-
	NP ^{3/}			NP ^{3/}			
P ₁ ^{1/}	31	3,18	3,41	31	5,15	3,40	σ_e^2
P ₂	29	1863,32	117,95	33	1320,86	109,08	σ_e^2
F ₁	30	1300,86	83,73	53	1779,18	90,08	σ_e^2
F ₂	239	3111,48	82,33	252	2527,71	77,96	$\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_e^2$
RC _r	66	2158,38	56,92	60	2103,62	61,76	$1/2\sigma_a^2 + \sigma_d^2 + 1/2\sigma_a^2\sigma_d^2 + \sigma_e^2$
RC _s	55	3296,60	112,53	50	2181,72	104,71	$1/2\sigma_a^2 + \sigma_d^2 - 1/2\sigma_a^2\sigma_d^2 + \sigma_e^2$
CVg(%) ^{2/}		27,049			22,663		
Média Geral		79,594			77,260		

^{1/} Estimativa Dentro de P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s, ^{2/} Coeficiente de variação genético, ^{3/} Número de Plantas avaliadas em cada geração, *'BRSMG 810C' x 'BRSMG790A', **'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

Nos dois cruzamentos, a geração F₂ e os retrocruzamentos expressaram maior variação do que os genitores e a geração F₁. A pequena variação na geração F₁ e nos genitores era esperada, uma vez que todos os indivíduos nessas gerações possuem o mesmo genótipo, sendo esta variação, portanto, de natureza ambiental. Essa variação de natureza ambiental pode ser devido às variações de alocação das parcelas experimentais como também devido à variabilidade fisiológica das sementes e plantas. Estas variações, dentro dos genitores e F₁, não influenciaram na interpretação quanto à resistência e à suscetibilidade, já que os genótipos resistentes não expressaram valor de IF maior que 60%, o que caracterizaria suscetibilidade e os genótipos suscetíveis não expressaram valores de IF menor que 10%, o que caracterizaria resistência.

A reação de resistência à *H. glycines* se dá por mecanismo de "hipersensibilidade", o que não descarta a possibilidade de reprodução do patógeno em genótipos resistentes, isto é, a penetração dos juvenis independe da resistência do genótipo, sendo que a penetração dos juvenis de segundo estágio (J2) ocorre de forma semelhante em cultivares de soja suscetível e resistente. Nas cultivares

resistentes, o sincíto (célula multinucleada de transferência da qual a fêmea se alimenta), iniciado nas raízes dentro de aproximadamente 42 horas após a inoculação se necrosam e entram em colapso, resultando na morte dos nematoides, antes que atinjam a fase adulta (SCHMITT; NOEL, 1984).

Araujo (2013) comenta que a reação de hipersensibilidade não ocorre imediatamente após a inoculação e não impede o estabelecimento inicial do nematoide. Cerca de cinco dias após a inoculação, o núcleo das células componentes do sincíto ficam com amplas massas de cromatina aglutinada, desintegrando-se. Após a desintegração do núcleo, o citoplasma degenera, cessando a fonte de nutriente ao nematoide, matando-os por inanição. Dessa forma, enquanto a reação de hipersensibilidade não se completa, o nematoide continua o seu desenvolvimento.

Esta realização de “hipersensibilidade” foi evidenciada no parental resistente, visto que a média dos genitores resistentes foi diferente de zero para o IF (Tabela 2), indicando que houve reprodução do NCS raça 3 nesta geração.

A herdabilidade no sentido amplo (h_a^2) foi estimada em 66,07% no cruzamento A ‘BRSMG 810C’ x ‘BRSMG 790A’ e 59,05% no cruzamento B ‘BRSMG 810C’ x ‘BRSMG 800A’. Por sua vez, a herdabilidade no sentido restrito (h_r^2) foi estimada em 24,68% e 30,47%, respectivamente, sendo esta a herdabilidade fixada pela seleção (Tabela 3).

São encontrados valores de herdabilidade do NCS raça 3 entre 48% a 81% (MANSUR; CARRIQUIRY; RAO-ARELLI, 1993), e valor próximo a 81% para herdabilidade no sentido restrito em trabalho realizado por Cervigni et al. (2007) trabalhando com Linhagens Endogâmicas Recombinantes (RIL’s). Moura et al. (2008) também estimaram valores de herdabilidade em RIL’s obtidas do cruzamento entre Hartwig (genitor resistente) e EMGOPA-316 (genitor suscetível) em relação ao nematoide de cisto da soja (raça 1) utilizando como caráter de avaliação Índice de Fêmeas, porém com valores bem menores (25,80%). Tais resultados demonstram que a raça interfere na estimativa de parâmetros como a herdabilidade.

Valores de herdabilidade de 96% foram descritos por Mauro, Oliveira e Mauro (1999) considerando a resistência qualitativa condicionada por 3 genes.

A diferença entre os valores de herdabilidade no sentido amplo e restrito reflete elevada influência ambiental sobre o caráter e influência dos efeitos não aditivos na herança genética ao nematoide de cisto raça 3 nas populações em estudo. Herdabilidade de pequena magnitude é um indicativo de que a herança de resistência ao nematoide de cisto é complexa e demanda maiores esforços em programas de melhoramento. Variações ambientais podem estar relacionadas à falta de precisão da amostragem e ao método e imprecisão de avaliação que inclui diversas fases (semeadura, inoculação e contagem de fêmeas).

Herdabilidades baixas permitem inferir também que seleções nas fases mais avançadas do programa de melhoramento devem ser preferidas, como o que ocorre no teste de progênie. A pressão de seleção deve ser aplicada com precaução nesse caráter, pois o ambiente exerce forte influência na expressão fenotípica.

