

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)  
autor(a), o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 19/04/2020.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**ESTUDO GENÉTICO E VALIDAÇÃO DE MARCADORES  
MOLECULARES ASSOCIADOS AO NEMATOIDE DE CISTO  
EM POPULAÇÕES DE SOJA**

**Cleber Vinicius Giaretta Azevedo**

Engenheiro Agrônomo

**2018**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**ESTUDO GENÉTICO E VALIDAÇÃO DE MARCADORES  
MOLECULARES ASSOCIADOS AO NEMATOIDE DE CISTO  
EM POPULAÇÕES DE SOJA**

**Discente: Cleber Vinicius Giaretta Azevedo**

**Orientadora: Prof. Dra. Sandra Helena Unêda-Trevisoli**

**Coorientador: Prof. Dr. Antonio Orlando Di Mauro**

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

A994e Azevedo, Cleber Vinicius Giaretta  
Estudo genético e validação de marcadores moleculares associados ao nematoide de cisto em populações de soja / Cleber Vinicius Giaretta Azevedo. -- Jaboticabal, 2018  
x, 63 p. ; 29 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2018

Orientadora: Sandra Helena Unêda-Trevisoli

Coorientador: Antonio Orlando Di Mauro

Banca examinadora: Luciana Rossini Pinto, Rinaldo Cesar di Paula, Ana Cristina Pinto Juhász, Everton Luis Finoto

Bibliografia

1. *Glycine max.* 2. *Heterodera glycines*. 3. REML/BLUP. 4. SSR, 5. Componentes de variância, 6. Parâmetros genéticos 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 – Diretoria Técnica de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

## CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: ESTUDO GENÉTICO E VALIDAÇÃO DE MARCADORES MOLECULARES ASSOCIADOS AO NEMATOIDE DE CISTO EM POPULAÇÕES DE SOJA

**AUTOR: CLEBER VINICIUS GIARETTA AZEVEDO**  
**ORIENTADORA: SANDRA HELENA UNÊDA TREVISOLI**  
**COORIENTADOR: ANTONIO ORLANDO DI MAURO**

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



Profa. Dra. SANDRA HELENA UNÊDA TREVISOLI  
Departamento de Produção Vegetal / FCAV / UNESP - Jaboticabal



Profa. Dra. ANA CRISTINA PINTO JUHASZ  
Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais / EPAMIG / Uberaba / MG



Pesquisadora Dra. LUCIANA ROSSINI PINTO  
Centro Avançado de Pesquisa Tecnológica do Agronegócio de Cana / IAC - Ribeirão Preto/SP



Pesquisador Dr. EVERTON LUIS FINOTO  
APTA - Polo Regional do Centro Norte / Pindorama/SP



Prof. Dr. RINALDO CESAR DE PAULA  
Departamento de Produção Vegetal / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 19 de abril de 2018

## **DADOS CURRICULARES DO AUTOR**

**Cleber Vinicius Giaretta Azevedo**, nascido em Amparo - SP em 31 de outubro de 1985, graduou-se no curso de Agronomia pela Universidade Estadual de Londrina (UEL) em dezembro de 2011. Durante a graduação realizou estágios na área de melhoramento de plantas no Instituto Agronômico do Paraná - IAPAR. Em 2012, ingressou no curso de mestrado pelo Instituto Agronômico – IAC, em Agricultura Tropical e Subtropical, área de concentração de Genética e Melhoramento de Plantas, realizando projetos com melhoramento de feijoeiro e obtendo o grau de mestre em abril de 2014. Em agosto de 2014 iniciou o curso de doutorado em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) pela Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (UNESP/FCAV), Jaboticabal, com projetos em melhoramento de soja. Durante seu doutorado, realizou doutorado sanduíche durante 6 meses na Universidade de Modena e Reggio Emilia, na Itália.

Dedico

Aos meus pais pelo amor e pelo apoio  
incondicional em todas as minhas escolhas

Ofereço

A minha esposa Leticia, pelo amor,  
companheirismo e dedicação.

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, pela vida e por guiar meus caminhos me conduzindo-me às escolhas certas.

