

HERANÇA DA RESISTÊNCIA A *MELOIDOGYNE JAVANICA* EM SOJA

J. F. V. Silva,^{1,3} L. C. C. B. Ferraz^{2,3} e C. A. Arias¹

EMBRAPA-SOJA, 86001-970, Londrina, PR, Brasil,¹ Universidade de São Paulo, ESALQ, Setor de Nematologia, 13418-900, Piracicaba, SP, Brasil,² Bolsistas do CNPq³

RESUMO

Silva, J. F. V., L. C. C. B. Ferraz e C. A. Arias. 2001. Herança da resistência a *Meloidogyne javanica* em soja. *Nematropica* 31:211-219.

A herança da resistência a *Meloidogyne javanica* dos genótipos de soja PI 595099 e Coodetec 201, quando cruzados com BRS 133, parental suscetível, foi estudada em 120 famílias F_{2,3}, 120 indivíduos F₂ e 60 indivíduos de cada parental. Os ensaios foram conduzidos em estufas, sob condições de luz e temperatura controladas. As plantas foram conduzidas em tubos de plástico (4,5 cm de diâmetro × 19 cm de comprimento) contendo substrato (3 partes de solo: 1 parte de areia) esterilizado com brometo de metilo, sendo inoculadas individualmente com 3.000 ovos do parasita. A avaliação da resistência, feita 30 dias após a inoculação, baseou-se no número de galhas por planta. No cruzamento Coodetec 201 × BRS 133, dois genes dominantes e aditivos controlam a resistência; a herança é quantitativa e controlada por efeitos aditivos, de dominância e epistáticos do tipo aditivo por aditivo. No cruzamento BRS 133 × PI 595099, dois genes complementares, com distribuição independente e ausência de dominância, controlam a resistência, que é determinada por genótipos homozigóticos para os alelos dos dois genes; a herança é quantitativa e controlada por efeitos aditivos e epistáticos, do tipo aditivo por aditivo, entre os genes que controlam o caráter. A ocorrência de segregação transgressiva no cruzamento entre Coodetec 201 e PI 595099 (resistentes) indicou que os genes controladores do caráter nesses dois genótipos não são os mesmos. As estimativas de herdabilidade foram altas para todos os cruzamentos, evidenciando que uma grande porcentagem de variação no número de galhas entre a geração F₃ foi devida a causas genéticas, o que possibilita ganhos na seleção em programas de melhoramento.

Palavras-chave: melhoramento genético, *Meloidogyne javanica*, resistência, soja.

ABSTRACT

Silva, J. F. V., L. C. C. B. Ferraz, and C. A. Arias. 2001. Inheritance of resistance to *Meloidogyne javanica* in soybean. *Nematropica* 31:211-219.

Inheritance of resistance in soybean to *Meloidogyne javanica* was determined for crosses of a Brazilian susceptible genotype, BRS 133, with two resistant genotypes, Coodetec 201 and PI 595099. Each of the F₂ (120) and F₃ (120 families) generations and the parents (60 of each) were screened in a greenhouse for resistance to gall formation. Plants were grown in plastic tubes (4.5 cm of diameter × 19 cm length) filled with methyl bromide-fumigated soil amended with sand. The seedlings were individually inoculated with 3 000 eggs and evaluated by counting root galls 30 days later. For BRS 133 × Coodetec 201, two dominant and additive genes controlled resistance. For BRS 133 × PI 595099, two independent and complementary genes controlled resistance, which is determined by homozygotic genotypes for the alleles of the two genes. For both crosses, F₂ and F₃ distribution indicated that resistance was quantitatively inherited. The uniqueness of resistance genes was determined by crossing Coodetec 201 and PI 595099. The F₃ progeny from this cross exhibited transgressive segregation indicating that the resistance genes are different. The high heritability estimates for the susceptible-resistant crosses indicated that a large percentage of variation in gall number among F₃ progeny was due to genetic causes, which may render additional opportunities in the development of soybean cultivars with a high level of resistance to *M. javanica*.

Key words: breeding, *Meloidogyne javanica*, resistance, soybean.