Tabela 3. Estimativas dos parâmetros genéticos obtidos mediante análise de variância para resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3, avaliados a partir de plantas de soja das gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s em dois cruzamentos utilizando como critério de avaliação o Índice de Fêmeas.

Parâmetros	Cruzamento A*	Cruzamento B**
σ_e^2	1055,78	1035,06
σ_f^2	3111,48	2527,71
σ_g^2	2055,70	1492,65
σ_a^2	767,98	770,08
σ_d^2	1287,72	722,56
h_r^2	24,68% \pm 28,11%	30,47% \pm 27,13%
h_a^2	66,07% \pm 9,40%	59,05% \pm 9,39%
GMD ^{1/}	0,40	0,64
GS(%) ^{2/}	-48,84	-41,02

^{1/} Grau médio de dominância. ^{2/} Ganho de seleção com base na seleção de 10% dos indivíduos com fenótipo favorável. *'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'. **'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

A herdabilidade não é apenas uma propriedade do caráter, mas também da população e das condições ambientais a que foram submetidos os indivíduos da população. A herdabilidade pode ser aumentada estratificando-se mais o ambiente no qual as plantas irão se desenvolver, além de introdução de maior variação genética na população e aumento na precisão da amostragem experimental.

Vello e Vencovsky (1974) relataram a importância de estimação do erro das estimativas. Os erros associados à herdabilidade foram maiores ou muito próximos à própria estimativa, portanto, bem maior que a herdabilidade no sentido restrito. Altos valores de erros associados à herdabilidade podem estar relacionados ao número de plantas empregadas para os retrocruzamentos, como recomendado por Ramalho, Santos e Zimmermann (1993) com número entre 100 a 200. Porém, em soja, Godoi e Pinheiro (2009) utilizaram o número de plantas de retrocruzamentos próximo ao empregado neste trabalho com sucesso.

A variância genotípica observada na geração F_2 pode ser atribuída principalmente aos efeitos de aditividade dos genes, juntamente com os efeitos de dominância, que também foram pronunciados.

A variância aditiva para os dois cruzamentos apresentou valores próximos (767,98 e 770,08) o que se deve ao fato desta depender do afastamento dos homozigotos em relação à média dos genitores. O efeito de dominância e do ambiente (de grande magnitude) influenciaram as estimativas da herança da resistência.

Foi estimado o ganho seletivo com a seleção de 10% das plantas F_2 superiores para o caráter (menores valores de IF). Pode-se prever um ganho com a seleção, em -48,84% e -41,02% para o cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A' e 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A' respectivamente. Valores de ganho de seleção negativo indicam que a seleção é realizada no sentido de diminuir o caráter utilizado como critério seletivo, ou seja, os valores de IF, tendendo, portanto, para a obtenção de indivíduos resistentes.

O grau médio de dominância (baseado em médias) foi de 0,40 e 0,64 para o cruzamento A e B respectivamente, o que indica, em uma abordagem quantitativa, a existência de locos com dominância, dominância parcial e outros com apenas efeito aditivo, não podendo, neste caso, afirmar a exclusiva existência de dominância incompleta dos genes que conferem resistência ao NCS raça 3. Há predominância de dominância no sentido de aumentar a suscetibilidade à doença.

Considerando que, no controle genético da reação ao NCS estejam envolvidos genes de menor efeito ou modificadores, com influência do ambiente, tal fato fornece ao caráter aspecto de caracteres quantitativos.

Os resultados do teste de escala e de escala conjunta indicam que as médias dos genótipos ajustam-se ao modelo aditivo-dominante, e que não há evidência de interação epistática entre os genes que condicionam a resistência ao nematoide de cisto de soja raça 3 nos cruzamentos obtidos (Tabela 4).

A média dos Índices de Fêmea (IF) do Nematoide de Cisto da Soja raça 3 (NCS – 3), para as cultivares genitoras foram contrastantes, condição indispensável para se estimar os componentes genéticos de média (Tabela 4). O genitor 'BRSMG 810C' foi caracterizado como resistente em ambos os cruzamentos em estudo e os genitores 'BRSMG 790A' e 'BRSMG 800A' como suscetíveis.

Tabela 4. Número de plantas inoculadas com *Heterodera glycines*, médias observadas e médias esperadas para cada uma das gerações no modelo aditivo-dominante (m,[a], [d]) para resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3, determinada pelo Índice de Fêmeas, avaliados nas gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s de dois cruzamentos de soja.

Geração	Número de plantas	Média observada ^{1/}	Média esperada	Desvios
Cruzamento A^{5/}				
P ₁ ^{2/}	31	3,19	3,20	-0,01
P ₂ ^{3/}	29	117,96	123,03	-5,07
F ₁	30	83,74	96,51	-12,77
F ₂	239	82,33	79,81	2,52
RC _r	66	56,07	49,86	6,21
RC _s	55	112,53	109,77	2,76
r		0,9901		-6,36
R ²		0,9802		
$X^2 = 2,82^{ns}$				
Cruzamento B^{6/}				
P ₁ ^{2/}	31	3,40	3,42	-0,02
P ₂ ^{4/}	33	109,08	110,52	-1,44
F ₁	53	90,08	97,76	-7,68
F ₂	252	77,96	77,37	0,59
RC _r	60	61,76	50,59	11,17
RC _s	50	104,71	104,14	0,57
r		0,9895		3,19
R ²		0,9792		
$X^2 = 3,10^{ns}$				

$\chi^2_{(3GL)} = 7,82$ (P(%)=5,00%)

^{1/} Valores baixos indicam níveis altos resistência ao nematoide de cisto da soja (NCS), baseado em Índice de Fêmeas (IF). ^{2/} 'BRSMG 810C' (resistente ao NCS raça 3). ^{3/} 'BRSMG 790A' (susceptível ao NCS raça 3). ^{4/} 'BRSMG 800A' (susceptível ao NCS raça 3). ^{5/} Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'. ^{6/} Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

A média do IF do genitor 'BRSMG 810C' foi de 3,19 para o cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG790A' e de 3,40 para o cruzamento 'BRSMG 810C' x

'BRSMG 800A'. Para as gerações F_1 , F_2 e RC_s , foram observados valores médios de IF próximos ao do genitor suscetível, indicando tendência à suscetibilidade nessas gerações.