Aos meus pais Cleber e Valéria, pelo apoio em todos os momentos e escolhas.

À minha esposa Letícia, pelo companheirismo, dedicação e carinho.

Aos meus sogros Laércio e Selma por todo o apoio.

À Universidade Estadual Paulista – FCAV/UNESP, Jaboticabal pela estrutura disponibilizada.

À Profa. Dra. Sandra Helena Unêda-Trevisoli pela oportunidade, dedicação, ensinamentos, amizade e tempo dedicado para a conclusão deste trabalho.

Ao Dr. Antonio Orlando Di Mauro, pelos conhecimentos transmitidos, pela receptividade e amizade.

Ao Dr. Enrico Francia, Dr. Marcelo Catellani e Justina Milc, pela oportunidade, receptividade, ensinamentos e auxílio na realização de parte deste trabalho.

À Dra. Ana Juhasz, pela ajuda e disponibilização das sementes e progênies.

À Dra. Lilian Cristina Andrade de Araújo Teixeira, pela ajuda e colaboração com os dados fenotípicos deste trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) da UNESP/FCAV.

A FAPESP, pela concessão da bolsa e reserva técnica que financiou este projeto, (Processo 2015/00407-9).

À Università Degli Studi di Modena e Reggio Emilia – UNIMORE, e a toda a equipe do Dipartimento di Scienze della Vita, que me acolheu e disponibilizou estrutura para realização de parte deste trabalho.

Aos membros da banca examinadora pela disponibilidade e contribuição neste trabalho.

Aos amigos do Programa de Melhoramento Genético de Soja da FCAV/UNESP que me ajudaram e fizeram parte deste trabalho: Bruno, Eduardo, Éder, Wallace, Paulo, Elise, Antônio, Aretha, Guilherme, Paloma, Melina, Amanda, Alysson, Lilian.



Aos amigos do grupo Crop Production da UNIMORE, Luca, Marcelo, Domenico, Lavinia e Federica.

Aos funcionários do Departamento de Produção Vegetal.

Aos funcionários da Fazenda de Ensino, Pesquisa e Extensão – FEPE, especialmente ao Marcelo e Sr. João pelo auxílio na execução dos experimentos.

A todos os amigos que fiz durante o curso.

Enfim a todas as pessoas que contribuíram direta ou indiretamente para que este trabalho fosse realizado, expresso a minha gratidão.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	ii
CAPÍTULO 1.....	1
1. Introdução.....	1
2. Revisão de Literatura.....	2
2.1 Aspectos Gerais da Cultura.....	2
2.2 Soja na Alimentação Humana.....	3
2.3 Parâmetros Genéticos.....	4
2.4 Resistência ao Nematóide de Cisto da Soja (NCS).....	5
2.5 Marcadores Moleculares Associados ao NCS.....	7
3. Referências Bibliográficas.....	9
CAPÍTULO 2.....	16
RESUMO.....	16
ABSTRACT.....	17
1. Introdução.....	18
2. Material e Métodos.....	19
3. Resultados e Discussão.....	24
4. Conclusão.....	35
5. Referências.....	35
CAPÍTULO 3.....	38
RESUMO.....	38
ABSTRACT.....	39
1. Introdução.....	40
2. Material e Métodos.....	41
3. Resultados e Discussão.....	46
4. Conclusão.....	51
5. Referências.....	51