INTRODUÇÃO

Em todos os países sojicultores das regiões tropical e subtropical, o problema com nematóides do gênero *Meloidogyne* está se tornando crítico. No Brasil, esses nematóides já ocorriam desde antes do início do cultivo da soja e têm causado perdas crescentes em diversas áreas produtoras das regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste. A baixa eficiência da rotação de culturas na redução populacional desses parasitas, que em geral podem se reproduzir em grande número de espécies vegetais, e a evidente carência de variedades resistentes adaptadas às diferentes regiões de cultivo no País são as principais razões dessa situação (Silva, 1988). De fato, há relativamente poucas variedades com alta resistência aos nematóides de galhas, em especial a *M. javanica* (Hussey *et al.*, 1991), a espécie associada a maiores perdas na produção no Brasil. Além disso, algumas dessas variedades resistentes, como Bragg, Santa Rosa e Tropical, embora muito populares, tiveram de ser retiradas do mercado brasileiro em razão da susceptibilidade a importantes doenças detectadas recentemente no País, como o cancro da haste (*Diaphorte phaseolorum* f. sp. *meridionalis*), que lhes inviabilizava o cultivo.

Acredita-se que um maior conhecimento acerca dos mecanismos de herança da resistência a *M. javanica* permitirá que, dentro dos programas de melhoramento de soja desenvolvidos no Brasil e em outros países, genes de resistência possam vir a ser incorporados às cultivares já disponíveis consideradas mais adaptadas e produtivas. Tal linha de pesquisa vem se desenvolvendo rapidamente nos últimos anos, com trabalhos pioneiros realizados

com *M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica* (Luzzi *et al.*, 1994, 1995a, b). Assim, buscou-se neste trabalho estudar a herança da resistência a *M. javanica* mediante cruzamentos entre três genótipos de soja disponíveis no Brasil (PI 595099 e Coodetec 201, resistentes; BRS 133, suscetível), por meio de genética quantitativa.

MATERIAL E MÉTODOS

Cruzamentos testados/Produção do inóculo/Inoculação das plantas/Avaliações

Os genótipos PI 595099 e Coodetec 201, resistentes a *M. javanica*, foram cruzados com BRS 133 (= Embrapa 133), progenitor suscetível. O sucesso dos cruzamentos foi verificado através de marcadores RAPD e fenotípicos. Os ensaios foram conduzidos em estufa, sob condições controladas de temperatura e luz (inclusive suplementar). A população de *M. javanica* utilizada, originária do Centro Nacional de Pesquisa de Soja da Embrapa (Embrapa Soja/Londrina), foi multiplicada em soja 'Doko' durante todo o período das inoculações, de modo a se dispor sempre de ovos com boa viabilidade. A extração dos ovos das raízes foi feita segundo o método de Hussey & Barker (1973).

Os cruzamentos foram avaliados em ensaios independentes. Foram estudadas 120 famílias $F_{2,33}$ com 14 repetições, 120 indivíduos F_2 e 60 indivíduos de cada progenitor para cada cruzamento. Sementes de soja dessas gerações foram semeadas em tubos plásticos (com 4.5 cm de diâmetro e 19 cm de comprimento) contendo substrato formado por uma mistura solo (3 partes):areia (1 parte) esterilizado com brometo de metilo. Aos 3-4 dias após a

emergência, para cada plântula, 3 000 ovos (= Pi) foram depositados no solo, a cerca de 2 cm de profundidade, em dois orifícios feitos próximos ao colo (Luzzi *et al.*, 1987).

A avaliação da resistência foi feita 30 dias após a inoculação, contando-se o número total de galhas em cada sistema radicular. Para os cruzamentos BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099, as plantas resistentes foram replantadas após a contagem de galhas. Isso permitiu que produzissem sementes, que foram sendo sucessivamente semeadas até se atingir a geração F5. Tais linhagens serão avaliadas futuramente no campo, para a aferição do potencial produtivo.