A média de IF da geração F_1 (83,74 para o cruzamento A; 90,08 para o cruzamento B) foi maior que a média obtida dos genitores (60,57 e 56,24 para os dois cruzamentos respectivamente). Há presença de heterose, ou seja, superioridade da geração F_1 em relação à média dos genitores, o que pode ocorrer devido à complementação gênica (FU; DOONER, 2002). A média de IF em F_2 também foi diferente da média dos genitores, sendo maior que a média do P_1 e menor que a média do P_2 . Com base nesses resultados, pode-se inferir que há um indicativo de dominância dos alelos para suscetibilidade da resistência ao NCS raça 3.

Houve segregação transgressiva na geração F_2 , para suscetibilidade, quanto à resistência, em ambos os cruzamentos. O valor máximo de IF na geração F_2 do cruzamento A foi de 328,51, enquanto para o genitor suscetível 'BRSMG 790A' foi estimado valor máximo de IF em 279,26. No cruzamento B valor máximo de IF na geração F_2 foi estimado em 361,02, sendo que o genitor suscetível 'BRSMG 800A', obteve IF máximo de 246,15. Tal fato está relacionado a duas hipóteses: que as cultivares suscetíveis não possuem todos os alelos associados à suscetibilidade ou as cultivares resistentes não possuem todos os alelos associados à resistência.

A avaliação do ajustamento do modelo aditivo-dominante foi realizada por meio do coeficiente de determinação (R^2) e pelo teste de qui-quadrado (χ^2) dos valores médios estimados e observados. O teste de escala conjunta para modelo aditivo-dominante demonstrou que este modelo é suficiente para explicar os desvios dos valores fenotípicos de cada geração com valores de χ^2 estimados em 2,82 e 3,10 para os dois cruzamentos, respectivamente (Tabela 4), além da correlação entre as médias estimadas pelo modelo e as médias obtidas nas gerações serem altas ($r=0,9901$ e $0,9895$). Houve influência, embora de pequena magnitude de outros efeitos além dos aditivos e de dominância.

Mansur, Carriquiry e Rao-Arelli (1993), adotando procedimentos de genética quantitativa para resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3, propuseram um modelo genético aditivo como suficiente para explicar a maioria da variação

genética. A análise dos dados obtidos a partir de todos os cruzamentos, no entanto, indicou também a presença de efeitos de dominância. A investigação teve como base cruzamentos envolvendo os genótipos 'A20' (tipo 'Peking'), 'Jack' (tipo PI 88788) e 'Cordell' (genes de 'Peking' e das PIs 90763 e 88788), como parentais resistentes, e os genótipos 'A2234' e 'DSR 284', como parentais suscetíveis.

Trabalho realizado por Dias et al. (2005) com NCS raça 4+ com fonte de resistência da PI 437654 revelou que a herança é explicada por um modelo aditivo-dominante com epistasia aditiva-aditiva. Um modelo mais complexo pode estar relacionado a esta ser uma raça nova oriunda de quebra de resistência do cultivar ao patógeno.

Orsini (2013) estudou modelos genéticos de médias e variâncias de NCS também com raça 4+, utilizando população com fonte de resistência derivada da PI 437654. Foi relatado predominância de efeitos gênicos aditivos e efeitos epistáticos do tipo aditivo-aditivo, no sentido de aumentar a resistência.

As médias observadas e as médias estimadas do genitor resistente foram as mais próximas, com desvios de -0,01 e -0,02 para os cruzamentos A e B, respectivamente, sendo a geração avaliada com maior precisão (Tabela 4).

A decomposição não ortogonal da soma dos quadrados de parâmetros, considerando o modelo completo (modelo aditivo-dominante-epistasia) confirma que o ajuste ao modelo aditivo-dominante foi adequado. Observa-se que o modelo aditivo-dominante explicou 99,16% da variação no cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG790A' e 97,79% da variação no cruzamento 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'. O efeito aditivo foi responsável por grande parte desta variação em ambos os cruzamentos (95,93% e 94,51% para os dois cruzamentos respectivamente) (Tabela 5).

No modelo completo, apesar de não significativos, os efeitos epistáticos contribuíram com percentagem mínima nas variações fenotípicas observadas em ambos os cruzamentos (0,84% e 2,21% respectivamente), sendo que a maior percentagem deste total se deve ao efeito epistático dominante-dominante (dd) (0,79% e 1,19% respectivamente para os cruzamentos A e B).

Tal resultado confirma pressupostos de que efeitos de dominância e suas interações epistáticas são menores nas espécies autógamas (BRIM; COCKERHAM,

1961; ARIAS, 1986) apesar de que a baixa contribuição dos efeitos das interações epistáticas não pode ser negligenciada, estando o modelo sujeito à ocorrência de viés (COCKERHAM, 1954).