## ESTUDO GENÉTICO E VALIDAÇÃO DE MARCADORES MOLECULARES ASSOCIADOS AO NEMATOIDE DE CISTO EM POPULAÇÕES DE SOJA

**RESUMO** – Para atender à necessidade de novas cultivares de soja tipo alimento com resistência ao nematoide de cisto da soja (NCS), este trabalho teve como objetivo selecionar progênies superiores e estimar parâmetros genéticos em duas populações de soja F<sub>2:3</sub>, F<sub>3:4</sub> e F<sub>4:5</sub> oriundas de cruzamentos entre genótipos tipo alimento x tipo grão. As características avaliadas foram: altura de plantas na maturidade (APM), altura da inserção da primeira vagem (AIV), acamamento (AC), valor agrônômico (VA), número de vagens por planta (NV), número de dias para maturidade (NDM), número de ramos (NR), número de nós (NN), peso de 100 sementes (PCS) e produção de grãos por planta (PG). O delineamento experimental utilizado foi o de blocos aumentados e as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se a abordagem de modelos mistos (REML/BLUP). As estimativas dos parâmetros genéticos obtidos indicaram alta variância genética na população, em que a herdabilidade apresentada foi alta para a maioria dos caracteres avaliados e os coeficientes de variação ambiental, em sua maioria, foram baixos. Além destas avaliações, foi realizada a identificação de marcadores moleculares do tipo microssatélites (SSR) associados à resistência ao NCS (raça 3). Esta etapa foi realizada utilizando-se progênies F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre soja tipo grão x tipo alimento, as quais foram previamente fenotipadas quanto a resistência ao NCS. Foram identificados 2 pares de primers SSR flanqueando 2 genes associados à resistência ao NCS, sendo Satt275 e Satt309 no cromossomo 18 ligados ao gene rhg1 e dois no cromossomo 8, Sat\_162 e GMES6186, associados ao gene Rhg4. Em conjunto, estes marcadores podem ser utilizados de maneira eficaz na seleção assistida de progênies superiores para a resistência ao NCS.

**Palavras-Chave:** *Glycine max*, *Heterodera glycines*, REML/BLUP, SSR, componentes de variância, parâmetros genéticos.

## GENETIC STUDY AND VALIDATION OF MOLECULAR MARKERS ASSOCIATED WITH CYST NEMATODE IN SOYBEAN POPULATIONS.

**ABSTRACT** – To meet the need of new food-type soybean cultivars with resistance to soybean cyst nematode (SCN), this work aimed to select superior progenies and to estimate genetic parameters in two soybean populations F<sub>2:3</sub>, F<sub>3:4</sub> e F<sub>4:5</sub> originated from crosses between genotypes type food x grain type. The evaluated traits were: height of plants at maturity (APM), height of first pod insertion (AIV), lodging (AC), agronomic value (VA), number of pods per plant (NV), number of days to maturity ND), number of branches (NR), number of nodes (NN), weight of 100 seeds (PCS) and grain yield per plant (PG). The experimental design used was the augmented blocks and the statistical analyses were performed using mixed model REML/BLUP. The genetic parameters estimates indicated a high genetic variance in the population, the heritability presented was high for most of the evaluated traits and the coefficients of environmental variation were mostly low. In addition, the identification of molecular markers of the microsatellite type (SSR) associated with resistance to SCN (race 3). This step was performed using F<sub>2</sub> progenies of the crosses between grain type soybean x food type, which were previously phenotyped for resistance to NCS. Two pairs of SSR primers flanking 2 genes associated with resistance to the SCN were identified, with Satt275 and Satt309 on chromosome 18 linked to the rhg1 gene and two on chromosome 8, Sat\_162 and GMES6186, associated with the Rhg4 gene. Together, these markers can be used effectively in the assisted selection of higher progenies for resistance to NCS.

**Keywords:** *Glycine max*, *Heterodera glycines*, mixed models, REML/BLUP, SSR, variance components, genetic parameters.

## CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

### 1. INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* (L.) Merrill) é a oleaginosa mais cultivada no mundo, sendo seu grão utilizado sob diferentes formas, dentre elas, na alimentação animal, na composição de rações, para o consumo humano, como o óleo, *in natura* ou industrializada e, também, como principal matéria prima na produção de biodiesel (YOKOMIZO et al., 2013; HADDAD et al., 2017).

O Brasil se destaca entre os principais produtores de soja do mundo e seu cultivo é de grande importância para a agricultura e economia brasileira. No ano agrícola 2016/2017, foram cultivados 33,9 milhões de ha, sendo produzidos 114,1 milhões de toneladas de soja, representando uma produtividade média de 3,36 ton.ha<sup>-1</sup>. Para o ano agrícola 2017/2018 a estimativa é de uma área cultivada de 35 milhões de ha, com a produção de 111,5 milhões de toneladas de soja (CONAB, 2018).