Análise Genética dos Dados

As informações sobre a natureza dos efeitos genéticos envolvidos nos cruzamentos foram obtidas pelo ajuste de modelos genéticos para os componentes de média e variância. Para os componentes de média, foi adaptado um modelo genético simples do tipo aditivo-dominante, envolvendo os componentes *m*, *[d]* e *[h]* (Mather & Jinks, 1982). Nesse modelo, *m* foi definido como a média da distribuição genotípica de todas as linhagens puras extraídas, sem seleção, de um cruzamento (Van Der Veen, 1959), ou o valor médio entre os parentais; *[d]* representou a soma algébrica dos efeitos aditivos de todos os *k* *locus* pelos quais *P*₁ e *P*₂ diferiram; e *[h]* foi a soma algébrica dos efeitos de dominância dos mesmos *k* *locus*. Os parâmetros genéticos dos componentes de média foram estimados pelo teste conjunto de escala de Cavalli (1952), utilizando-se um programa Fortran (Toledo, 1991). Esse teste proporciona uma avaliação da qualidade do ajuste do modelo genético, obtido por meio de um teste de qui-quadrado (χ^2). Quando o modelo genético se mostrou insatisfatório para explicar os mecanismos envolvidos no

controle das características, foi testado um novo modelo, com a presença de interação não alélica entre pares de *loci*, adicionando-se o componente *[i]*, que representa a interação dos *loci* em homozigose (epistasia do tipo aditivo × aditivo).

Os componentes de variância foram ajustados, testando-se modelos que incorporam componentes genéticos aditivos (representados por *D*), de dominância (*H*) e ambientais aditivos (*E*) das variâncias dessas gerações. Os componentes de variância foram estimados utilizando-se o método dos quadrados mínimos ponderados, segundo o modelo proposto por Hayman (1960) e referido por Mather & Jinks (1982). A exemplo das médias, os cálculos foram realizados em programa Fortran (Toledo, 1991).

O cruzamento Coodetec 201 × PI 595099, do tipo resistente × resistente, foi realizado para que se pudesse verificar se os genes de resistência neles presentes são os mesmos. A ocorrência de segregação transgressiva, com famílias *F*₃ susceptíveis, é indicativo de que os genes oriundos das duas fontes de resistência são diferentes. Assim, o genótipo BRS 133 também foi avaliado no experimento, como padrão de susceptibilidade.

Herdabilidade

A herdabilidade fornece a proporção da variância genética presente na variância fenotípica total, avaliando a confiabilidade do valor fenotípico como indicador do valor reprodutivo (Ramalho *et al.*, 1990). Aqui, a herdabilidade (*h*²) foi estimada a partir dos parentais e das gerações *F*₂ e *F*₃. A herdabilidade pode apresentar sentido restrito, referindo-se à proporção da variância total constituída pela variância genética aditiva, ou amplo, referindo-se à contribuição de toda a variância herdável para a variância total. A herdabilidade com

sentido restrito, que é aquela com maior interesse para programas de melhoramento, pode ainda ser ao nível de planta individual (h^2_p), ou ao nível de média (h^2_m) da família F_3 . Para a obtenção desses estimadores, utilizaram-se as equações:

$$h^2_p = 0,5D / (0,5D + 0,25H + E);$$

$$h^2_m = (0,5D + 0,25H) / (0,5D + 0,25H + E) / n$$

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A resistência a *M. javanica* nos genótipos estudados foi herdada de maneira quantitativa em todos os ensaios, corroborando as observações de Luzzi *et al.* (1995b). A ocorrência de segregação transgressiva no cruzamento entre Coodetec 201 e PI 595099 (Fig. 1), resistentes ao nematóide, reforçou a indicação de que os genes controladores do caráter nesses genótipos parentais não são os mesmos, podendo estar situados em *loci* diferentes ou em alelos diferentes de um mesmo *locus*, como sugerido por Luzzi *et al.* (1995b).

Os números médios de galhas por planta dos progenitores nos cruzamentos BRS 133 × PI 595099 e BRS 133 × Coodetec 201 foram significativamente diferentes ($p < 0,01$) (Tabela 1). O número médio de galhas das plantas F_2 do cruzamento BRS 133 × Coodetec 201 aproximou-se mais da média do progenitor resistente do que da média aritmética entre os pais (Tabela 1), sugerindo que, na resistência a *M. javanica*, proveniente de Coodetec 201, há efeito de dominância. Para os cruzamentos BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099, as médias das gerações F_2 e F_3 foram praticamente iguais. Uma vez que os valores das médias da população F_2 $\{= m + \frac{1}{2} h\}$ e das famílias F_3 $\{= m + \frac{1}{4} h\}$ foram equivalentes, há forte indicação de não existência de efeito de dominância na resistência a *M. javanica* vinda de PI 595099 (Tabela 1).