Tabela 5. Coeficiente de determinação (R^2) pela decomposição não ortogonal da soma de quadrados de parâmetros para o modelo completo (m, a, d, aa, ad, dd^{3/}) avaliados em plantas de soja nas gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s em dois topocruzamentos entre soja tipo grão x soja tipo alimento.

FV	GL	Cruzamento A ^{1/}		Cruzamento B ^{2/}	
		SQ	R ² (%)	SQ	R ² (%)
m/a, d, aa, ad, dd	1	3,92	2,36	1,96	1,35
a/m, d, aa, ad, dd	1	159,72	95,93	137,03	94,51
d/m, a, aa, ad, dd	1	1,44	0,87	2,79	1,93
Subtotal	3	165,08	99,16	141,78	97,79
aa/m, a, d, ad, dd	1	0,09	0,05	0,73	0,5
ad/m, a, d, aa, dd	1	0	0	0,76	0,52
dd/m, a, d, aa, ad	1	1,32	0,79	1,73	1,19
Subtotal epistasia	3	1,41	0,84	3,22	2,21
Total	6	166,49	100	145	100

^{1/}Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG790A'. ^{2/} Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

^{3/} m: média, a: efeito aditivo, d: efeito dominante, aa: efeito aditivo-aditivo, ad: efeito aditivo-dominante, dd: efeito dominante-dominante.

Por meio da decomposição não ortogonal da soma dos quadrados de parâmetros ajustados para NCS – 3, a média foi o parâmetro de maior estimativa, explicando cerca de 50% da variabilidade existente em ambos os cruzamentos (Tabela 6).

Apesar das estimativas dos efeitos de dominância e de aditividade não serem muito discrepantes, pela decomposição não ortogonal, é possível verificar que os efeitos aditivos apresentam maior importância ([a] = 45,67% e 43,68%) na determinação do caráter quando comparada à importância do efeito de dominância ([d] = 3,65% e 6,86%) (Tabela 6). Assim, há possibilidade de obtenção de genótipos homozigotos superiores a partir da geração F₂ e de ganhos nos ciclos seletivos satisfatórios, uma vez que o componente de natureza aditiva é de elevada magnitude.

O efeito de aditividade é superior ao de dominância pela decomposição não ortogonal, sendo possível verificar que os efeitos aditivos apresentam maior importância na determinação do caráter nos dois cruzamentos.

Tabela 6. Decomposição não-ortogonal da soma dos quadrados de parâmetros ajustados para resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3, determinada pelo Índice de Fêmeas, avaliados nas gerações P₁, P₂, F₁, F₂, RC_r e RC_s em dois topocruzamentos de soja tipo grão x soja tipo alimento.

FV	GL	Cruzamento A ^{1/}			Cruzamento B ^{2/}		
		Estimativa	SQ	R ²	Estimativa	SQ	R ²
m/a,d ^{3/}	1	63,11	260,62	50,68	56,97	226,66	49,46
a/m,d	1	-59,91	234,83	45,67	-53,55	200,11	43,68
d/m,a	1	33,38	18,76	3,65	40,79	31,41	6,86
Total	3		514,21	100		458,18	100

^{1/} Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'. ^{2/} Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'. ^{3/} m: média, a: efeito aditivo, d: efeito dominante.

O predomínio de efeitos aditivos no modelo analisado indica facilidade de seleção de genótipos geneticamente superiores, os quais podem proporcionar ganhos mais vantajosos em razão da seleção de plantas resistentes, existindo a possibilidade de a característica ser fixada pela seleção (CRUZ; VIANA; CARNEIRO, 2004).

Verifica-se a presença de efeitos aditivos e de dominância no controle do caráter. Esse fato pode ser observado pela estimativa do grau de dominância, que foi de 0,40 e 0,66. A estimativa de [d] foi positiva, indicando que a dominância é no sentido de aumentar a suscetibilidade (Tabela 7).

Pelo teste t (Tabela 7) verificou-se que somente o efeito genético de aditividade foi significativo para o modelo completo (aditivo-dominante-epistático), onde evidencia a possibilidade de sucesso na seleção em população segregante, podendo prever a possibilidade de a característica ser fixada com a seleção nas gerações seguintes. As técnicas de melhoramento de plantas autógamas se beneficiam da alta variância aditiva, pois é possível obter ganhos genéticos satisfatórios (GRAVINA et al., 2004).

Para os efeitos gênicos e suas magnitudes com base no modelo aditivo-dominante-epistático em componentes de média, o parâmetro de maior variância foi

o de dominância [d], seguido do parâmetro epistático dominância-dominância [d-d] (Tabela 7).

Tabela 7. Estimativa dos parâmetros genéticos, variâncias e teste t para o modelo completo (aditivo-dominante-epistático), ajustado com base no índice de fêmeas (IF) das seis gerações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_r e RC_s) em dois topocruzamentos de soja tipo grão x soja tipo alimento.

Efeito genético	Cruzamento A ^{2/}			Cruzamento B ^{3/}		
	Estimativa	Variância	t	Estimativa	Variância	t
m ^{1/}	52,68	707,72	1,98	35,13	629,9	1,4
a	-57,38	20,61	-12,64**	-52,85	20,38	-11,71**
d	87,53	5308,06	1,20	116,35	4846,69	1,67
aa	7,89	687,11	0,30	21,11	609,52	0,86
ad	1,83	544,39	0,08	19,79	517,40	0,87
dd	-56,47	2413,12	-1,15	-61,4	2181,77	-1,31

^{1/}m – média, a – efeito aditivo, d- efeito dominante, aa – efeito aditivo-aditivo, ad- efeito aditivo-dominante, dd- efeito dominante-dominante.^{2/}Cruzamento A: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 790A'.^{3/}Cruzamento B: 'BRSMG 810C' x 'BRSMG 800A'.