Desta produção, cerca de 70% é exportada em forma de grão *in natura*, enquanto menos de 2% destina-se para o consumo humano (CASTOLDI et al., 2011). Em países asiáticos, a soja é considerada um alimento básico da população, entretanto, em países ocidentais a falta de tradição para consumo e o sabor característicos da soja associado a alguns genótipos comerciais, são os principais fatores de seu baixo consumo. Segundo Silva et al. (2012), este sabor indesejável é devido principalmente à presença de enzimas lipoxigenases nos grãos.

Além das características necessárias ao mercado consumidor, é necessário que os genótipos comerciais desenvolvidos para fins de alimentação humana apresentem características agrônomicas de interesse, como alta produtividade de grãos, resistência aos principais patógenos e pragas, porte adequado para colheita mecanizada, precocidade, adaptabilidade às diferentes condições de cultivo, dentre outras (CASTOLDI et al., 2011; CHARNAI et al., 2014).

Em relação ao aspecto de resistência genética a fatores bióticos, o nematoide de cisto da soja (NCS - *Heterodera glycines*) é considerado um dos principais responsáveis por prejuízos significativos na produtividade de grãos de soja em todo o mundo. Este patógeno sobrevive no solo e ataca as raízes da planta, apresentando

como sintomas a clorose foliar, necrose da raiz, crescimento reduzido da planta e perda na produção de grãos que podem chegar a 80% (ABDELMAJID et al., 2014).

Devido à importância do NCS, a base genética para a resistência a este patógeno tem sido amplamente estudada nas últimas décadas, primeiramente por meio de estudos clássicos de herança e, posteriormente, com a evolução da biotecnologia, a utilização de marcadores moleculares possibilitou a identificação, localização e caracterização de “quantitative trait loci” (QTL) associados com diversas características de interesse, entre estas, a resistência ao NCS.

Por meio de QTLs, é possível realizar a seleção assistida por marcadores moleculares (MAS), permitindo a seleção precoce de linhagens resistentes com base em marcadores genéticos ligados à resistência, reduzindo as dispendiosas e demoradas avaliações fenotípicas para o NCS (FERREIRA et al., 2011; BAO et al., 2014).

Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi estimar os parâmetros genéticos em duas populações de soja provenientes de cruzamentos efetuados entre genótipos do tipo grão x tipo alimento, além de selecionar progênies com características para a alimentação humana e superiores agronomicamente. Além disso, buscou-se validar marcadores moleculares flanqueando dois genes de importância (*rhg1* e *Rhg4*), que conferem resistência ao NCS para estas populações.

### 3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDELMAJID, K. M. et al. Quantitative Trait Loci (QTL) that Underlie SCN Resistance in Soybean (*Glycine max* (L.) Merr) PI438489B by ‘ Hamilton ’ Re- combinant Inbred Line ( RIL ) Population. **Agronomy & Horticulture -- Faculty Publications**, v. 1, n. 3, p. 29–38, 2014.

ALLARD, R. W. **Princípios do melhoramento genético das plantas**. São Paulo: Edgard Blucher, 1971.

ARRIAGADA, O.; FERREIRA, M. F. S.; CERVIGNI, G. D. L.; SCHUSTER, I.; SCAPIM, C. A.; MORA, F. QTL mapping of soybean cyst nematode race 9: a generalized linear modeling approach. **Australian Journal of Crop Science**, v. 9, n. 8, p. 721–727, 2015.

ARRIAGADA, O.; MORA, F.; DELLAROSSA, J. C.; FERREIRA, M. F. S.; CERVIGNI, G. D. L.; SCHUSTER, I. Bayesian mapping of quantitative trait loci (QTL) controlling soybean cyst nematode resistant. **Euphytica**, v. 186, n. 3, p. 907–917, 2012.

BAO, Y.; VUONG, T.; MEINHARDT, C.; TIFFIN, P.; DENNY, R.; CHEN, S.; NGUYEN, H. T.; ORF, J. H.; YOUNG, N. D. Potential of Association Mapping and Genomic Selection to Explore PI 88788 Derived Soybean Cyst Nematode Resistance. **The Plant Genome**, v. 7, n. 3, p. 0, 2014.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Stemma Press, 2002.