De acordo com os testes de média, a herança da resistência no cruzamento BRS 133 × Coodetec 201 foi controlada por efeitos aditivos [d], de dominância [h], no sentido da resistência, e epistáticos [i], do tipo aditivo por aditivo (Tabela 2). No cruzamento BRS 133 × PI 595099, a herança foi controlada por efeitos aditivos e epistáticos entre os genes condicionantes do caráter, sendo que efeitos de dominância não estão presentes (Tabela 2), o que já vinha sendo evidenciado pela média das gerações segregantes. Ausência de efeitos de dominância também foi detectada em outros trabalhos afins, como nos cruzamentos entre os genótipos de soja CNS e Jackson, inoculados com *M. arenaria* (Luzzi *et al.*, 1995a) e Bossier × PI 96354 ou Bossier × PI 417444, inoculados com *M. incognita* (Luzzi *et al.*, 1994). Por fim, no cruzamento Coodetec 201 × PI 595099, verificou-se que a herança foi controlada por efeitos aditivos e epistáticos (Tabela 2) e que também não houve efeito de dominância, o que já vinha sendo evidenciado pela média das gerações segregantes F_2 e F_3 .

Em todos os cruzamentos, os efeitos aditivos predominaram pelos testes de variância, porém a reação dos progenitores ao microambiente diferiu, pois E_1 e E_2 estão presentes nos modelos (Tabela 2). De acordo com a presença de efeitos aditivos verificados pelos testes de média e de variância, há ganho genético quando é feita a seleção de plantas resistentes a *M. javanica* obtidas dos cruzamentos BRS 133 × Coodetec 201, BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099. Entretanto, como efeitos de dominância e epistáticos no sentido da resistência também estão presentes no cruzamento BRS 133 × Coodetec 201, a seleção deve ser feita preferencialmente em gerações mais avançadas, já que os genótipos ainda estarão segregando nas gerações precoces.

Tabela 1. Médias e variâncias do número de galhas devidas a *Meloidogyne javanica* das gerações parentais, F₂ e média das famílias F₃ para os cruzamentos BRS 133 × Coodetec 201, BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099.

Cruzamento	BRS 133			PI595099			F ₃ Total			Var F ₃ dentro	
	Média	Var	Média	Var	Média	Var	Média	Var	entre		
BRS133 × CD201 ¹	190.57	2082.9	72.57	1013.5	—	92.59	1811.3	125.49	2794.3	6557.9	1535.6
BRS133 × PI 595099	218.67	2359.3	—	52.58	439.87	148.66	3933.6	148.16	4760.7	9557.5	1794.1
CD201 × PI595099	224.91 ²	854.9 ²	123.05	485.3	71.31	289.96	2339.1	123.62	1669.2	6917.3	964.2

¹CD 201 = Coodetec 201.²Padrão de susceptibilidade, não utilizada no cruzamento.Tabela 2. Componentes de médias e variâncias para o número de galhas por planta devidas a *Meloidogyne javanica* para os cruzamentos BRS 133 × Coodetec 201, BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099.

Cruzamento	Componentes de média							Componentes de variância				
	m	d	h	i	χ ^{2b}	P	D	E1	E2	χ ²	P	
BRS 133 × Coodetec 201	158.39	59.00	-131.6	-26.82	— ^c	—	814.5	1782.1	931.3	1.3	0.52	
	4.8	3.6	16.7	6.1			5.9	9.6	6.1	n.s.		
BRS 133 × PI 595099	148.21	83.04	—	-12.58	0.006	0.94	1983.8	2345.8	439.4	24.9	0.0	
	1.9	3.4		3.9	n.s.		285.9	214.4	79.8			
Coodetec 201 × PI 595099	124.54	25.87	—	-27.36	0.042	0.84	2183.5	546.3	310.4	21.1	0.0	
	1.2	1.8		2.2	n.s.		206.2	91.1	57.5			

^bχ² = Σ(O-E)²/E.^cNão sobraram graus de liberdade para o teste de ajuste do modelo.