Por definição, o componente de efeito aditivo (a) nunca seria negativo, enquanto o sinal do componente dos desvios de dominância (d) depende da direção predominante da dominância (MATHER; JINKS, 1984). No entanto, nos dois cruzamentos em estudo, as estimativas do efeito aditivo foram negativos, o que pode ser explicado pelo fato de que o genitor P_2 , assim como seu respectivo retrocruzamento (RC_s) se refere ao genótipo com maior expressão do caráter que, nesse caso seria o genótipo de maior suscetibilidade à doença. O genitor P_1 com resistência é aquele com menores Índice de Fêmeas, e, conseqüentemente, menor média, por isso o sinal negativo do efeito aditivo foi verificado.

Os efeitos aditivos foram significativos, o que significa que os ganhos preditos com a resistência do nematoide de cisto da soja raça 3 poderão ser alcançados.

As estimativas do efeito de dominância foram diferentes de zero e positivos, o que indica que o efeito de dominância é no sentido de aumentar a expressão do caráter, ou seja, aumentando a suscetibilidade ao NCS raça 3 nestes cruzamentos.

4 CONCLUSÕES

1. O modelo aditivo dominante foi suficiente para explicar o caráter resistência ao nematoide de cisto raça 3, nos cruzamentos em estudo.

2. Há predominância de efeitos gênicos aditivos, tanto nos modelos de médias como nos de variância. Os efeitos de dominância foram não significativos nos modelos genéticos tendo com base as variâncias.

3. Existe segregação transgressiva na geração F_2 para suscetibilidade à *Heterodera glycines* raça 3 nos cruzamentos em estudo.

4. A resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3 apresenta elevada influência ambiental.

5. A herdabilidade da resistência ao nematoide de cisto da soja raça 3 foi baixa. Portanto, para utilizar essa fonte de resistência deve-se realizar preferencialmente, teste de progênes no processo de seleção, utilizando famílias com repetições, visando obtenção de cultivares especiais para a alimentação humana e homocigota para a resistência à doença e maiores ganhos com a seleção.

5 REFERÊNCIAS

ARANTES, N.E.; ZITO, R.K.; ZANETTI, A.L.; FRONZA, V.; SÁ, M.E.L. **Cultivares de soja: Minas Gerais e Região Central do Brasil – Safra 2010/2011**. Londrina: EMBRAPA SOJA, 2010. 47p.

ARAUJO, F.G. **Aspectos da biologia e manejo de *Heterodera glycines* Ichinohe (1952)**. 2013. 87 p. Tese (Doutorado em Agronomia: Produção Vegetal) – Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiânia, Goiânia, Goiás, UFG, 2013.

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

BEIGULMAN, B. **Curso prático de bioestatística**. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006. 272p.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Minnessota, 2002. 368 p.

BORÉM, A.; ALMEIDA, L. A.; KIIHL, R. A. S. **Hibridação em soja**. In: BORÉM, A. (Ed.). *Hibridação artificial de plantas*. Viçosa: UFV. 1999. p. 443 – 462.

BRIM, C.A.; COCKERHAM, C.C. Inheritance of quantitative characters in soybeans. **Crop Science**, Madison, v. 1, p.187-190, 1961.

CERVIGNI, G.D.L.; SCHUSTER, I.; SEDIYAMA, C.S.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance pattern and selection criteria for resistance to soybean cyst nematode races 3 and 9. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 10, p. 1413- 141, 2007.

COCKERHAM, C.C. An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of covariance among relatives when epistasis is present. **Genetics**, Bethesdam, v.39, p.859-882, 1954.

CRUZ, C.D.; VIANA, J.M.S.; CARNEIRO, P.C.S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa: Editora UFV, 2004. 480p.

CRUZ, C.D. GENES: A software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.

DIAS, W.P.; SILVA, J.F.V.; KIIHL, R.A.S.; HIROMOTO, D.M.; ABDELNOOR, R.V. Quebra da resistência da cv. Hartwig por população de campo do nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, n. 33, p. 971-973, 1998.

DIAS, W.P.; CAMPOS, V.P.; KIIHL, R.A.S.; ARIAS, C.A.A.; TOLEDO, J.F.F. Genetic control in soybean of resistance to soybean cyst nematode race 4+. **Euphytica**, Dordrecht, v.145, p. 321-329, 2005.

FU, H.; DOONER, H.K. Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 99, n. 14, p.9573-9578, 2002.

GODOI, C.R.C.; PINHEIRO, J.B. Genetic parameters and selection strategies for soybean genotypes resistant to the stink bug-complex. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 32, n. 2, p.328-336, 2009.

GRAVINA, G.A.; MARTINS FILHO, S.; SEDIYAMA, C.S.; CRUZ, C.D. Parâmetros genéticos da resistência da soja a *Cercospora sojina*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 39, n. 7, p.653-659, jul. 2004.

JUHÁSZ, A.C.P.; CIABOTTI, S.; PÁDUA, G.P.; FAVORETO, L.; JESUS, A.M.S.; FRONZA, V. Melhoramento de Soja para Alimentação Humana. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 35, p.39-45, 2014.

KOPPEN, W. **Climatologia: conunestudio de los climas de latierra**. México: Fondo de Cultura Econômica, 1948. 479p.

LANA, A. M. Q.; CARDOSO, A. A.; CRUZ, C. D. Herdabilidades e correlações entre caracteres de linhagens de feijão obtidas em monocultivo e em consórcio com o milho. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 6, p. 1031-1037, 2003.