BORÉM, A. **Melhoramento de plantas**. Viçosa: UFV, 1998.

BRUCKER, E.; NIBLACK, T.; KOPISCH-OBUCH, F. J.; DIERS, B. W. The effect of *rhg1* on reproduction of *Heterodera glycines* in the field and greenhouse and associated effects on agronomic traits. **Crop science**, v. 45, n. 5, p. 1721–1727, 2005.

CALDWELL, B. E.; BRIM, C. A.; ROSS, J. P. Inheritance of Resistance of Soybeans to the Cyst Nematode. **Agronomy Journal**, v. 52, n. 11, p. 635–636, 1960.

CARVALHO, A. D. F.; GERALDI, I. O.; SANTOS, V. D. S. Avaliação de progênies F<sub>2:4</sub> e F<sub>4:6</sub> de soja e perspectivas do uso de teste precoce para a produção de grãos. **Bragantia**, v. 68, n. 4, p. 857–861, 2009.

CASTOLDI, R.; VARGAS, P. F.; BRAZ, L. T. Agronomic characteristics, isoflavone content and Kunitz trypsin inhibitor of vegetable soybean genotypes. **Horticultura Brasileira**, v. 29, n. 2, p. 222–227, 2011.

CHARNAI, K.; MAURO, A. O. Di; SANTIAGO, S. de; VIANNA, V. F.; REVOLTI, L. T. M.; COSTA, M. M. Estimates of genetic parameters in F<sub>4</sub> – F<sub>5</sub> soybean populations resistant to Asian soybean rust. **African Journal of Agricultural Research**, v. 9, n. 15, p. 1200–1206, 2014.

CONAB. **Indicadores Agropecuários: Estimativas 2018**. Disponível em: <[www.conab.gov.br](http://www.conab.gov.br)>. Acesso em: 20 ago. 2002.

CONCIBIDO, V. C.; DIERS, B. W.; ARELLI, P. R. A Decade of QTL Mapping for Cyst Nematode Resistance in Soybean. **Crop Science**, v. 44, n. July 2003, p. 1121–1131, 2004.

CORREA, C. R. et al. Composition and stability of phytochemicals in five varieties of black soybeans (*Glycine max*). **Food Chemistry**, v. 123, n. 4, p. 1176–1184, 2010.

CREGAN, P. B.; MUDGE, J.; FICKUS, E. W.; DANESH, D.; DENNY, R.; YOUNG, N. D. Two simple sequence repeat markers to select for soybean cyst nematode resistance conditioned by the rhg1 locus. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 99, p. 811–818, 1999.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. ed. Viçosa: UFV, 2004.

DIAS, W. P.; SILVA, J. F. V; CARNEIRO, G. E. S.; GARCIA, A.; ARIAS, C. A. A. Nematóide de Cisto da Soja : Biologia e Manejo Pelo Uso da Resistência Genética. **Nematologia Brasileira**, v. 33, n. 1, p. 1–16, 2009.

ERDAW, M. M.; BHUIYAN, M. M.; IJI, P. A. Enhancing the nutritional value of soybeans for poultry through supplementation with new-generation feed enzymes. **World's Poultry Science Journal**, v. 72, n. 2, p. 307–322, 2016.



ESPINDOLA, S. M. C. G.; HAMAWAKI, O. T.; OLIVEIRA, A. P.; HAMAWAKI, C. D. L.; HAMAWAKI, R. L.; TAKAHASHI, L. M. Selecting soybean resistant to the cyst nematode heterodera glycines using simple sequence repeat (microsatellite) markers. **Genetics and Molecular Research**, v. 15, n. 1, p. 1–7, 2016.

FALCONER, D. S.; MACKAY, T. F. **Introduction to quantitative genetics**. 4. ed. [s.l.] Trends in Genetics, 1996.

FEHR, W. R. **Principles of cultivar development**. [s.l.] Macmillan publishing company, 1987.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores RAPD e RFLP em análise genética**. [s.l.] Embrapa-Cenargen, 1995.