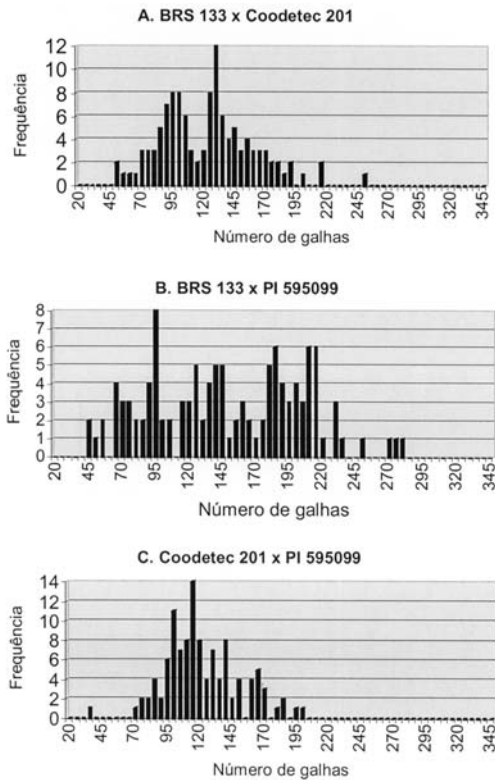


Fig. 1. Distribuição das médias de galhas causadas por *M. javanica* das famílias F_3 para os cruzamentos BRS 133 x Coodetec 201 (A), BRS 133 x PI 595099 (B) e Coodetec 201 x PI 595099 (C).

Além disso, o modelo de variância foi insuficiente para detectar todos os efeitos presentes (χ^2 significativo) nos cruzamentos BRS 133 x PI 595099 e Coodetec 201 x PI 595099. Como já foram detectados efeitos genéticos complicadores, como a interação genótipo/microambiente, ficou evidente que os modelos são complexos, com efeitos não aditivos envolvidos.

Embora os modelos genéticos de médias e variâncias tenham mostrado que a herança da resistência a *M. javanica* é complexa, incluindo vários efeitos genéticos não aditivos, como dominância, epistasia e interação genótipo por micro-ambiente, a distribuição de frequências construída com

a média das famílias $F_{2,3}$ apresentou algumas classes distintas de genótipos, os quais sugerem a presença de alguns genes maiores determinando a resistência. Assim, alguns modelos com números de genes conhecidos e que respeitem as informações obtidas através dos testes de médias e variâncias foram sugeridos para explicar os padrões de segregação.

No cruzamento BRS 133 x Coodetec 201, um modelo com dois genes dominantes (9 resistentes:7 susceptíveis) e aditivos foi suficiente para explicar a distribuição observada. Para se chegar a isso, o gráfico de frequência das famílias F_3 (Fig. 1A) foi dividido em dois, no seu ponto de inflexão. Abaixo de 120 galhas, foi formado o grupo de famílias com algum grau de resistência e, acima desse valor, o grupo das susceptíveis. O modelo foi testado e aceito (Tabela 3). No caso de BRS 133 x PI 595099, optou-se por denominar resistentes as famílias que apresentaram número médio de galhas inferior a 70, de acordo com a inflexão observada nesse local dos gráficos de distribuição das médias das famílias F_3 e da população F_2 (Fig. 1B), num total de cinco. Um modelo com dois genes complementares, com ausência de dominância, em que a resistência é determinada por genótipos homozigóticos para os alelos dos dois genes, foi testado e aceito (Tabela 3). Por último, no cruzamento Coodetec 201 x PI 595099, consideraram-se resistentes as famílias F_3 que apresentaram número médio de galhas inferior a 95 (Fig. 1C), num total de doze. Entretanto, uma delas mostrou resistência ainda superior à de PI 595099, com número médio de galhas menor que o limite inferior do intervalo de confiança (95%) do número de galhas apresentado por esse progenitor.

De acordo esses resultados, os dois genes de resistência presentes em PI 595099 expressam-se quando em homozí-

Tabela 3. Distribuição das médias de número de galhas das famílias F₃ [observado (O) e esperado (E)] para os cruzamentos BRS133 × Coodetec 201 (9 resistentes:7 susceptíveis) e BRS 133 e PI 595099 (1resistente:15 susceptíveis).