MANSUR, L.M.; CARRIQUIRY, A.L.; RAO-ARELLI, A.P. Generation mean analysis of resistance to race 3 of soybean cyst nematode. **Crop Science**, Madison, v. 33, p. 1249-1253, 1993.

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

MATSUO, E.; SEDIYAMA, T.; OLIVEIRA, R.D.L.; CRUZ, C.D.; OLIVEIRA, R.C.T. Characterization of typo and genetic diversity among soybean cyst nematode differentiators. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 69, n. 2, p.147 – 151, 2012.

MATSUO, E.; SEDIYAMA, T.; DIAS, W. P.; GLASENAPP, J. S. Resistência aos nematoides. In: SEDIYAMA, T. (Ed). **Melhoramento genético da soja**. Londrina: Mecenias, 2015. p. 211 – 238.

MAURO, A.O.; OLIVEIRA, A.L.; MAURO, S.M. Genetics of resistance to soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Ichinohe (race 3), in a Brazilian soybean crossing. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 2, n. 22, p. 257-260, 1999.

MOURA, M.F.; VENCovsky, R.; SILVA, J.F.V.; MORAIS, L.K.; MOURA, N.F.; PINHEIRO, J.B. Parâmetros genéticos da resistência da soja ao nematoide de cisto raça 1. **Bragantia**, Campinas, v.67, n.1, p.119-125, 2008.

ORSINI, I.P. **Herança da resistência da soja à raça 4+ do nematoide de cisto**. 2013. 58 f. Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, Paraná, 2013.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B. dos; ZIMMERMANN, M.H. de O. **Genética quantitativa em plantas autógamas** – aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: Editora da UFG, 1993. 271p.

RAMALHO, M.A.P.; FERREIRA, D.F.; OLIVEIRA, A.C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: UFLA, 2005. 303p.

RAMALHO, M. P.; SANTOS, J. B. D.; PINTO, C. A. B. P.; SOUZA, E. A.; GONÇALVES, F. M. A.; SOUZA, J. C. D. **Genética na agropecuária**. 5. ed. revisada. Lavras, MG: Editora UFLA, 2012. 566 p.

RAO-ARELLI, A. P. Inheritance of resistance to *Heterodera glycines* race 3 in soybean accessions. **Plant disease**, St. Paul, v. 78. n. 9, p. 898 – 900, 1994.

RIGGS, R.D.; SCHMITT, D.P. Complete characterization of the race scheme for *Heterodera glycines*. **Journal of Nematology**, Hanover, v. 20, n. 3, p. 392-395, 1988.

ROWE, K.E.; ALEXANDER, W.L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling test. **Crop Science**, v.20, n.1, p.109-110, 1980.

SCHMITT, D.P.; NOEL, G.R. Nematodes parasites of soybean. In: NICKLE, W.R. (Ed.). **Plant and insect nematodes**. New York: Marcel Dekker, 1984, p.13-59.

TIHOHOD, D. **Nematologia agrícola aplicada**. 2 ed, Jaboticabal: Funep, 2000. 473 p.

VAN DER PLANK, J.E. **Plant Diseases: Epidemics and Control**. New York: Academic Press, 1968. 206p.

VELLO, N.A.; VENCOVSKY, R. Variâncias associadas às estimativas da variância genética e coeficiente de herdabilidade. In: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. **Relatório Científico de 1974**. Piracicaba: ESALQ, 1974. p. 238-248.

YUE, P.; ARELLI, P. R., SLEPER, D. A. Molecular characterization of *Heterodera glycines* in soybean PI 438489B. **Theoretical and Applied Genetics**, v.102, p. 921-928, 2001.

APÊNDICES

Tabela 1A. Teste de Qui-quadrado (χ^2) para hipóteses de segregação esperadas considerando um, dois e três genes envolvidos na resistência completa da soja à raça 3 do nematoide de cisto da soja em gerações P₁ (genitor resistente – ‘BRSMG 810C’), P₂ (genitor suscetível – ‘BRSMG 790A’), F₁, F₂, retrocruzamento resistente (RC_r) e retrocruzamento suscetível (RC_s) pertencentes ao Cruzamento A (‘BRSMG 810C’ x BRSMG 790A’).

Geração	Proporção testada	Proporção esperada		Proporção observada		* χ^2	**Probabilidade (%)
		R ¹	S ²	R	S		
P ₁	1:0	31	0	31	0	0,00	100
P ₂	0:1	0	29	0	29	0,00	100
F ₁	1:0	30	0	0	30	-	0
	0:1	0	30	0	30	0,00	100
F ₂	3:1	179	60	13	226	613,21	0
	1:3	60	179	13	226	49,16	0
	15:1	224	15	13	226	3166,82	0
	13:3	194	45	13	226	896,89	0
	7:9	105	134	13	226	143,77	0
	9:7	134	105	13	226	248,7	0
	3:13	45	194	13	226	28,03	0
	1:15	15	224	13	226	0,285ns ³	59,38
	63:1	235	4	13	226	12530,72	0
	61:3	228	11	13	226	4405,01	0
	55:9	205	34	13	226	1264,06	0
	37:27	138	101	13	226	267,93	0
	27:37	101	138	13	226	132,79	0
	9:55	34	205	13	226	15,12	0
	3:61	11	228	13	226	0,381ns	53,70
	1:63	4	235	13	226	20,595	0
	57:7	213	26	13	226	1726,25	0
	51:13	190	49	13	226	804,26	0
	49:15	183	56	13	226	673,99	0
43:21	161	78	13	226	416,87	0	
25:39	93	146	13	226	112,65	0	
19:45	71	168	13	226	67,4	0	
RC _s	0:1	0	55	0	55	0,00	100
RC _r	1:3	16	50	9	57	4,04	4,44
	1:7	8	58	9	57	1,28	25,79

¹R - resistente; ²S - suscetível; ³ns – não significativo; * χ^2 - qui-quadrado.