FERREIRA, M. F. da S.; CERVIGNI, G. D. L.; FERREIRA, A.; SCHUSTER, I.; SANTANA, F. A.; PEREIRA, W. D.; BARROS, E. G. de; MOREIRA, M. A. QTLs for resistance to soybean cyst nematode, races 3, 9, and 14 in cultivar Hartwig. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, n. 5, p. 1–22, 2011.

GARDNER, M.; HEINZ, R.; WANG, J.; MITCHUM, M. G. Genetics and Adaptation of Soybean Cyst Nematode to Broad Spectrum Soybean Resistance. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, v. 7, n. 3, p. 835–841, 2017.

GROVER, A.; SHARMA, P. C. Development and use of molecular markers: Past and present. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 36, n. 2, p. 290–302, 2014.

GUO, B.; SLEPER, D. A.; ARELLI, P. R.; SHANNON, J. G.; NGUYEN, H. T. Identification of QTLs associated with resistance to soybean cyst nematode races 2, 3 and 5 in soybean PI 90763. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 111, n. 5, p. 965–971, 2005.

HADDAD, P. E.; LEITE, L. G.; LUCON, C. M. M.; HAKAKAVA, R. Selection of Trichoderma spp. strains for the control of sclerotiorum in soybean. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 52, n. 12, p. 1140–1148, 2017.

KADAM, S. et al. Genomic-assisted phylogenetic analysis and marker development for next generation soybean cyst nematode resistance breeding. **Plant Science**, v. 242, p. 342–350, 2016.

- KALENDAR, R.; LEE, D.; SCHULMAN, A. H. Java web tools for PCR, in silico PCR, and oligonucleotide assembly and analysis. **Development**, v. 98, n. 2, p. 137–144, 2011.
- KIM, M.; DIERS, B. W. Fine mapping of the SCN resistance QTL cqSCN-006 and cqSCN-007 from Glycine soja PI 468916. **Crop Science**, v. 53, n. 3, p. 775–785, 2013.
- KITAMURA, K. Breeding trials for improving the food-processing quality of soybeans. **Trends in Food Science and Technology**, v. 4, n. 3, p. 64–67, 1993.
- LIMA, F. S. O.; CORREA, V. R.; NOGUEIRA, R.; SANTOS, P. R. R. Nematodes Affecting Soybean and Sustainable Practices for Their Management. **Soybean - The Basis of Yield, Biomass and Productivity**, v. 3, p. 95–110, 2017.
- LIU, S. et al. The soybean GmSNAP18 gene underlies two types of resistance to soybean cyst nematode. **Nature Communications**, v. 8, 2017.
- LIU, S. et al. Soybean cyst nematode resistance gene points to a new mechanism of plant resistance to pathogens. **Nature**, v. 492, n. 7428, p. 256–260, 2012.
- LU, S. et al. Natural variation at the soybean J locus improves adaptation to the tropics and enhances yield. **Nature Genetics**, v. 49, n. 5, p. 773–779, 2017.
- MASON, A. S. **Plant Genotyping**. New York: Humana Press, 2015.
- MATSON, A. L.; WILLIAMS, L. F. Evidence of a Four Gene for Resistance to the Soybean Cyst Nematode. **Crop Science**, v. 5, n. 5, p. 477, 1965.
- MATSUO, É.; SEDIYAMA, T.; ARC, R. D.; OLIVEIRA, D. L.; CRUZ, C. D.; CÁSSIA, R. De; OLIVEIRA, T. Characterization of type and genetic diversity among soybean cyst nematode differentiators. **Scientia Agricola**, v. 69, n. 2, p. 147–151, 2012.
- MEKSEM, K.; PANTAZOPOULOS, P.; NJITI, V. N.; HYTEN, L. D.; ARELLI, P. R.; LIGHTFOOT, D. A. “Forrest” resistance to the soybean cyst nematode is bigenic: Saturation mapping of the Rhg1 and Rhg4 loci. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 103, n. 5, p. 710–717, 2001.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. D. F.; SANTOS, J. D.; NUNES, J. A. R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: UFLA, 2012.

RAMALHO, M. A.; PATTO; CARVALHO, B. L.; NUNES, J. A.; RODRIGUES. Perspectives for the use of quantitative genetics in breeding of autogamous plants. **ISRN Genetics**, v. 2013, p. 1–6, 2013.