Cruzamento	Famílias F ₃	Resistentes	Susceptíveis	N	χ ²	P
BRS 133 × Coodetec 201	Esperado	66.38	51.63	118	0.056 n.s.	0.811
	Observado	65	53			
	Genótipo	A-B-	aabb, A-bb, aaB-			
BRS 133 × PI595099	Esperado	7.4	111.6	119	0.83 n.s.	0.36
	Observado	5	114			
	Genótipo	A ₁ A ₁ B ₁ B ₁	A ₁ -B ₁ -, A ₁ -B ₂ B ₂ , A ₂ A ₂ B ₁ -			

$$\chi^2 = \Sigma(O-E)^2/E.$$

n.s. = Não significativo.

gose, pois não apresentam efeitos de dominância, e atuam de maneira aditiva. Assim, PI 595099 possui o genótipo A₁A₁B₁B₁C₂C₂, onde A₁A₁ e B₁B₁ são os genes de resistência. Coodetec 201 apresenta o genótipo A₂A₂B₂B₂C₁C₁, onde B₂B₂ e C₁C₁ são os genes de resistência, que também não apresentam efeitos de dominância, atuam em homozigose e são aditivos.

Os genes de resistência B₁B₁ e B₂B₂ presentes respectivamente em PI 595099 e Coodetec 201, estão situados no mesmo *locus*. Quando os genes de resistência oriundos de PI 595099 (A₁A₁B₁B₁) são associados ao gene C₁C₁, vindo de Coodetec 201, é formado o genótipo A₁A₁B₁B₁C₁C₁, mais resistente a *M. javanica* do que PI 595099. Como dito antes, encontrou-se uma família com média de número de galhas inferior a 95% do intervalo de confiança de PI 595099, obtida do cruzamento entre Coodetec 201 e PI 595099. Por outro lado, o genótipo A₂A₂B₁B₂C₂C₂ não apresenta genes de resistência em homozigose, devendo ser altamente susceptível. Também neste caso, encontrou-se uma família com média de número de galhas comparável à de BRS 133. Tal tipo de modelo, incluindo 3 genes com distribuição independente, em que a resistência é determi-

nada por genótipos homozigóticos para os alelos dos 3 genes, foi testado e não pôde ser rejeitado (Tabela 4).

As estimativas de herdabilidade, ao nível de média, foram altas para todos os cruzamentos, indicando que uma grande percentagem da variação no número de galhas entre a geração F₃ foi devida a causas genéticas, o que possibilita ganhos na seleção dentro de programas de melhoramento (Tabela 5). Embora utilizando genótipos diferentes (CNS, susceptível; Gordon, PI 80466 e PI 230977, resistentes), Luzzi *et al.* (1995b), também em relação a *M. javanica*, obtiveram-se valores para cruzamentos do tipo susceptível-resistente, ao nível de planta, que muito se aproximaram dos relatados no presente estudo, concluindo pelo maior interesse em seleção baseada nas médias das famílias F₃ que nas de plantas individuais.

Em resumo, foi possível verificar que três genes diferentes, um deles apresentando alelos distintos, podem explicar a resistência dos genótipos a *M. javanica*, e que tal resistência possui elevada herdabilidade. A existência de trabalhos relacionados dando conta de alta herdabilidade também na resistência a outras espécies de *Meloidogyne* indica que poucos genes estão

Tabela 4. Teste de Qui-quadrado para média do número de galhas devidas a *Meloidogyne javanica* da geração F₃ do cruzamento entre Coodetec 201 (CD 201) e PI 595099.

	Altamente resistente	Reação de PI 595099	Reação de CD 201	Suscetível	Altamente susceptível	N	χ^2	P	
Observado	1	11	83	16	1	112	3.56	0.47	
Esperado	1.75	12.25	80.5	14	3.5		n.s.		
Genótipo	A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₁	A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₂ A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₂ C ₂ A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₁ A ₁ A ₁ B ₂ B ₂ C ₁ C ₂ A ₁ A ₁ B ₂ B ₂ C ₂ C ₂	---- C ₁ C ₁ (exceto: A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₁ A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₁)	A ₁ A ₂ B ₁ B ₂ C ₁ C ₂	A ₂ A ₂ B ₁ B ₂ C ₂ C ₂				
			-- B ₁ B ₁ -- (exceto: A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₂ A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₂ C ₂ A ₁ A ₁ B ₁ B ₁ C ₁ C ₁)						
			-- B ₂ B ₂ -- (exceto: A ₁ A ₂ B ₂ B ₂ C ₁ C ₂ A ₁ A ₂ B ₂ B ₂ C ₂ C ₂)						
			A ₁ A ₁ B ₁ B ₂ C ₁ C ₁ A ₁ A ₁ B ₁ B ₂ C ₁ C ₂ A ₁ A ₁ B ₁ B ₂ C ₂ C ₂ A ₁ A ₁ B ₂ B ₂ C ₁ C ₁						

$$\chi^2 = \sum (O-E)^2 / E.$$

Tabela 5. Estimativa da herdabilidade da resistência à formação de galhas devidas a *Meloidogyne javanica* para os cruzamentos BRS 133 × Coodetec 201, BRS 133 × PI 595099 e Coodetec 201 × PI 595099.