Tabela 2A. Teste de Qui-quadrado (X^2) para hipóteses de segregação esperadas considerando um, dois e três genes envolvidos na resistência completa da soja à raça 3 do nematoide de cisto da soja em gerações P₁ (genitor resistente- 'BRSMG 810C'), P₂ (genitor suscetível – 'BRSMG 800A'), F₁, F₂, retrocruzamento resistente (RC_r) e retrocruzamento suscetível (RC_s) pertencentes ao Cruzamento B ('BRSMG 810C' x BRSMG 800A').

Geração	Proporção testada	Proporção esperada		Proporção observada		* x^2	Probabilidade (%)
		R ¹	S ²	R	S		
P ₁	1:0	31	0	31	0	0,00	100
P ₂	0:1	0	33	0	33	0,00	100
F ₁	0:1	0	53	0	30	0,00	100
	1:0	53	0	0	30	-	0
F ₂	3:1	63	189	17	235	44,78	0
	1:3	189	63	17	235	626,12	0
	15:1	236	16	17	235	3200,79	0
	13:3	205	47	17	235	924,41	0
	7:9	110	142	17	235	139,54	0
	9:7	142	110	17	235	252,08	0
	3:13	47	205	17	235	23,54	0
	1:15	16	236	17	235	0,067ns ³	79,61
	63:1	248	4	17	235	13555,41	0
	61:3	240	12	17	235	4351,28	0
	55:9	217	35	17	235	1327,19	0
	37:27	146	106	17	235	270,97	0
	27:37	106	146	17	235	128,98	0
	9:55	35	217	17	235	10,75	0
	3:61	12	240	17	235	2,188ns	13,91
	1:63	4	248	17	235	42,93	0
57:7	224	28	17	235	1721,61	0	
51:13	201	51	17	235	832,28	0	
49:15	193	59	17	235	685,51	0	
43:21	169	83	17	235	415,07	0	
25:39	98	154	17	235	109,55	0	
19:45	75	177	17	235	63,86	0	
RC _s	0:1	0	50	0	50	0,00	100
RC _r	1:3	15	45	7	53	5,69	1,71
	1:7	8	52	7	53	0,14	70,41

¹R - resistente; ²S - suscetível; ³ns – não significativo; * x^2 - qui-quadrado.

Tabela 3A. Teste de Qui-quadrado (χ^2) para hipóteses de segregação esperadas considerando um, dois e três genes envolvidos na resistência moderada da soja à raça 3 do nematoide de cisto da soja em geração F_2 pertencentes ao Cruzamento A ('BRSMG 810C' x BRSMG 790A').

Proporção testada	Proporção esperada		Proporção observada		* χ^2	Probabilidade (%)
	MR ¹	S ²	MR	S		
1:3	60	179	46	193	4,362	3,68
3:1	179	60	46	193	393,64	0,00
15:1	224	15	46	193	2.253,71	0,00
13:3	194	45	46	193	599,67	0,00
7:9	105	134	46	193	59,13	0,00
9:7	134	105	46	193	131,54	0,00
3:13	45	194	46	193	0,027ns ³	86,86
1:15	15	224	46	193	9082,25	0,00
63:1	235	4	46	193	9.569,15	0,00
61:3	228	11	46	193	3.156,55	0,00
55:9	205	34	46	193	866,88	0,00
37:27	138	101	46	193	145,14	0,00
27:37	101	138	46	193	51,87	0,00
9:55	34	205	46	193	4,94	2,63
3:61	11	228	46	193	116,74	0,00
1:63	4	235	46	193	448,51	0,00
57:7	213	26	46	193	1.203,59	0,00
51:13	190	49	46	193	532,32	0,00
49:15	183	56	46	193	437,73	0,00
43:21	161	78	46	193	251,69	0,00
25:39	93	146	46	193	38,88	0,00
19:45	71	168	46	193	12,52	0,04

¹MR - moderadamente resistente; ²S - suscetível; ³ns – não significativo; * χ^2 - qui-quadrado.

Tabela 4A. Teste de Qui-quadrado (χ^2) para hipóteses de segregação esperadas considerando um, dois e três genes envolvidos na resistência moderada da soja à raça 3 do nematoide de cisto da soja em geração F₂ pertencentes ao Cruzamento B ('BRSMG 810C' x BRSMG 800A').

Proporção testada	Proporção esperada		Proporção observada		* χ^2	Probabilidade (%)
	MR ¹	S ²	MR	S		
1:3	63	189	46	206	6,12	1,34
3:1	189	63	46	206	432,78	0,00
15:1	236	16	46	206	2.409,22	0,00
13:3	205	47	46	206	661,22	0,00
7:9	110	142	46	206	66,08	0,00
9:7	142	110	46	206	148,68	0,00
3:13	47	205	46	206	0,026ns ³	87,15
1:15	16	236	46	206	60,07	0,00
63:1	248	4	46	206	10.365,53	0,00
61:3	240	12	46	206	3.293,15	0,00
55:9	217	35	46	206	970,21	0,00
37:27	146	106	46	206	162,83	0,00
27:37	106	146	46	206	58,62	0,00
9:55	35	217	46	206	4,015	4,51
3:61	12	240	46	206	101,15	0,00
1:63	4	248	46	206	448,11	0,00
57:7	224	28	46	206	1.273,02	0,00
51:13	201	51	46	206	590,61	0,00
49:15	193	59	46	206	478,22	0,00
43:21	169	83	46	206	271,8	0,00
25:39	98	154	46	206	45,15	0,00
19:45	75	177	46	206	15,97	0,00

¹MR - moderadamente resistente; ²S - suscetível; ³ns – não significativo; * χ^2 - qui-quadrado.