RAO-ARELLI, A. P.; ANAND, S. C.; WRATHER, A. J. Soybean resistance to soybean cyst nematode race 3 is conditioned by an additional dominant gene. **Crop Science**, v. 32, n. 4, p. 862–864, 1992.

RESENDE, M. D. V. De. **Selegen-rem/blup**. Colombo: Embrapa Florestas, 2007.

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

RIGO, A. A.; DAHMER, A. M.; STEFFENS, C.; STEFFENS, J.; CARRÃO-PANIZZI, M. C. Characterization of Soybean Cultivars Genetically Improved for Human Consumption. **ETP International Journal of Food Engineering**, v. 1, n. 1, p. 1–7, 2015.

ROSSMANN, H. Estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos de uma população de soja avaliada em quatro anos. **Genética e Melhoramento**, v. Mestrado, p. 80, 2001.

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

SCHMITT, D. P.; SHANNON, G. Differentiating soybean responses to *Heterodera glycines* races. **Crop Science**, v. 32, n. 1, p. 275–277, 1992.

SHI, Z.; LIU, S.; NOE, J.; ARELLI, P.; MEKSEM, K.; LI, Z. SNP identification and marker assay development for high-throughput selection of soybean cyst nematode resistance. **BMC Genomics**, v. 16, n. 1, p. 1–12, 2015.

SILVA, E. C.; CARRÃO-PANIZZI, M. C.; MANDARINO, J. M. G.; LEITE, R. S.; MÔNACO, A. P. do A. Teores de isoflavonas em grãos inteiros e nos componentes dos grãos de diferentes cultivares de soja (*Glycine max* (L.) Merrill). **Brazilian Journal of Food Technology**, v. 15, n. 2, p. 150–156, 2012.

SILVA, M. F.; SCHUSTER, I.; DA SILVA, J. F. V.; FERREIRA, A.; DE BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Validation of microsatellite markers for assisted selection of soybean resistance to cyst nematode races 3 and 14. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 42, n. 8, p. 1143–1150, 2007.

SINGH, R. J. **The Soybean Genome**. 1. ed. [s.l.] Springer, Cham, 2017.

SUZUKI, C.; TANAKA, Y.; TAKEUCHI, T.; YUMOTO, S.; SHIRAI, S. Genetic relationships of soybean cyst nematode resistance originated in Gedenshirazu and PI84751 on Rhg1 and Rhg4 loci. **Breeding Science**, v. 61, n. 5, p. 602–607, 2012.

TEIXEIRA, L. C. A. **ESTUDO GENÉTICO DE POPULAÇÕES DE SOJA COM FONTE DE RESISTÊNCIA À *Heterodera glycines* (RAÇA 3) ORIUNDAS DE TOPOCRUZAMENTOS TIPO ALIMENTO X TIPO GRÃO**. 2016. Universidade Estadual Paulista - UNESP, 2016.

VIERLING, R. A.; FAGHIHI, J.; FERRIS, V. R.; FERRIS, J. M. Association of RFLP markers with loci conferring broad-based resistance to the soybean cyst nematode (*Heterodera glycines*). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 92, n. 1, p. 83–86, 1996.

VUONG, T. D.; SONAH, H.; MEINHARDT, C. G.; DESHMUKH, R.; KADAM, S.; NELSON, R. L.; SHANNON, J. G.; NGUYEN, H. T. Genetic architecture of cyst nematode resistance revealed by genome-wide association study in soybean. **BMC Genomics**, v. 16, n. 1, p. 1–13, 2015.

YOKOMIZO, G. K. I.; DUARTE, J. B.; VELLO, N. A.; UNFRIED, J. R. Análise AMMI da produtividade de grãos em linhagens de soja selecionadas para resistência à ferrugem asiática. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, v. 48, n. 10, p. 1376–1384, 2013.

ZOLDAN, S. M.; BRAGA, G. de S.; FONSECA, F. J.; CARRÃO-PANIZZI, M. C. Electronic tongue system to evaluate flavor of soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) genotypes. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 57, n. 5, p. 797–802, 2014.