Cruzamento	Herdabilidade	
	Planta*	Média**
	0	
BRS 133 × Coodetec 201	0.23	0.78
	0	0
BRS 133 × PI 595099	0.36	0.84
	0	0
Coodetec 201 × PI 595099	0.82	0.98

*Herdabilidade ao nível de planta = (0.5 × D) / (0.5 × D) + (0.25 × H) + E.

**Herdabilidade ao nível de média = (0.5 × D) / (0.5 × D) + (0.25 × H) + E/n.

envolvidos no mecanismo de herança em soja, caracterizando resistência oligogênica. Por fim, a constatação de que os genes presentes nas diversas fontes de resistência a *M. javanica* são diferentes, como ora confirmado, vem ressaltar a importância da introdução no germoplasma brasileiro de soja de novos genótipos, como PI 595099, capazes de representar boas alternativas à substituição de fontes mais antigas de resistência, como a cultivar Bragg. Tal diversificação dos genes possibilitará maior estabilidade e durabilidade da resistência.

LITERATURA CITADA

CAVALLI, J. L. 1952. An analysis of linkage in quantitative inheritance. Pp. 135-144 in E. C. R. Reeve, and C. H. Waddington, eds. Quantitative Inheritance, HMSO, London, U.K.

- HAYMAN, B. I. 1960. Maximum likelihood estimation of genetics components of variation. *Biometrics* 16:369-381.
- HUSSEY, R. S. e K. R. BARKER. 1973. A comparison of methods of collecting inocula of *Meloidogyne* spp. including a new technique. *Plant Disease Reporter* 57:1025-1028.
- HUSSEY, R. S., H. R. BOERMA, P. L. RAYMER e B. M. LUZZI. 1991. Resistance in maturity groups V-VIII soybean cultivars to soybean cyst and root-knot nematodes. *Journal of Nematology* (suppl.) 23:576-583.
- LUZZI, B. M., H. R. BOERMA e R. S. HUSSEY. 1987. Resistance to three species of root-knot nematode in soybean. *Crop Science* 27:258-262.
- LUZZI, B. M., H. R. BOERMA e R. S. HUSSEY. 1994. Inheritance of resistance to the southern root-knot nematode in soybean. *Crop Science* 34:1240-1243.
- LUZZI, B. M., H. R. BOERMA e R. S. HUSSEY. 1995 a. Inheritance of resistance to the peanut root-knot nematode in soybean. *Crop Science* 34:50-53.
- LUZZI, B. M., J. TAMULONIS, R. S. HUSSEY e H. R. BOERMA. 1995 b. Inheritance of resistance to the javanese root-knot nematode in soybean. *Crop Science* 35:1372-1375.
- MATHER, K. e J. L. JINKS. 1982. *Biometrical Genetics*. 3rd Ed. Chapman and Hall, London, U.K.
- RAMALHO, M., J. B. SANTOS e C. B. PINTO. 1990. *Genética na Agropecuária*. FAEPE, Lavras, Brasil.
- SILVA, J. F. V. 1998. Problemas fitossanitários da soja no Brasil, com ênfase em nematóides. Pp. 16-20 *in* Anais do XXI Congresso Brasileiro de Nematologia, Maringá, Brasil.
- TOLEDO, J. F. F. 1991. Programa de computador para estimar parâmetros genéticos, componentes de média e variâncias, pelo método dos quadrados mínimos ponderados. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 26:1023-1039.
- VAN Der VEEN, J. H. 1959. Tests of non-allelic interaction and linkage for quantitative characters in generations derived from two diploid pure lines. *Genetics* 30:201-232.

Received:

11.I.2001

Accepted for publication:

6.VII.2001

Recibido:

Aceptado para publicación:

BLANK PAGE USED IN PAGE COUNT