Figura 1A. Visão geral do experimento de fenotipagem nematológica desenvolvida em casa de vegetação. (A) Bloco experimental instalado. (B) Vasos de cerâmica com capacidade de 300mL. (C) Bancada de poliestireno com bordas elevadas de 7cm, imersos em areia.



Figura 2A. (A) Inoculação do nematoide de cisto raça 3 em genótipos de soja dos cruzamentos em estudo, com inoculação em orifício próximo ao colo da plantas. (B) Contagem de número de fêmeas em estereoscópio (15x). Nota-se fêmeas em diferentes fases de desenvolvimento - Laboratório de Nematologia da Epamig Oeste.

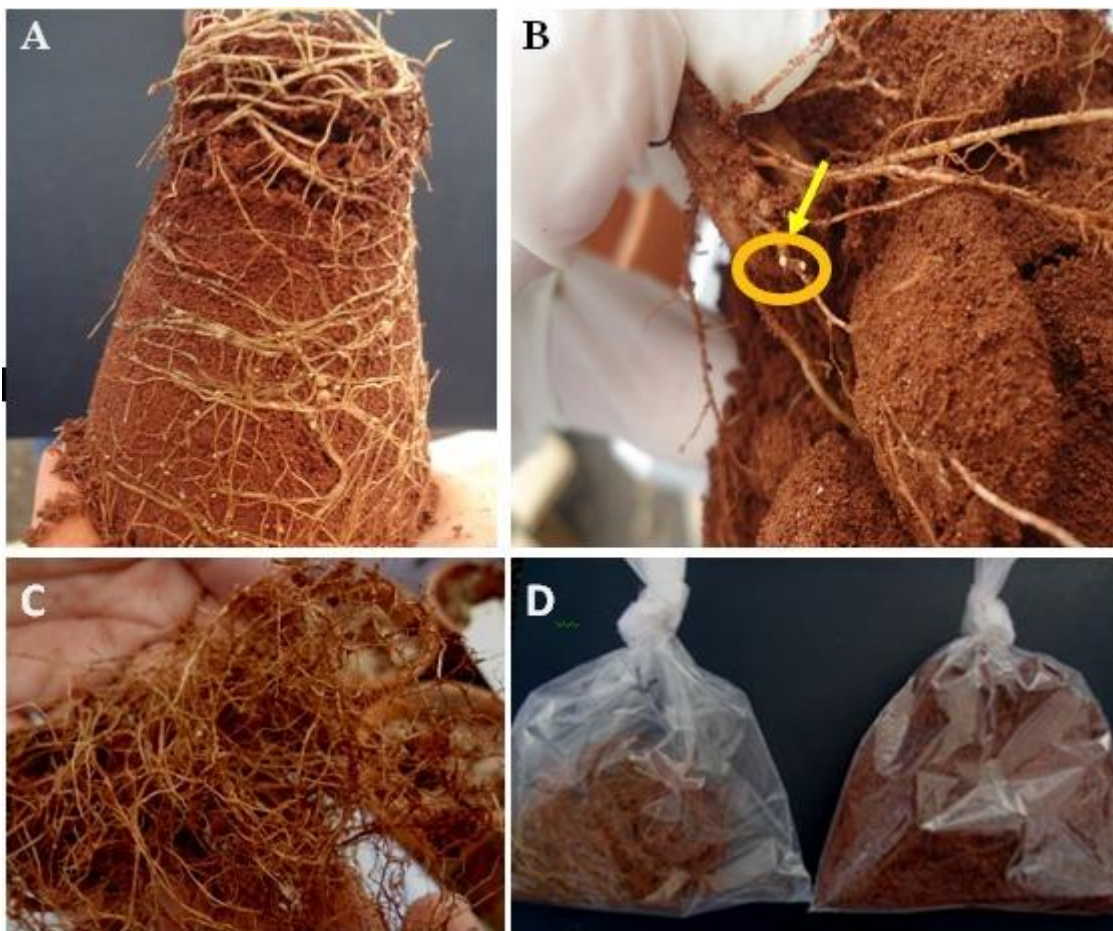


Figura 3A. Processamento de experimento nematológico instalado em casa de vegetação. (A) 30 Dias Após a Inoculação (DAI) : o solo com sistema radicular foi retirado dos vasos de cerâmica (B) Fêmeas do NCS aderidas ao sistema radicular. As fêmeas apresentam aspecto amarelo leitoso. (C) Realiza-se o destorroamento cuidadoso do sistema radicular do solo. (D) Separa-se solo e sistema radicular em sacos plásticos para avaliação no Laboratório de Nematologia da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – Epamig Oeste.



Figura 4A. (A) Fêmea de NCS raça 3 rompida sob estereoscópio. (B) Ovos de NCS raça 3 sob microscópio óptico. (C) Juvenil de NCS raça 3 sob microscópio óptico - Laboratório de Nematologia da Epamig Oeste.



(A)

(B)

Figura 5A. (A) Placa de Petri com fêmeas de NCS raça 3 extraídas das raízes de genótipos de soja em processo de fenotipagem. (B) Leitura em estereoscópio (15x) - Laboratório de Nematologia da Epamig Oeste.



Figura 6A. Fêmea de NCS raça 3 em estereoscópio após processo de extração. Nota-se a presença de ooteca - Laboratório de Nematologia da Epamig Oeste.